

**Endoparasiittien merkitys siian
(*Coregonus lavaretus* (L.)) lajiutumisessa**

Pro Gradu
Huhtikuu 2008
Kirsti Leinonen
Kalataloustiede
Akvaattiset tieteet
Bio- ja ympäristötieteiden laitos
Biotieteellinen tiedekunta
Helsingin yliopisto

Sisällysluettelo:

1. Johdanto.....	3
2. Aineisto ja menetelmät	7
2.1. Tilastollinen tarkastelu	10
3. Tulokset	10
3.1. Siikamuotojen ekomorfologia, elinkierto-ominaisuudet ja loiset	10
3.2. Loiset siikamuotojen elinkierron eri vaiheissa	20
3.3. Loisten vaikutus siikamuotojen lisääntymiseen ja kasvuun	22
4. Tulosten tarkastelu.....	25
4.1. Siikamuotojen ekomorfologia	25
4.2. Siikamuotojen fenotyypin ja loisten yhteys	27
4.3. Siikamuotojen elinkierto-ominaisuudet.....	27
4.4. Siikamuotojen välinen lisääntymisisolaatio	29
Virhelähteet	30
Jatkotutkimusaiheet	30
Kiitokset	30
Viiteluettelo	30

1. Johdanto

Lajiutuminen on eräs evoluutiobiologian keskeisistä kysymyksistä. Perinteisesti lajiutumistavat on luokiteltu kolmeen lajiutumistapaan: allopatriseen, parapatriseen ja sympatriseen (Bush 1975). Allopatrisessa lajiutumisessa populaatio eriytyy kahdeksi populaatioksi maantieteellisen isolaation vuoksi ja ne kehittyvät omiksi lajeikseen (Coyne & Orr 2004). Allopatrinen lajiutuminen voidaan jakaa kahteen tyyppiin (Bush 1975): Vikarianttiselle lajiutumiselle ominaista on hidas lajiutuminen, johon ei kuulu ekologisen lokeron ("niche") vaihtoa. Peripatrinen lajiutuminen tapahtuu nopeasti ja se johtuu perustajavaikutuksesta ("founder effect"), jolloin pieni osuus populaatiosta voi perustajavaikutuksen ansiosta levittäytyä uudelle alueelle. Parapatrinen lajiutuminen muistuttaa peripatrista lajiutumista, mutta eroaa siitä kolmella tavalla: 1) Siinä ei tarvitse olla maantieteellistä isolaatiota, vaan lajiutuminen tapahtuu populaation ääripäissä, 2) erikoistuvat lajit leviävät ympäristöön hitaasti ja 3) lisääntymisisolaatio muodostuu samanaikaisesti kun geneettisesti uudet yksilöt hyödyntävät uutta elinympäristöään ja tunkeutuvat siihen (Bush 1975). Sympatrinen lajiutuminen liittyy vahvasti ekologisen lokeron valintaan eikä lajiutumiseen tarvita maantieteellistä isolaatiota (Bush 1975, Coyne & Orr 2004). Lajiutumisprosessissa voi olla sekä allopatrisia että sympatrisia lajiutusvaiheita (Rundle & Nosil 2005), ja nykyisin onkin näiden kolmen lajiutumistavan sijaan tutkittu ekologista lajiutumista (Schluter 2001). Ekologinen lajiutuminen on lisääntymisisolaation evoluutiota, joka on seurausta eri suuntiin menevästä luonnon valinnasta (Schluter 1996b). Syyt lisääntymisisolaatioon voivat olla käyttäytymiseen, ekologiseen, mekaaniseen tai pariumiskäyttäytymiseen liittyviä (Coyne & Orr 2004). Ekologiseen lisääntymisisolaation kuuluvat habitaatista, ajallisesta yhteensopimattomuudesta ja pölyttäjäistä johtuvat estot. Mekaanisessa lisääntymisisolaatioissa yksilöt eivät sovi yhteen, eivätkä siksi voi paritella tai sukutuotteet menevät väärään kohtaan, jolloin hedelmöittyminen epäonnistuu. Erilaiset kosintarituaalit voivat myös olla syy lisääntymisisolaatioon.

Adaptiivisen radiaation perimmäisenä ajatuksena on erikoistuminen hyödyntämään parhaalla mahdollisella tavalla ekolokeroita. Jotta lajin eri muotoja voidaan pitää adaptiivisen radiaation tuloksena, niiden tulee täyttää neljä kriteeriä: 1) Niillä on oltava yhteinen alkuperä, 2) fenotyypin pitää ilmentää ympäristöä, 3) tietyn ominaisuuden hyöty ja 4) lajiutumisen pitää olla tapahtunut nopeasti (Schluter 2002). Kun ympäristössä on vapaita nichejä, eliöt levittäytyvät niihin välttääkseen kilpailua ravinnosta ja tilasta sekä välttääkseen vihollisia. Laji sopeutuu morfologisesti, fysiologisesti ja käyttäytymisellään hyödyntämään käyttämänsä nicheä mahdollisimman hyvin. Adaptiivista radiaatiota on havaittu tapahtuvan eristäytyneillä saarilla, kuten Galapagos-saarilla (Schluter 2002). Siellä elävät peipot eroavat toisistaan nokan koon ja muodon perusteella (Grant 1999). Myös kallon muoto ja pään lihaksisto eroavat peippojen välillä (Grant 1999). Nokan muoto kertoo millaista ravintoa peippo voi käyttää (Grant 1999). *Anolis*-liskoja tavataan Karibian merellä sijaitsevilla Isoilla Antilleilla, jotka ovat myös eristyksissä merellä (Losos 1994). Liskot eroavat toisistaan ruumiin koolla, takajalan pituudella sekä hännän leveydellä ja korkeudella (Losos 1994). Nämä ominaisuudet vaikuttavat kiihdytysnopeuteen, hypyn pituuteen ja juoksemiseen (Losos 1994). Myös järviä voidaan pitää eristyneinä "saarina", joissa adaptiivista radiaatiota voi tapahtua. Tanganyikan kirjoahvenet eroavat toisistaan ruumiin morfologisten ominaisuuksien perusteella (Clabaut ym. 2007). Kirjoahvenilla ruumiin muoto korreloi lajin käyttämän elinpaikan kanssa ja suun muoto lajin käyttämän ravinnon kanssa (Clabaut ym. 2007).

Kalojen polymorfismia tavataan usein geologiselta iältään nuorissa 10 000 – 15 000 vuotta vanhoissa järvissä (Robinson & Wilson 1994), esimerkiksi jääkauden jälkeisissä järvissä.

Kahta tai useampaa muotoa on syntynyt, koska niissä on ollut suuri määrä käyttämättömiä ekologisia lokeroita. Kilpailu on todennäköisesti toiminut suurimpana ajavana voimana ja koska geenivirrat eivät ole päässeet vapaasti sekoittumaan, on syntynyt polymorfisia muotoja (Robinson & Wilson 1994, Østbye ym. 2005). Bushin (1975) mukaan pysyvä polymorfismi on sympatrisen lajiutumisen esivaihe. Jotta kala voisi hyödyntää sen elinpaikkaa tehokkaasti, sen on täytynyt sopeutua elinpaikan tarjoamaan ravintoon, suojaan, loisiin sekä muihin tekijöihin. Lisääntymisisolaatio johtuu postzygoottisesta tai prezygoottisista mekanismeista. Postzygoottisessa lisääntymisisolaatiossa hybrideiden kelpoisuus on huono, sillä välimuotoina ne eivät sovellu hyvin elinympäristöihin, joihin sympatriset muodot ovat adaptoituneet (Schluter 1996a). Prezygoottinen, eli ennen hedelmöitymistä tapahtuva, lisääntymisisolaatio johtuu kutemisen eri ajankohdasta, paikasta, parittelevien yksilöiden yhteensopimattomuudesta tai kumppanin valinnasta koon ja värityksen mukaan (Smith & Skúlason 1996). Loiset ovat myös voineet vaikuttaa lisääntymisisolaatioon, jota on havaittu esimerkiksi miljoonakaloilla. Ne valitsevat kumppaninsa kutuväriin voimakkuuden perusteella ja loiset vaikuttavat värityksen voimakkuuteen (Kennedy ym. 1987). Suurimmassa osassa tapauksia, joissa on kaksi muotoa, toinen laji on pelaginen ja erikoistuu eläinplanktoniin, kun toinen on enemmän benthinen syöden isompia selkärangattomia (Robinson & Wilson 1994). Kalalajeja, joilla tavataan polymorfismia, ovat esimerkiksi kolmipiikki (McKinnon & Rundle 2002), nieriä (Jonsson & Jonsson 2001) ja siika (Svärdson 1979). Siika poikkeaa monista muista polymorfisista kalalajeista siten, että sillä tavataan useampia muotoja ja ne ovat morfologisesti huomattavan erikoistuneita (mm. Svärdson 1979, Kahilainen ym. 2004).

Siika on laji, joka pystyy hyödyntämään monenlaisia habitaatteja. Se pystyy käyttämään ravintonaan monenkokoisia eliöitä eläinplanktonista kalaravintoon. Sympatriset siikamuodot erotetaan toisistaan siivilähampaiden lukumäärän perusteella, joka on periytyvä ominaisuus ja korreloi käytetyn ravinnon kanssa (Svärdson 1979, Kahilainen ym. 2007, Rogers & Bernatchez 2007). Ne käyttävät eri habitaatteja ja ovat sopeutuneet niihin morfologialtaan ja elinhistorialtaan (Amundsen ym. 2004, Østbye ym. 2006, Kahilainen & Østbye 2006). Esimerkiksi Muddusjärvässä on kolme muotoa, jotka ovat räpys (profundaalin benthivori), pohjasiika (litoraalin benthivori) ja reeska (ulapan planktivori) (Kahilainen ym. 2004). Morfologisesti nämä kolme muotoa eroavat toisistaan erityisesti siivilähampaiden lukumäärän perusteella (Kahilainen & Østbye 2006). Rääpyksen siivilähampaslukumäärän keskiarvo on 16,9 ja sen siivilähampaat ovat lyhimmat (Kahilainen & Østbye 2006). Pohjasiikalla siivilähampaiden lukumäärän keskiarvo on 23,1 ja ne ovat pidempiä kuin räpöksellä, mutta lyhyempiä kuin reeskalla (Kahilainen & Østbye 2006). Reeskan siivilähampaiden keskiarvo on 34,0 ja ne ovat pisimmät. Rääpys syö esimerkiksi surviaissääsken toukkia, *Pisidium*-simpukoita ja *Eurycercus*-vesikirppuja ja sen ruokavalio on niukempi verrattuna pohjasiian ravintoon, johon kuuluu mm. vesiperhosen, kaislakorennon ja surviaissääsken toukkia, päiväkorennon nymfeja, *Valvata*-kotiloita ja *Lymnaea*-kotiloita (Kahilainen ym. 2004). Reeskan ravintona on pääasiassa pienikokoinen eläinplankton (Kahilainen ym. 2004).

Adaptiivista radiaatiota on ehdotettu siian lajiutumistavaksi. Se täyttää neljä adaptiivisen radiaation vaatimusta. Østbye ym. (2005) mukaan pohjoisen Euroopan siikapopulaatiot ovat peräisin samasta yhdestä alkuperästä mitokondrioDNA:n perustuvien tulosten perusteella. Siikamuodot ovat sopeutuneet morfologisilta ominaisuuksiltaan käyttämiinsä nicheihin (Kahilainen & Østbye 2006). Tietyn ominaisuuden hyödyllisyys on siialla esimerkiksi siivilähampaiston rakenne, joka korreloi siian käyttämän ravinnon koon kanssa (Kahilainen ym. 2004). Lajiutuminen on tapahtunut nopeasti viime jääkauden jälkeen, noin 10 000 vuoden aikana, sillä esimerkiksi reeska ja pohjasiika ovat kehittyneet rinnakkaisevoluution tuloksena eri vesialueilla (Østbye ym. 2006). Eroavaisuudet elinympäristössä, kumppanin valinta ja

ekologiset vuorovaikutukset voivat johtaa eri suuntiin ajavaan luonnon valintaan (Rundle & Nosil 2005). Lisääntymisisolaatio voi muodostua habitaatin takia tai ajallisesta eroavaisuudesta ja se voi olla osa ekologista ja ei-ekologista lajiutumista (Coyne & Orr 2004, Rundle & Nosil 2005). Luonnonvalinta hybridejä vastaan tukee lisääntymisisolaatiota (Rundle & Nosil 2005). Lisääntymisisolaatio voi muodostua monista syistä. Itse parittelu voi onnistua, mutta hedelmöittyminen ei onnistu vääränlaisella spermalla. Toinen syy voi olla, ettei zygoottin muodostumisessa yhteen tuodut genomit sovi yhteen, joka ilmenee hybridien heikompana kelpoisuutena (luonnollinen post-zygoottinen isolaatio). Hybridi voi olla myös epäsopiva ympäristöön nähden, jolloin puhutaan ekologiaan perustuvasta postzygoottisesta lisääntymisisolaatiosta. Loiset voivat vaikuttaa lisääntymisisolaatioon esimerkiksi vaikuttamalla kumppanin houkuttelevuuteen, heikentämällä sperman laatua, vaikeuttaa mätimunien vapauttamista ja olemalla kohtalokkaita hybridille, joka ei ole saanut tarvittavaa vastustuskykyä loisiin (Frandsen ym. 1989, Wedekind ym. 2001).

Loinen on eliö, joka saa ravintonsa isännästä ja sille on yleensä kehittynyt jokin tietty ominaisuus, joka helpottaa isännän hyödyntämistä (Poulin 2007). Loisella voi olla negatiivisia vaikutuksia isäntään, mutta joskus vaikutus voi olla myös positiivinen, sillä loisen kehityksen näkökannasta vain parhaalla mahdollisella lisääntymisellä on väliä (Poulin 2007). Usein loisen aiheuttamaa vahinkoa ei pystytä havaitsemaan (Poulin 2007). Jos loisella on yksinkertainen elinkierto, sillä on vain yksi isäntä, jossa kehitys ja lisääntyminen tapahtuu (Combes 2001). Useilla loisilla on kuitenkin monimutkainen elinkierto, joka sisältää kasvua tai kehitystä ainakin yhdessä väli-isännässä, kuin myös pääisännässä, jossa suvullinen lisääntyminen tapahtuu. Isännän infektointi voi tapahtua joko aktiivisesti (tunkeutumalla) tai passiivisesti (syödyksi tulemalla). Endoparasiitit ovat isännän sisällä olevia loisia (esim. heisimadot) ja ektoparasiitit ovat isännän ulkopinnalla eläviä loisia (esim. juotikkaat). Loisten elinkiertoon voi kuulua vaiheita erilaisissa ympäristöissä. Se voi tapahtua kokonaan samassa ympäristössä (autogeeninen elinkierto) tai elinkiertoon voi sisältyä vaiheita erilaisissa ympäristöissä (allogeeninen elinkierto). Generalisti loinen voi käyttää usean eri lajin yksilöä isäntälajinaan. Spesialistit ovat erikoistuneet käyttämään isäntänään vain yhtä tai muutamaa tiettyä lajia. Myös elinpaikka vaikuttaa isäntälajin valintaan. Jotkut loiset, joiden elinkiertoon kuuluu akvaattinen vaihe, voivat infektoida nimenomaan ulappa-alueella tai benthisellä alueella, riippuen infektoitavasta (Pulkkinen & Valtonen 1998). Tavallisesti kalojen loiset ovat riippuvaisia yhdestä tai useammasta kalalajista, jotka ovat sukua toisilleen (Berland ja Mo 1990). Endoparasiitit *Ichthyocotylurus erraticus*, lokin lapamato (*Diphyllobothrium dendriticum*) ja sukeltajasorsan lapamato (*D. ditremum*) ovat usein raportoituja siian loisia (mm. Pulkkinen & Valtonen 1998, Tolonen & Rita 1998, Karvonen & Valtonen 2004). Muddusjärven siioissa esiintyy kumpiakin loisia. *Diphyllobothrium* sp. on pelagiaalin loinen ja *Ichthyocotylurus* sp. litoraalin. Koska ne heijastavat muodon elinpaikkaa, ne sopivat tämän tutkimuksen kohteeksi.

Lokin ja sukeltajasorsan lapamadon elinkiertoihin kuuluu kaksi vapaana elävää vaihetta (muna ja korakidium) ja kolme isäntävaihetta (prokerkoidi, plerokerkoidi ja aikuinen). Munista kuoriutuu korakidium -toukkia, joita hankajalkaäyriäiset syövät, jolloin loisesta tulee prokerkoidi. Ensimmäiseksi väli-isännäksi soveltuu esimerkiksi *Cyclops strenuus* (Rahkonen & Valtonen 1997). Loiset siirtyvät ravinnon välityksellä toiseen väli-isäntäänsä, kalaan, kun kala syö infektoituneen hankajalkaisen. Hankajalkaiset esiintyvät erityisesti pelagiaalissa, joten *Diphyllobothrium* sp. infektoi seuraavan väli-isännän todennäköisimmin pelagiaalissa. Kalaan päästyään loinen tunkeutuu mahalaukun seinämän läpi. Siika koteloi loisen heti mahalaukun pinnalle, mutta esim. nierissä, taimenessa ja muikussa loinen on pidempään vapaana lihaksistossa aiheuttaen tuhoa ennen koteloimista (Bylund 1972, Halvorsen &

Andersen 1984). Pääisäntään nämä loiset siirtyvät kun lintu syö loisitun saaliskalan. Lokin lapamadon pääisännäksi soveltuvat Halvorsenin (1970) mukaan useat *Larus*-suvun linnut. Lokin lapamato voi kehittyä aikuiseksi myös nisäkkäässä, esimerkiksi hamsterissa (Wright & Curtis 2000). Sukeltajasorsan lapamadon pääisännäksi soveltuvat isokoskelo (*Mergus merganser*), tukkakoskelo (*Mergus serrator*), kalalokki, harmaalokki ja kuikka (*Gavia arctica*) (Gower 1939). Munat leviävät pääisäntien ulosteiden mukana ja kehittyvät vedessä.

Ichthyocotylurus erraticus -imumadon elinkiertoon kuuluu kolme vapaana elävää vaihetta (muna, mirakidium ja kerkaria) sekä kolme isäntävaihetta (sporokysti, metakerkaria ja aikuinen) (Swennen ym. 1979). Valohakuisuuden ja pohjan lähellä kulkemisen johdosta toukka löytää kuoriuduttuaan sopivan väli-isännän luonnossa (Olson 1979, Swennen ym. 1979). *I. erraticus* -loisen ensimmäisenä väli-isäntänä voi olla liejukotilolajeista ainakin *Valvata lewisii* (Olson 1970), *V. piscinalis* (Swennen ym. 1979) ja *V. macrostoma* (Harrods & Griffiths 2005a). Mirakidium-toukat tunkeutuvat liejukotiloon ja muuttuvat emosporokysteiksi (Olson 1970). Emosporokystit tuottavat tytärsporokysteja, jotka taas tuottavat vapaana eläviä kerkarioita (Olson 1970). Infektio on mahdollinen vain makeassa tai murtovedessä (Swennen ym. 1979). Koska väli-isäntäkotiloita esiintyy lähinnä litoraalisissa, siirtyminen seuraavaan väli-isäntään tapahtuu litoraalisissa. Kerkarioiden on havaittu liikkuvan ylöspäin, kun niihin osuu varjo ja tulevan aktiiviseksi tavallisesta poikkeavan vedenliikkeen seurauksena (Swennen ym. 1979), jolloin ne löytävät seuraavan väli-isännän. Ne tunkeutuvat kalaan kidusten kautta, mutta infektio on mahdollinen myös ihon läpi (Johnson 1971). Kun kerkaria tunkeutuu kalaan, toiseen väli-isäntäänsä, siitä tulee metakerkaria. *I. erraticus* esiintyy lohikalojen sydänpuSSIONTELLOSSA (Swennen ym. 1979). Pääisännäksi soveltuvat kalaa syövät linnut kuten naurulokki (*Larus ridibundus*), ja harmaalokki (*L. argentatus*) (Swennen ym. 1979) sekä preerialokki (*L. californicus*) (Olson 1970). Aikuinen loinen elää lokin suolistossa ja syö isäntänsä suolistokudosta (Swennen ym. 1979). Munat leviävät pääisännän ulosteiden mukana (Swennen ym. 1979).

Siikamuotojen väliseen lisääntymisisolaatioon voivat vaikuttaa ainakin seuraavat neljä tekijää: ajallinen, paikallinen, ja parinvalintaan vaikuttavat seikat, kuten esimerkiksi yksilön koko ja kutunystyrät (Andersson 1994, Nagel & Schluter 1998, Wedekind 2001). Kumppanin valinta kannattaa, sillä silloin vanhemmat voivat taata jälkikasvulleen parhaat mahdolliset geenit. Kutukuvioinnin voimakkuudella ja mätimunien selviämällä poikasiksi on yhteys ja naaraan on kannattavaa valita se koiras, jolla on suurimmat kutunystyrät (Wedekind 2001). Mhc-alleelit (Major histocompatibility complex) vaikuttavat kalan puolustuskykyyn loisia vastaan (Penn & Potts 1999). Esimerkiksi kolmipiikeillä ne vaikuttavat tuoksuun ja siten parinvalintaan, jolloin naaraat valitsevat ne koiraat, jolla on eniten mhc-alleeleja ja täten niiden jälkeläisillä on paras mahdollinen vastustuskyky loisia vastaan (Reusch ym. 2001). Loiset voivat vaikuttaa kalan sukukypsytyden saavuttamiseen. Ne voivat myöhäistää kalan sukukypsyysikää, jolloin kala panostaa saamansa energian todennäköisesti kasvuun, kun sen ei panosta sitä gonadien kehitykseen (Calow 1979, Johnson & Dick 2001). Tällöin kalasta tulee isokokoisempi, jolloin se voi olla houkuttelevampi ravintokohde loisen seuraavalle isännälle (Combes 2001). Loisten merkitys siikamuotojen lisääntymisisolaation muodostumisessa tunnetaan heikosti.

Tämän tutkimuksen tavoitteina on selvittää: 1) Onko Muddusjärven siikamuodoilla eroja *Diphyllbothrium* sp. ja *Ichthyocotylurus* sp. -loisten esiintymisessä? 2) Voidaanko eri siikamuotojen elinpaikka ja ravinto ennustaa näiden kahden loislajin avulla? 3) Ovatko eri siikamuotojen elinpaikka ja ravinto pysyvästi erilaisia *Diphyllbothrium* sp. ja *Ichthyocotylurus* sp. infektioiden perusteella? 4) Vaikuttaako *Diphyllbothrium* sp. ja

Ichthyocotylurus sp. eri siikamuotojen kasvuun/ fekunditeettiin/ mätimunien kokoon? 5) Onko *Diphyllobothrium* sp. ja *Ichthyocotylurus* sp. -loisilla merkitystä siikamuotojen lisääntymisisolaation?

Tutkimushypoteesit ovat:

- 1) Siikamuotojen fenotyypin ja ekologisen lokeron välillä on riippuvuutta: siivilähampaiden lukumäärä liittyy tiettyyn elinpaikkaan, ravintoon ja spesifiseen loisfaunaan.
- 2) *Diphyllobothrium* sp. ja *Ichthyocotylurus* sp. korreloivat negatiivisesti eri siikamuotojen välillä: eli pelagisella ja benthisillä siikamuodoilla on spesifinen loisfauna.
- 3) Siikamuotojen elinpaikat ovat pysyvästi erilaisia: elinpaikalle tyypillisen loisen määrä lisääntyy kalan iän ja pituuden myötä.
- 4) *Diphyllobothrium* sp:n ja *Ichthyocotylurus* sp:n määrät ja siikamuodon spesifinen kasvu/fekunditeetti korreloivat negatiivisesti ja eri siikamuodoilla korrelaation voimakkuus vaihtelee.
- 5) *Diphyllobothrium* sp:n ja *Ichthyocotylurus* sp:n määrät vaikuttavat eri tavoin eri siikamuotojen kasvuun, millä on säätelevä vaikutus sukukypsyyseen ja kokoon.

2. Aineisto ja menetelmät

Aineisto kerättiin syyskuussa 2006 Muddusjärveltä. Muddusjärvi sijaitsee Inarin kunnassa (69° P ja 27° I). Sen pinta-ala on 48 km², suurin syvyys on 73 m, keskisyyvyys 8,5 m ja siellä on useita 20 – 40 m syviä alueita (Lehtonen ja Kahilainen 2002). Järvi on oligotrofinen (kok. P 5 µg/l, kok. N 160 µg/l) ja kasvillisuutta on niukasti (Lehtonen ja Kahilainen 2002). Humuksesta johtuen veden väri on ruskehtavaa (Lehtonen ja Kahilainen 2002). Tuottavan kerroksen paksuus (valoa ≥ 1 %) on 7 metriä. Muddusjärvässä on saatavilla kaikkia päähabitaatteja ja pinta-alasta litoraalia on 59 %, pelagiaalia 41 % ja profundaalia 41 %. Siika on Muddusjärven runsaslukuisin kalalaji (85 % kalastosta). Muita kalalajeja siian lisäksi Muddusjärvässä ovat taimen (*Salmo trutta* (L.)), nieriä (*Salvelinus alpinus* (L.)), harjus (*Thymallus thymallus* (L.)), ahven (*Perca fluviatilis* (L.)), hauki (*Esox lucius* (L.)), made (*Lota lota* (L.)), mutu (*Phoxinus phoxinus* (L.)), kolmipiikki ja kymmenpiikki (*Pungitius pungitius* (L.)) (Kahilainen ja Lehtonen 2002b).

Tässä tutkimuksessa käytettiin kaikkia kolmea Muddusjärven siikamuotoa, jotka ovat räpys (profundaalialueen benthivori), pohjasiika (litoraalialueen benthivori) ja reeska (ulappa-alueen planktivori) (Kahilainen ym. 2004). Yhteensä näytekaloja oli 278 kappaletta, joista räpysyksiä 75, pohjasiikoja 99 ja reeskoja 104 kappaletta. Kalanäytteet säilöttiin pakastamalla (-20°C). Näytteiksi valittiin pituusjakaumaa edustava otos. Kaloista oli tiedossa tarkka pyyntipäivä, pyyntipaikka, pyyntisyvyys, verkkosarja ja solmuväli, jotka on kirjoitettu pakastepussiin näytteenoton yhteydessä. Käytetty verkkosarja oli 1,8 m. korkea ja 30 m pitkä. Verkkoja oli sarjassa yhteensä 8 kappaletta ja niiden solmuvälit olivat 12, 15, 20, 25, 30, 35, 45 ja 60 mm. Kaloista mitattiin paino 0,1 g:n ja kokonaispituus 1 mm:n tarkkuudella. Siivilähampaiden lukumäärä laskettiin ensimmäisestä vasemmanpuoleisesta kiduskaaresta. Kalojen elinpaikkatiedot laskettiin vuosien 2000 - 2001 tulosten perusteella (Kahilainen ym. 2004).

Sukukypsyys ja sukupuoli määritettiin gonadien värin, koon ja habituksen perusteella. Määrittämisessä käytettiin Nikolskyn asteikkoa (Nikolsky 1968), joka on kehitetty lähinnä sisävesikalaille. Siihen kuuluu kuusi kehitysastetta: I nuori kala, joka ei ole koskaan kutenut; II lepotilassa oleva kala, munia ei näe paljain silmin; III kehittynyt kala, mätimunat näkee paljain silmin; IV kutemaan valmistautuva kala, V kuteva kala ja VI kutenut kala. Gonadien kokonaispaino ja otokset punnittiin 0,01 g:n tarkkuudella. Fekunditeetin selvittämiseksi otettiin satunnaisotos molemmista gonadeista eri paikoista sisältäen yhteensä vähintään 50 mätimunaa. Otoksen mätimunien lukumäärä laskettiin fekunditeetin selvittämiseksi. Lisäksi kymmenen mätimunun halkaisija mitattiin tutkimusmikroskoopin avulla. Gonadeista otettiin myös toinen otos (1 – 2 g) kuivapainon määrittämiseksi, koska eri siikamuotojen sukukypsyysaste on näytteenottohetkellä erilainen. Ensin otos laitettiin pieneen näytepussiin, pakastettiin ja tämän jälkeen näyte kuivattiin kuivausmaljassa kuivauskaapissa (70 °C) 24 tunnin ajan. Kuivapaino- ja fekunditeetti-otoksen avulla laskettiin yksittäisen mätimunan kuivapaino. Suhteellinen fekunditeetti saatiin laskemalla kuinka monta kuivattua mätimunaa on yhdessä grammassa.

Kalojen mahalaukun sisältö tutkittiin arvioimalla sen täyteisyys ja tunnistamalla ravintokohteet suku/lahko -tasolla. Ravintotutkimuksessa on käytetty pistemenetelmää (Hynes 1950), asteikolla 0 – 10, jossa 0 tarkoittaa tyhjää mahaa ja 10 venynyttä täyttä mahaa. Eri ravintokohteiden osuudet koko mahalaukun täyteisyydestä arvioitiin silmämääräisesti, saaden arvoja 0,1 ja 10 väliltä. Laskemalla yhteen ravintokohteiden osuudet saatiin mahan täyteisyyttä vastaava arvo. Loisten lukumäärä määritettiin laskemalla ne preparointimikroskoopin avulla. *Diphyllobothrium* sp.-loiset laskettiin 10-kertaisella suurennuksella mahalaukun pinnalta veitsen kärjellä rapsuttamalla (kuva 1). *Ichthyocotylurus* sp. -loisten lukumäärä laskettiin, kun ensin irrotettiin sydän kalasta. Loiset kerättiin myös sydämen viereisestä lihaskudoksesta. Sydän leikattiin paloihin ja palat puristettiin kahden peitinlevyn väliin (kuva 2). Laskeminen tapahtui preparointimikroskoopin alla 20-kertaisella suurennuksella.



Kuva 1. *Diphyllobothrium* sp. -loiskysti siian mahalaukun pinnalla. Yksittäisen *Diphyllobothrium* sp. kystin halkaisija on 7 – 30 mm (Kykhovskaya-Pavlovskaya ym. 1962).



Kuva 2. *Ichthyocotylurus* sp. -loiskystejä siian sydämen pinnalta puristettuna kahden peitinlevyn väliin. Yksittäisen kystin halkaisija on noin 300 – 500 µm (Olson 1970, Swennen ym. 1979).

län määrittäminen tehtiin sekä suomun, että otoliitin perusteella, koska se parantaa määrittämisestä (Raitaniemi 1997). Toinen otoliiteista paahdettiin bunsenlampun liekissä ja halkaistiin nukleuksen kohdalta, toista otoliittia tarkasteltiin kirkkaana ja käsittelemättömänä. Halkaistut otoliitin puolikkaat ja kirkas otoliitti laitettiin petrimaljalta veteen, ja ikä määritettiin preparointimikroskoopin avulla. Suomuista tehtiin suomuprässi polykarbonaattilevyille, jota tarkasteltiin suurennettuna. Suomujen tulkinnassa käytettiin mikrokortinlukulaitetta, jossa oli 15 mm suurennos, jolloin 1 mm suomussa vastaa 45 mm näytöllä. Suomuista määritettiin myös takautuva kasvu. Suomun säde mitattiin keskustasta etulinjaan (ilmansuuntana ilmaistuna luoteeseen keskustasta) niin, että mittauslinja on lähes kohtisuorassa vuosirenkasiin (Raitaniemi 1998). Rannikon vaellusioissa mittauslinja on valittu vasemmalta puolelta, sillä se on ollut suurempi (Raitaniemi 1998). Laskettaessa takautuvaa kasvua, käytettyjen suomujen tulee olla mahdollisimman samanmuotoisia ja samasta kohtaa kalaa (Raitaniemi 1998). Täysin samanlaisia suomuja ei ollut mahdollista käyttää kaikista kaloista, sillä osa suomuista oli regeneroituneita. Suomun sädettä ei mitattu, mikäli somu ei ollut riittävän symmetrinen. Tästä johtuen suomun säteen ja kalan pituuden suhdetta laskettaessa on käytetty 62 räpyksen, 99 pohjasiiian ja 92 reeskan tietoja. Takautuva kasvu laskettiin Monastyrskyn kaavalla (Bagenal ja Tesch 1978 ref. Monastyrsky 1934):

$$L = aS^b \quad (1)$$

, jossa L = kalan pituus, S = suomun säde, b = kasvukerroin ja a = vakio. Jokaiselle muodolle laskettiin oma b :n arvo. Pituus iässä i lasketaan:

$$L_i = (S_i / S)^b L \quad (2)$$

, jossa L = kalan pituus, L_i = pituus iässä i , S = suomun säde S_i = suomun säteen pituus iässä i . Pituuden ja painon välinen suhde lasketaan kaavalla:

$$W = aL^n \quad (3)$$

, jossa W = paino, L = pituus, a = vakio (LeCren 1951). Kalan viimeiselle kasvukaudelle laskettiin spesifinen kasvunopeus. Kalojen kasvun alkamispäiväksi päätettiin 10.6. ja loppumispäivä on pyyntipäivä. Spesifinen kasvu laskettiin kaavalla:

$$G = \frac{\ln_{w2} - \ln_{w1}}{\Delta t} \quad (4)$$

(Bagenal & Tesch 1978), jossa G = spesifinen kasvunopeus, \ln_{w2} = paino, \ln_{w1} = paino kasvukauden alussa, Δt = aikaväli kasvukauden alusta pyydyshetkeen päivinä.

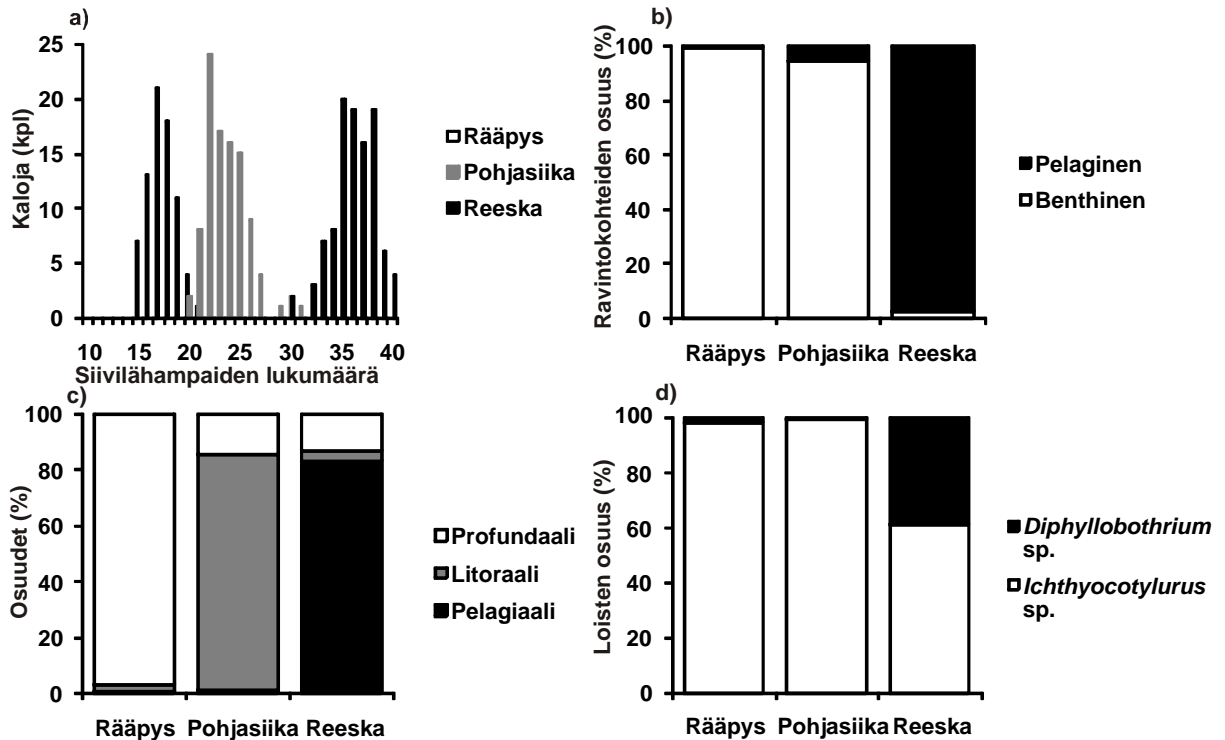
2.1. Tilastollinen tarkastelu

Varianssianalyysillä (ANOVA) testattiin eroavatko muotojen keskiarvot merkitsevästi toisistaan. Sillä tarkasteltiin siivilähampaiden lukumäärää, pituus- ja ikäjakaumia, loisten lukumääriä, loisittujen yksilöiden osuutta ja takautuvasti laskettuja keskipituuksia. Parittaiset vertailut tehtiin Tukeyn HSD -testillä ja tilastollisen merkitsevyyden riskitasona pidettiin viittä prosenttia (0,05). Kovarianssianalyysillä (ANCOVA) tarkasteltiin eroavatko fekunditeetit, mätimunien halkaisijat ja loisten määrät muodoittain, kun ikä/pituus otetaan huomioon. Regressioanalyysillä tarkasteltiin onko kalan iällä/pituudella vaikutusta mädin halkaisijaan, fekunditeettiin ja loisten määrään. Lisäksi selvitettiin lineaarisen regression avulla vaikuttaa loismäärät suhteelliseen fekunditeettiin, mätimunien halkaisijaan tai spesifiseen kasvuun. Varianssi ja kovarianssianalyysit tehtiin SYSTAT 8.0-ohjelmalla. Regressiot laskettiin SPSS 13.0- ohjelmalla.

3. Tulokset

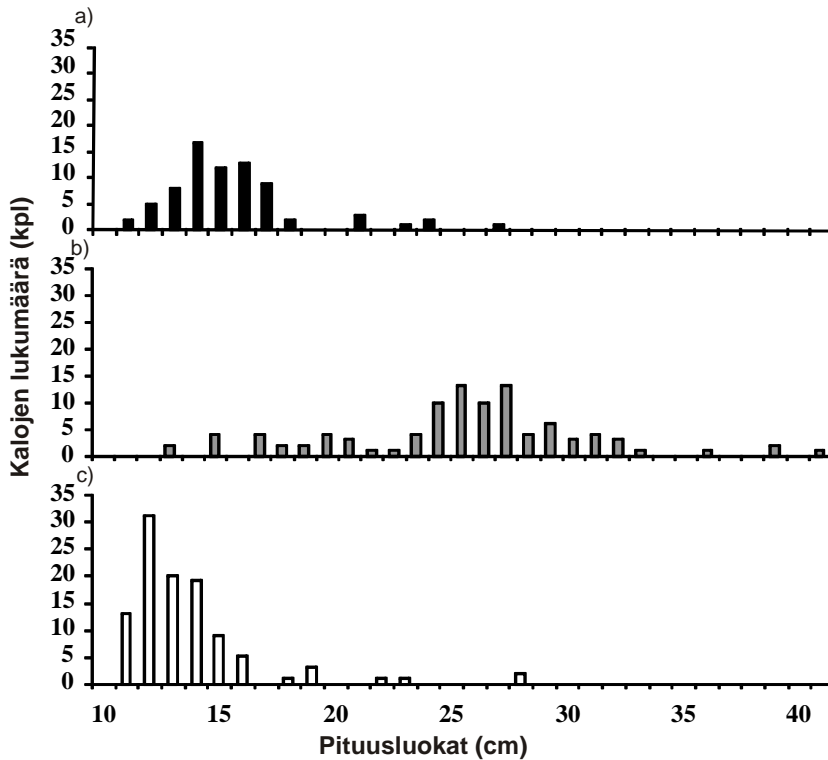
3.1. Siikamuotojen ekomorfologia, elinkierto-ominaisuudet ja loiset

Muddusjärven kolme siikamuotoa eroavat toisistaan siivilähampasjakauman perusteella (kuva 3a). Vähiten siivilähampaita on räpyksellä, jolla niitä on 15 – 21 kappaletta. Tämän aineiston räpösten siivilähampaiden keskiarvo on 17,4. Pohjasiialla siivilähampaita on enemmän, 20 – 31 kappaletta ja keskiarvo on 23,7. Reeskoilla siivilähampaita on 30 – 41 kappaletta ja niiden keskiarvo on 36,1. Siikamuotojen välillä oli merkittävä ero siivilähampaiden lukumäärässä tilastollisesti (ANOVA, $F_{2, 275} = 2203$, $p < 0,05$), kaikki muodot eroavat toisistaan merkitsevästi (Tukeyn HSD -testit $p < 0,05$). Mahoista löytyneen ravinnon perusteella räpösy ja pohjasiika syövät pääasiassa pohjalta poimittua eli benthistä ravintoa (kuva 3b). Reeskoilla mahansisältö oli peräisin pääasiassa ulappa-alueelta eli pelagiaalista. Siikamuotojen elinpaikoissa on eroa (kuva 3c). Räpösy on pääasiassa profundaalissa, pohjasiika litoraalissa ja reeska pelagiaalissa. Kaikilla muodoilla on *Diphyllobothrium* sp. -loista (kuva 3d). Räpyksellä ja pohjasiialla niiden osuudet on alle pari prosenttia. Reeskalla niiden osuus on lähes 40 %. Kaikkien muotojen loisista yli puolet lukumäärästä on *Ichthyocotylurus* sp. -loista. Räpyksellä ja pohjasiialla *Ichthyocotylurus* sp:n osuus on yli 90 %, reeskalla 60 %.



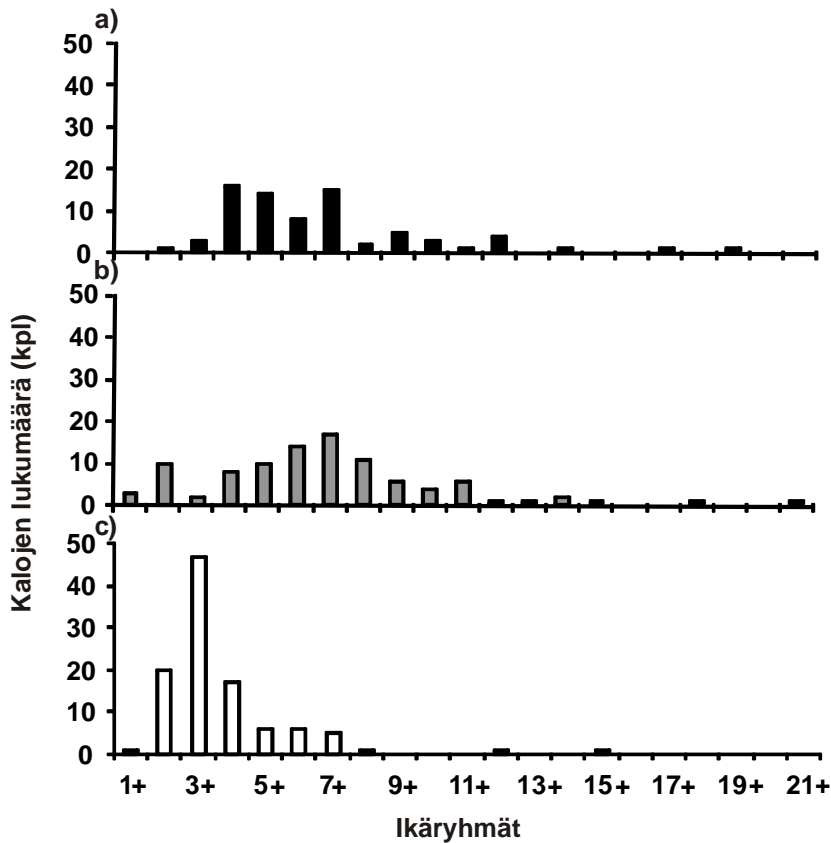
Kuva 3. Muddusjärven kolmen siikamuodon siivilähampasjakauma (a), mahalaukusta löytyneiden ravintokohteiden osuudet pelagiaalin ja profundaalin ravinnon suhteen (b), elinpaikka järvessä (c) ja loisten lukumäärien suhteet (d).

Näytekalat on jaettu pituusluokkiin yhden senttimetrin välein (kuva 4). Ensimmäinen pituusluokka on 10,0 – 10,9 ja viimeinen 42,0 – 42,9 cm. Suurin osa rääpyksistä on 11 – 20 cm pituisia ja niiden keskipituus on 16,9 cm. Eniten rääpyksiä oli pituusluokassa 14,0 – 14,9 cm. Pohjasiikat ovat jakautuneet tasaisemmin eri pituusluokkiin, eniten pohjasiikoja on 25 – 30 cm luokissa. Niiden keskipituus on 26,3 cm. Paria isointa reeskaa lukuun ottamatta ne olivat 11 – 16 cm pituisia. Eniten reeskoja oli pituusluokassa 12,0 – 12,9 cm ja niiden keskipituus on 14,1 cm. Aineiston pisin kala on 42,1 cm:ä pitkä pohjasiika ja aineiston lyhyin kala 11,3 cm:n pituinen reeska. Pituudet eroavat muodoittain toisistaan (ANOVA, $F_{2, 275} = 261$, $p < 0,05$). Kaikki muodot eroavat toisistaan (Tukeyn HSD -testit $p < 0,05$). Reeska on pienikokoinen muoto ja pohjasiika on kookkain muoto, rääpys on näiden välissä.



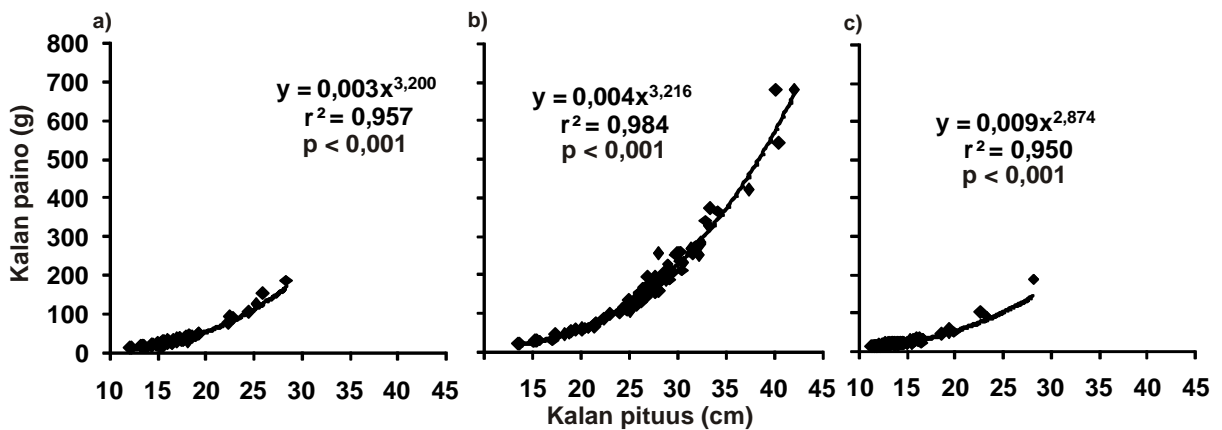
Kuva 4. Aineiston kalojen pituusjakauma luokittain. Rääpykset (a), pohjasiiat (b) ja reeskat (c). Pituusluokat on merkitty kuvaan vain luokan ensimmäisen yksikön mukaan, jolloin kuvassa oleva 10 tarkoittaa pituusluokkaa 10,0 – 10,9 cm.

Rääpysten iät asettuvat välille 2+ – 19+ (kuva 5). Rääpyksillä eniten havaintoja on ikäryhmästä 7+ ja niiden keski-ikä on 6,7. Pohjasiian iät ovat välillä 1+ – 21+. Ikäryhmästä 7+ on eniten havaintoja ja pohjasiikojen keski-ikä on 6,8. Reeskojen iät ovat välillä 1+ – 15+. Ne ovat nuorimpia ja niitä on eniten ikäryhmästä 3+. Keski-ikä reeskoilla on 3,7. Kolmea yksilöä lukuun ottamatta kaikki reeskat ovat 7+ -ikäisiä tai nuorempia. Aineiston nuorimmat kalat ovat 1+ -ikäisiä pohjasiikoja ja reeskoja, nuorin rääpys on 2+ -ikäinen. Aineiston vanhin kala on 21+ -ikäinen pohjasiika. Muotojen välillä keski-iässä on eroja (ANOVA, $F_{2, 275} = 37$, $p < 0,05$). Rääpyksen ja pohjasiian välillä keski-iässä ei ole tilastollista eroa (Tukeyn HSD -testit $p > 0,05$). Reeskat olivat keski-iältään nuorempia kuin pohjasiika ja rääpys (Tukeyn HSD -testit $p < 0,05$).



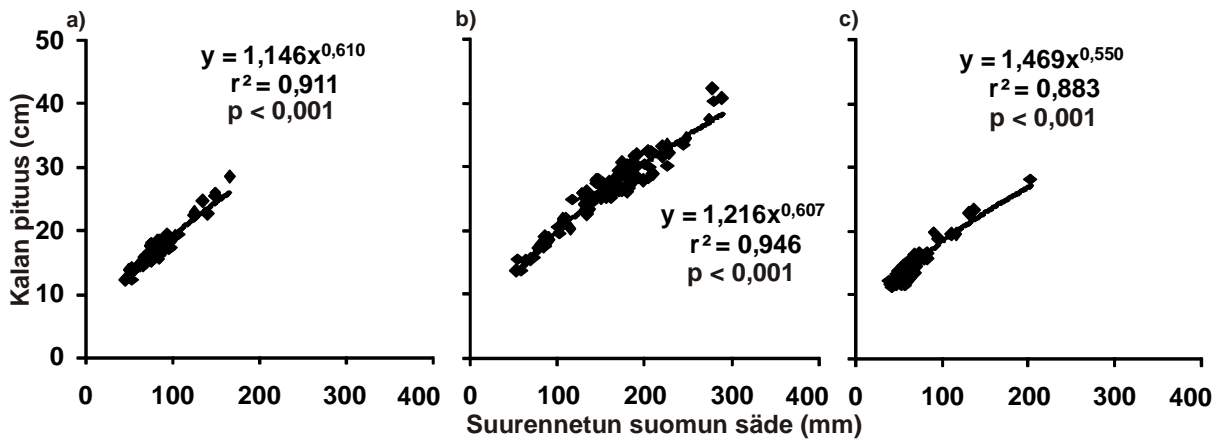
Kuva 5. Räppysten (a), pohjasiikojen (b) ja reeskojen (c) ikäjakaumat.

Kalan pituuden ja painon suhteen selityksaste kaikilla muodoilla on tasan tai yli 0,95 (kuva 6). Pohjasiika on kookkain muoto ja reeska pienin. Yhtälöiden n -arvot ovat 2,8 ja 3,2 väliltä. Regressiokertoimen merkitsevyytasot ovat kaikilla muodoilla merkitseviä ($p < 0,05$), eli kalan paino voidaan arvioida luotettavasti kun tiedetään sen pituus.



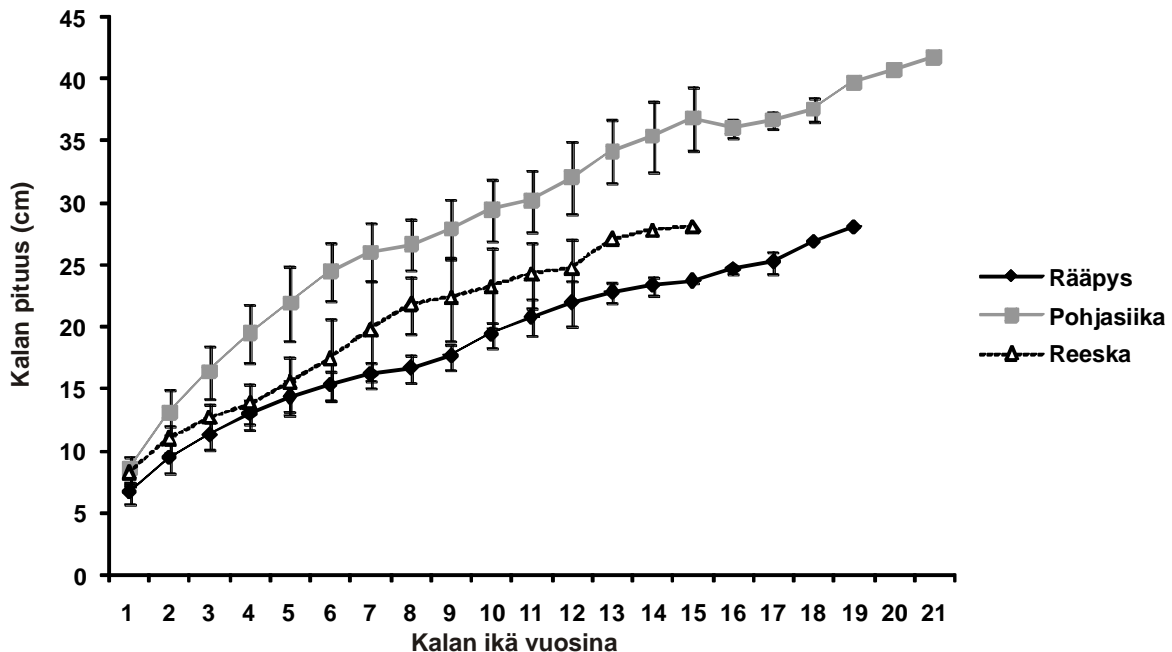
Kuva 6. Kalan pituuden ja painon suhde muodoittain a) räppys, b) pohjasiika ja c) reeska.

Siikamuodoilla suomun säteen ja kalan pituuden suhteen selityksaste on yli 0,88 (kuva 7). Kalan pituuden ja suomun välisen regressioyhtälön merkitsevyytasot ovat kaikilla muodoilla merkitseviä ($p < 0,05$). Räppyksen kasvuvakio (b -arvo) on 0,610; pohjasiiaan 0,607 ja reeskan 0,550.



Kuva 7. Suurennetun suomun säteen suhde kalan pituuteen muodoittain a) rääpys, b) pohjasiika ja c) reeska.

Siikamuodoilla on erilaiset kasvunopeudet (kuva 8). Yksivuotias rääpys on keskimäärin 6,6 cm, pohjasiika 8,6 cm ja reeska 8,2 cm pituinen. Viisivuotiailla vastaavat pituudet ovat 14,4 cm, 22,0 cm ja 15,5. Kymmenvuotiaat yksilöt ovat keskimäärin 19,4 cm, 29,5 cm ja 23,2 cm pituisia. Siikamuotojen kasvut eroavat 1 – 8 -vuotiailla kaloilla (taulukko 1). Pohjasiika kasvaa merkitsevästi rääpystä ja reeskaa nopeammin 1 – 8-vuotiaina (Tukeyn HSD -testit, $p < 0,05$). Rääpyksen ja reeskan ikäryhmäkohtaiset pituudet eivät eroa 4 ja 5 - vuotiailla (Tukeyn HSD -testit, $p > 0,05$). Muilla ikäryhmillä rääpys on merkitsevästi reeskaa pienempi (Tukeyn HSD -testit, $p < 0,05$).

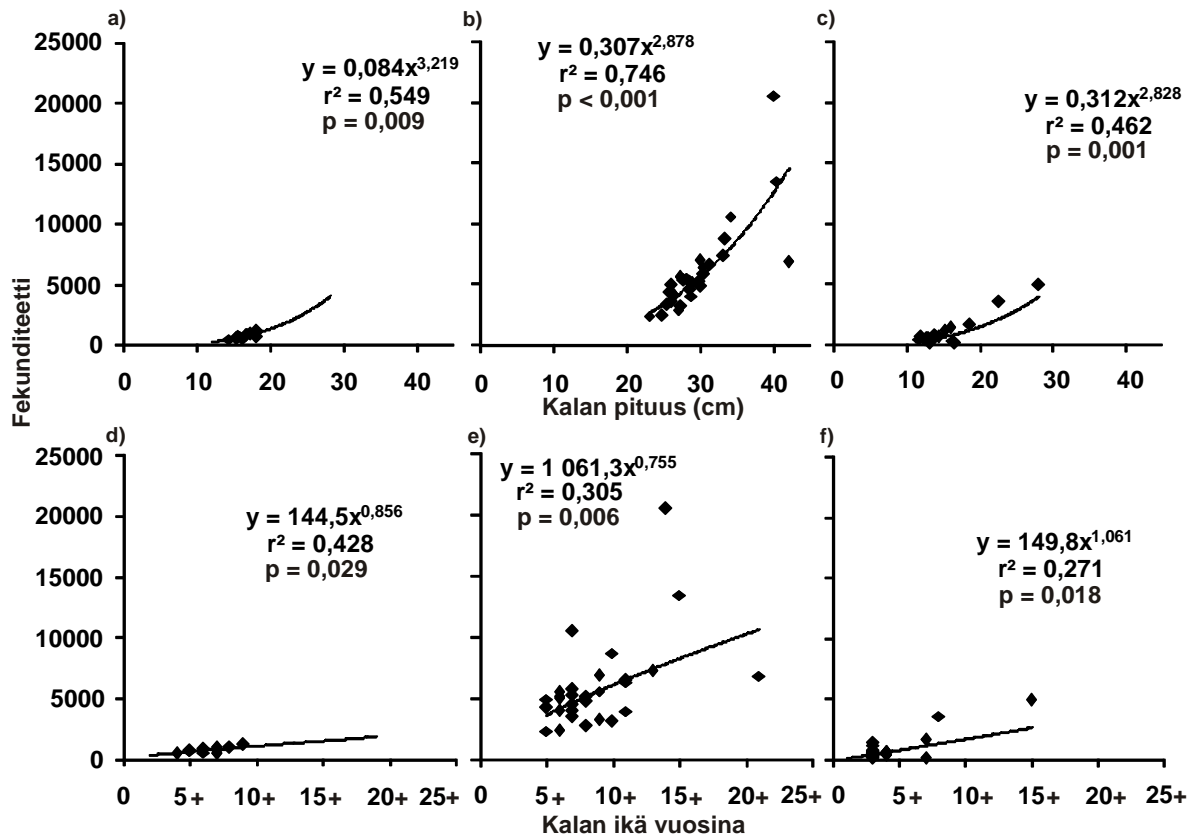


Kuva 8. Rääpyksen, pohjasiian ja reeskan ikäryhmäkohtaiset keskipituudet ja keskihajonnat takautuvan kasvunmäärityksen perusteella.

Taulukko 1. Varianssianalyysitaulukko 1 - 8 -vuotiaiden ikäryhmien pituuksien välistä eroista. SS = neliösumma, df = vapausasteet (muoto, näytemäärä), MS = keskineliö, F = F-suhde, p = merkitsevyystaso.

Ikäryhmä	SS	df	MS	F	p
1-vuotiaat	153	2,250	77	84	< 0,001
2-vuotiaat	543	2,246	271	135	< 0,001
3-vuotiaat	1057	2,216	529	207	< 0,001
4-vuotiaat	1746	2,173	873	239	< 0,001
5-vuotiaat	1884	2,138	942	150	< 0,001
6-vuotiaat	2140	2,111	1070	227	< 0,001
7-vuotiaat	1852	2,285	926	189	< 0,001
8-vuotiaat	947	2,247	474	137	< 0,001

Kaikilla muodoilla fekunditeetti kasvaa kalan koon kasvaessa (kuva 9). Rääpyksen fekunditeetti vaihtelee 268 ja 1159 välillä. Pohjasiiialla vaihteluväli on 2297 – 20487, reeskalla 121 – 4908. Pohjasiiialla selitysaste kalan pituuden ja fekunditeetin välillä on suurin, reeskalla pienin. Fekunditeetin ja iän välinen selitysaste on kaikilla muodoilla huonompi kuin pituuden suhteen. Rääpyksellä on paras selitysaste iän ja fekunditeetin välillä ja reeskalla alhaisin selitysaste. Regressioyhtälön merkitsevyystasot ovat merkitseviä jokaisella muodolla fekunditeetin ja pituuden välillä ($p < 0,05$). Fekunditeettiin vaikuttaa sekä muoto että pituus (taulukko 2). Kun pituus huomioidaan, pohjasiiian fekunditeetti on merkitsevästi suurempi kuin reeskan (Tukeyn HSD -testit, $p < 0,05$). Muiden muotojen välillä ei ollut merkitsevää eroa (Tukeyn HSD -testit, $p > 0,05$). Regressioyhtälöiden merkitsevyystasojen mukaan iän ja fekunditeetin välillä on merkitsevä yhteys ($p < 0,05$). Fekunditeetit eroavat muodon ja iän suhteen, kun ikä huomioidaan. Pohjasiiian fekunditeetti on suurempi kuin muilla muodoilla (Tukeyn HSD -testit, $p < 0,05$). Rääpyksen ja reeskan fekunditeettien välillä ei ole merkitsevää eroa (Tukeyn HSD -testit, $p > 0,05$). Kutuvalmiita naaraita oli rääpyksissä 11, pohjasiiioissa 30 ja reeskoissa 20 kappaletta.

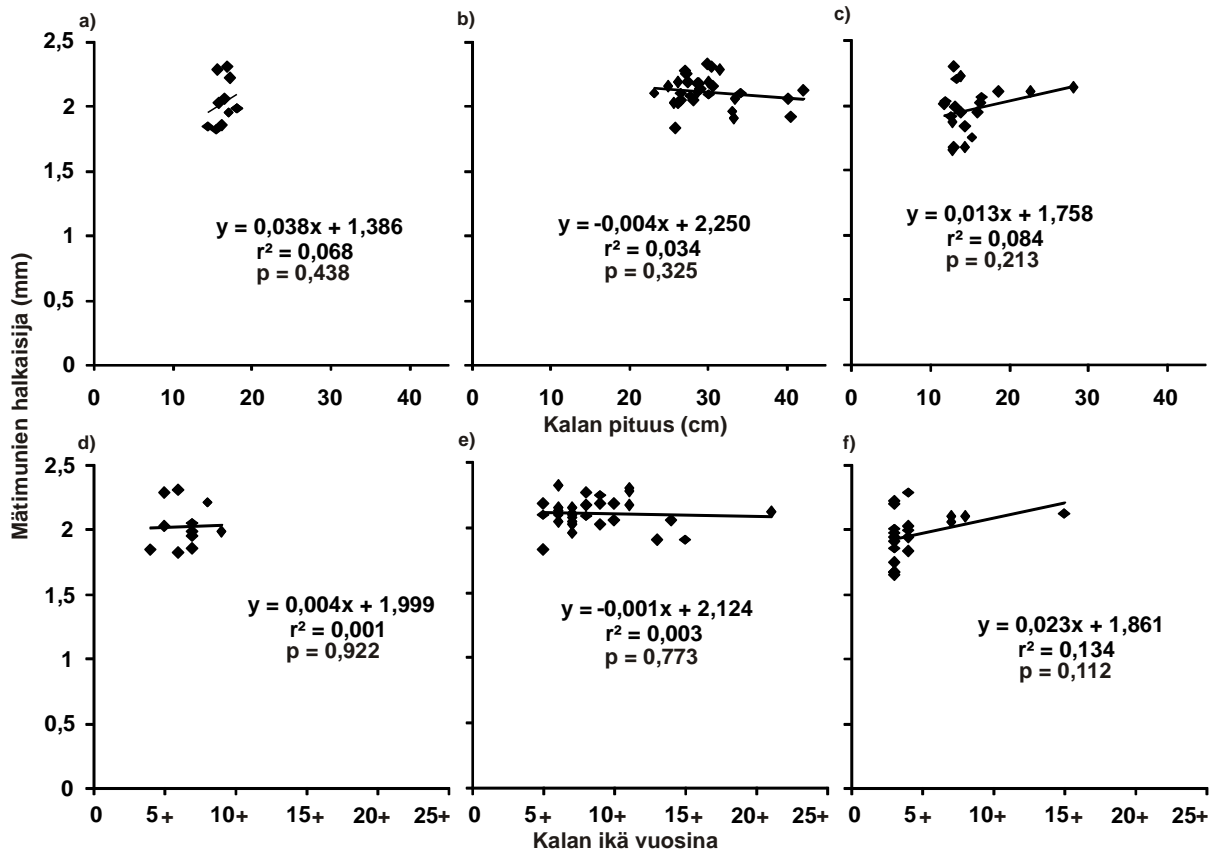


Kuva 9. Kalan pituuden ja fekunditeetin suhde muodoittain a) rääpy, b) pohjasiika ja c) reeska. Iän ja fekunditeettiin suhde muodoittain d) rääpy, e) pohjasiika ja f) reeska.

Taulukko 2. Kovarianssianalyysin tulokset pituuden ja fekunditeetin sekä iän ja fekunditeetin välillä. Fek. = fekunditeetti, SS = neliösumma, df = vapausasteet, MS = keskineliö, F = F-suhde, p = merkitsevyystaso.

	Tekijä	SS	df	MS	F	p
Pituus-fek.	Muoto	23145500	2	11572700	3,3	0,042
	Pituus	264647000	1	264647000	76,6	< 0,001
Ikä-fek.	Muoto	175884000	2	87941900	14,0	< 0,001
	Ikä	102956000	1	102956000	16,7	< 0,001

Mätimunien halkaisijat vaihtelivat räpyksellä 1,82 ja 2,30 välillä (kuva 10). Pohjasiialla vaihteluväli on 1,90 – 2,32 ja reeskalla 1,65 – 2,29. Muodolla ei ole vaikutusta mätimunien halkaisijaan, kun kalan pituus huomioidaan ($p > 0,05$) (taulukko 3). Regressioyhtälöiden mukaan kalan pituudella ei ole vaikutusta mätimunien halkaisijoiden suuruuteen ($p > 0,05$). Kun ikä huomioidaan, muodolla ei ole merkitystä mätimunien halkaisijaan ($p > 0,05$).

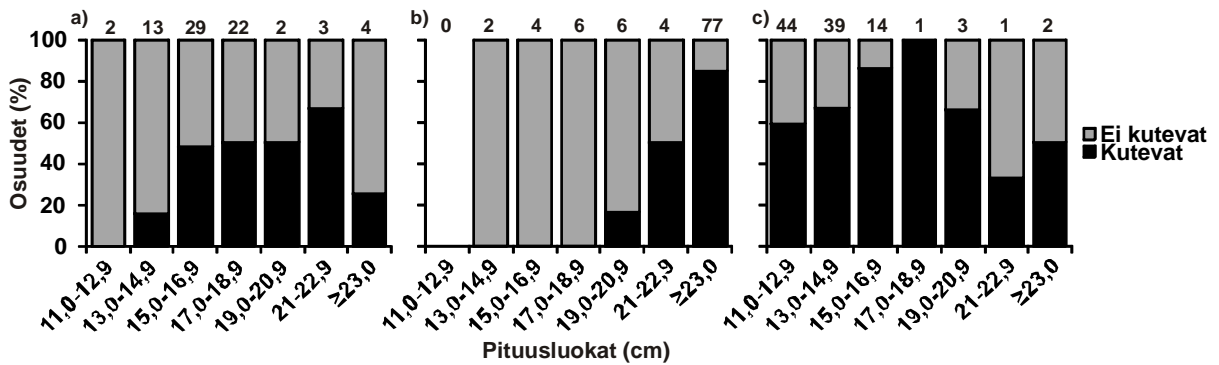


Kuva 10. Kalan pituuden ja mätimunien halkaisijan suhde muodoittain a) räpys, b) pohjasiika ja c) reeska. Iän ja mätimunien halkaisijan suhde muodoittain d) räpys, e) pohjasiika ja f) reeska.

Taulukko 3. Kovarianssianalyysin tulokset pituuden ja mätimunien halkaisijan sekä iän ja mätimunien halkaisijan välillä. Mäti = mätimunien halkaisija, SS = neliösumma, df = vapausasteet, MS = keskineliö, F = F-suhde, p = merkitsevyystaso.

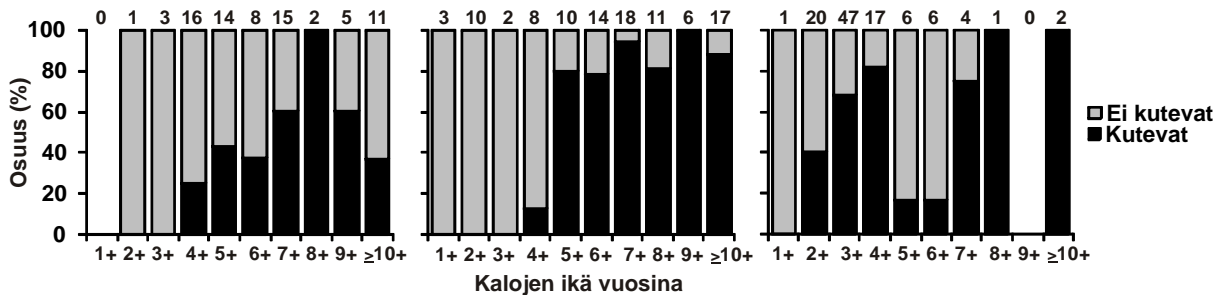
	Tekijä	SS	df	MS	F	p
Pituus-mäti	Muoto	0,049	2	0,025	1,0	0,359
	Pituus	0,003	1	0,003	0,1	0,717
Ikä-mäti	Muoto	0,120	2	0,060	2,6	0,086
	Ikä	0,019	1	0,019	0,8	0,369

Siikamuodon katsottiin populaatiotasolla saavuttaneen sukukypsyyden, kun ≥ 50 % tutkitusta pituusluokasta/ikäryhmästä oli kutevia. Räpöksillä yli 50 % yksilöistä on sukukypsiä 17,0 - 18,9 cm pituisena (kuva 11). Pohjasiioista puolet on sukukypsiä 21,0 - 22,9 cm pituisina. Reeskoilla 11,0 - 12,9 cm pituisista kaloista on puolet sukukypsiä. Räpöksillä kutevien kalojen osuus laskee yli 23 cm pituisilla kaloilla. Niillä yhdessäkin pituusluokassa kutevien osuus ei ylitä 80 %. Myös reeskojen isoimmat yksilöt eivät ole kaikki kutevia, mutta kutevien osuus ylittää kuitenkin 80 % kahdessa ikäluokassa. Pohjasiialla alle 18,9 cm pituisista kaloista yksikään ei ollut kuteva, siitä ylöspäin mentäessä kutevien kalojen osuus kasvaa ja yli 23 cm pituisilla kaloilla kutevien osuus on yli 80 %.



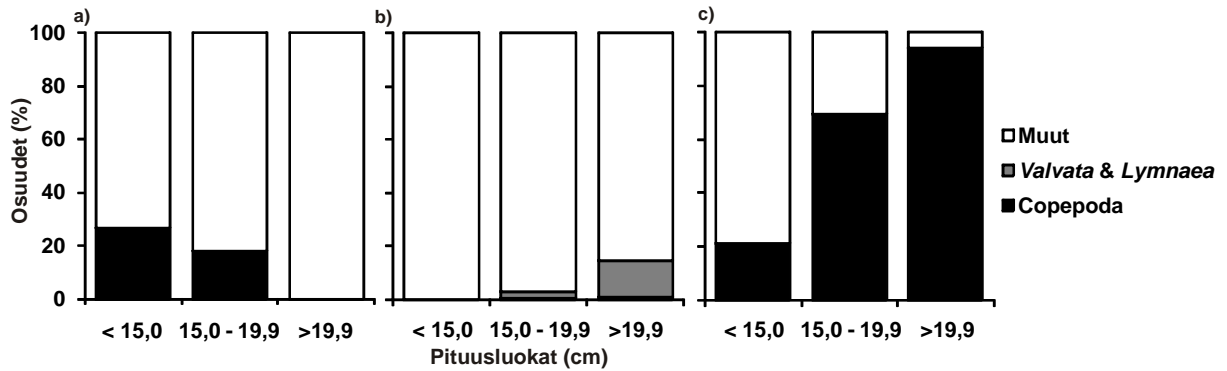
Kuva 11. Kutevien ja ei-kutevien osuudet pituusluokittain 2 cm:n välein ja muodoittain a) rääpys, b) pohjasiika ja c) reeska. Tutkittujen kalojen lukumäärät ovat näkyvissä palkkien päällä.

Rääpyksistä 50 % kutee 7+ -iässä (kuva 12). Yli kymmenvuotiailla kutevien kalojen osuus on vain 40 %. Nuorimmissa rääpyksissä, 2+ ja 3+ -vuotiaissa, ei ollut kutevia kaloja. Yli kymmenvuotiailla rääpyksillä kutevien osuus laskee alle 40 %:n. Pohjasiialla 50 % kaloista on kutevia 5+ -ikäisinä. Sitä suuremmissa ikäryhmissä kutevien määrä ei laske, vaan pysyy melkein 80 %:ssa. Reeskoista 50 % on kutevia 3+ -ikäisinä, jolloin myös havaintojen lukumäärä on suurin. Reeskoilla ikäryhmissä 5+ ja 6+ kutevien osuus on alle 20 %.



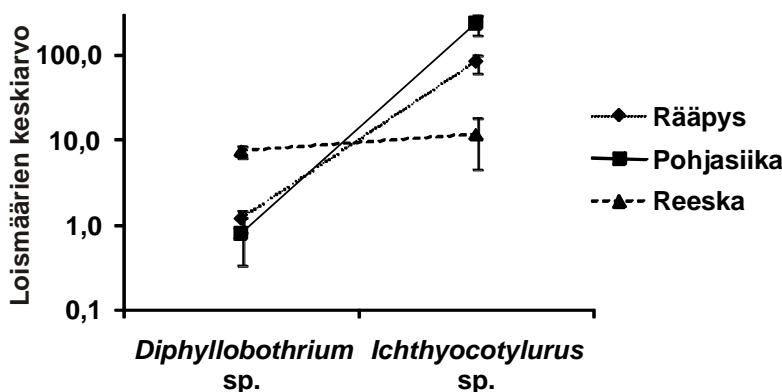
Kuva 12. Kutevien ja ei-kutevien osuudet ikäryhmittäin ja muodoittain a) rääpys, b) pohjasiika ja c) reeska. Kalojen lukumäärät ovat näkyvissä palkkien päällä.

Siikamuotojen ravintoa on tarkasteltu erityisesti loisten näkökulmasta jakamalla ravinto hankajalkaisiin (*Cyclopoida* sp., *Calanoida* sp.), kotiloihin (*Lymnaea* sp, *Valvata* sp.) ja muihin ravintokohteisiin. Hankajalkaiset muodostavat alle 30 % rääpysten ravinnosta ja niiden osuus laskee kalan pituuden kasvaessa (kuva 13). Rääpyksen ravinnossa esiintyvät hankajalkaiset kuuluvat *Megacyclops*-sukuun. *Valvata* sp. ja *Lymnaea* sp. -ryhmän edustajia ei löytynyt rääpyksen ravinnosta. Suurimmat osuudet rääpysten mahojen sisällöstä muodosti ryhmä muut, johon kuuluu rääpyksen osalta mm. *Eryrcercus* sp. -vesikirppuja, *Pisidium* sp. -simpukoita, ja surviaissääsken (*Chironomidae*) toukkia. Pohjasiialla *Valvata* sp. ja *Lymnaea* sp. -kotiloiden osuudet kasvavat kalan koon kasvaessa, mutta on kaikissa pituusluokissa alle 20 %. Hankajalkaiset muodostavat pienen osuuden pohjasiian ravinnosta, ja sen osuus on enimmillään viimeisessä pituusluokassa, jolloin niitä on 1 % mahalaukun sisällöstä. Mahalaukun sisältö oli monipuolisin pohjasiialla. Muut -ryhmään pohjasiialla kuuluu mm. mätimunia, vesiperhosen (*Trichoptera*) toukkia, *Pisidium* sp. -simpukoita ja surviaissääsken toukkia. Reeskalla hankajalkaisten osuus ravinnosta kasvaa kalan koon kasvaessa. Ne muodostavat yli puolet mahojen sisällöstä 15,0 – 19,9 cm kaloilla. Yli 19,9 cm reeskoilla hankajalkaiset muodostavat 90 % mahoista löytyneestä ravinnosta. Reeskojen mahoista ei löytynyt *Valvata* sp. tai *Lymnaea* sp. -kotiloita. Muut -ryhmässä reeskalla on mm. *Bosmina* sp. ja *Daphnia* sp. -vesikirppuja.



Kuva 13. A) Rääpyksen, b) pohjasiian ja c) reeskan ravinnot. Eri pituusluokissa ravinnot on jaettu copepoda- (hankajalkaiset), *Valvata* sp. ja *Lymnaea* sp. (kotilot) ja muut -ryhmiin.

Diphyllobothrium sp. -loisia on muodoilla keskimäärin vähemmän kuin *Ichthyocotylurus* sp. -loisia (kuva 14). *Diphyllobothrium* sp:n kohdalla luottamusvälit menevät päällekkäin rääpyksellä ja pohjasiialla. Varianssianalyysin mukaan *Diphyllobothrium* sp:n määrät eroavat (ANOVA, $F_{2,275} = 100$, $p < 0,05$). Reeskalla on merkitsevästi enemmän *Diphyllobothrium* sp. -loisia kuin rääpyksellä ja pohjasiialla (Tukeyn HSD -testit $p < 0,05$). Rääpyksen ja pohjasiian *Diphyllobothrium* sp:n määrät eivät eroa merkitsevästi toisistaan (Tukeyn HSD -testit $p > 0,05$). *Ichthyocotylurus* sp:n kohdalla eroa on merkitsevästi muotojen välillä ($F_{2,275} = 40$, $p < 0,05$). Kaikki muodot eroavat tilastollisesti toisistaan (Tukeyn HSD -testit $p < 0,05$). Pohjasiialla on eniten *Ichthyocotylurus* sp. -loisia, sitten rääpyksellä ja reeskalla niitä on vähiten.



Kuva 14. Keskiarvot loisten lukumääristä muodoittain sekä 95 % luottamusvälit. Huomio, että y-akseli on logaritmisella asteikolla.

Rääpyksistä yli puolella yksilöistä on yksi tai useampi *Diphyllobothrium* sp. -loinen (taulukko 4). Pohjasiialla on vähiten *Diphyllobothrium* sp:n loisimia kaloja, alle kolmasosa on infektoituneita. Reeskalla lähes kaikilla kaloilla on vähintään yksi *Diphyllobothrium* sp. -loinen. Muotojen välinen ero *Diphyllobothrium* sp. -loisten osuudessa on merkitsevä (ANOVA, $F_{2,275} = 75$, $p < 0,05$). Kaikki muodot eroavat toisistaan (Tukeyn HSD -testit $p < 0,05$). Reeskoista suurimmalla osalla on *Diphyllobothrium* sp. -loisia, pohjasiialla vähiten. Kaikilla rääpyksillä on *Ichthyocotylurus* sp. -loisia. Pohjasiioista lähes kaikilla kaloilla on vähintään yksi *Ichthyocotylurus* sp. -loinen. Pohjasiialla *Ichthyocotylurus* sp:n keskiarvo ja sen keskihajonta on suuremmat kuin muilla, reeskalla ne ovat pienimmät. Reeskoista hieman yli puolella on *Ichthyocotylurus* sp. infektiota. Kahden pohjasiian *Ichthyocotylurus* sp. määrät ylittävät 1000 kappaletta, suurin infektiota on 2417 kpl ja toiseksi suurin 1115 kpl. Muotojen välillä on eroa *Ichthyocotylurus* sp:n osuuksissa (ANOVA, $F_{2,275} = 70$, $p < 0,05$). Reeskan

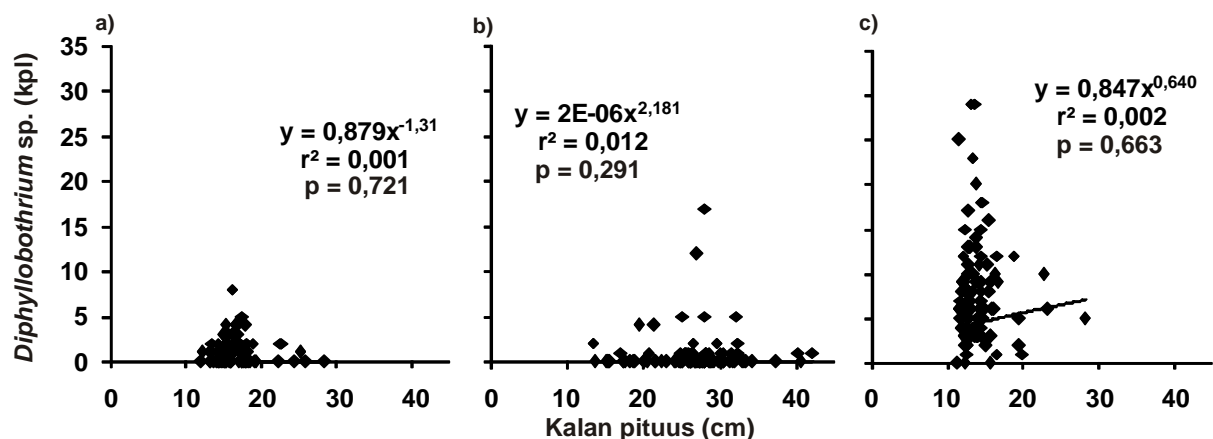
Ichthyocotylurus sp. osuudet eroaa muista muodoista merkitsevästi (Tukeyn HSD -testit $p < 0,05$). Rääpyksen ja pohjasiian keskiarvojen välillä ei ollut merkitsevää eroa (Tukeyn HSD -testit, $p > 0,05$).

Taulukko 4. Loisten esiintyvyys muodoittain. Taulukossa n = kalojen lukumäärä, *Dip.* = *Diphyllobothrium* sp., *Icht.* = *Ichthyocotylurus* sp., lukumäärä (abundance) ja keskihajonta, sekä loisittujen kalojen osuus (%) (prevalence). Lukumäärien vaihteluvälit on esitetty suluissa.

Muoto	n	<i>Dip.</i> lukumäärä	<i>Dip.</i> osuus	<i>Icht.</i> lukumäärä	<i>Icht.</i> osuus
Rääpys	75	$1,2 \pm 1,5$ (0 – 8)	55	$83,6 \pm 83,7$ (2 – 449)	100
Pohjasiika	99	$0,8 \pm 2,3$ (0 – 17)	30	$241,7 \pm 298,6$ (0 – 2417)	98
Reeska	104	$7,7 \pm 5,7$ (0 – 29)	97	$12,0 \pm 37,9$ (0 – 284)	53

3.2. Loiset siikamuotojen elinkierron eri vaiheissa

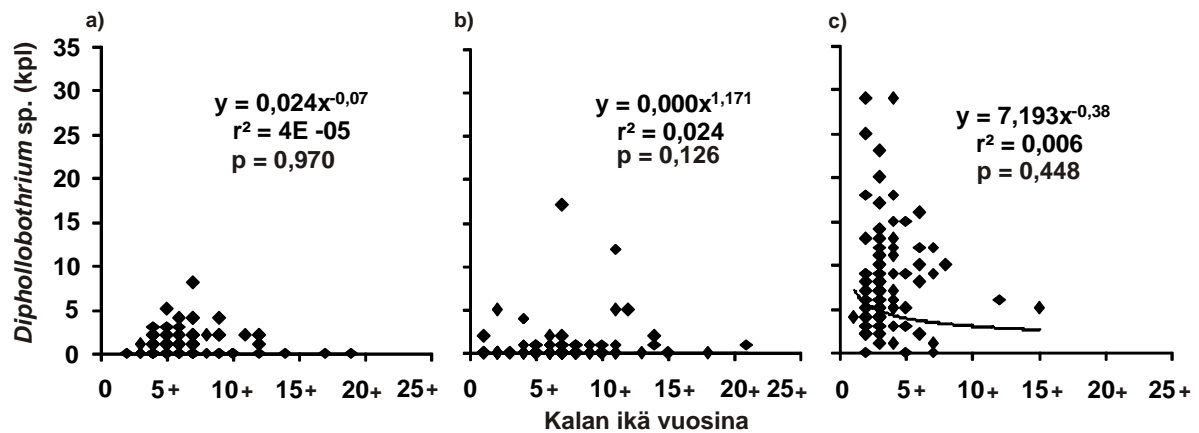
Diphyllobothrium sp:n määrät rääpyksellä ovat suurimmillaan 15 – 20 cm:n pituisilla kaloilla ja sitä pidemmällä yksilöillä niitä on vähemmän (kuva 15). Pohjasiialla loisia on yleisesti ottaen vain muutama kaiken pituisilla, eikä niiden lukumäärän lisääntymistä tai vähenemistä ole havaittavissa. Reeskalla pisimmillä yksilöillä on alle 15 *Diphyllobothrium* sp. -loista, kun eniten loisituilla reeskoilla on yli 20 loista. Yhteistä kaikille muodoille on alhaiset selitysasteet kalan pituuden ja *Diphyllobothrium* sp:n määrän välillä. Regressioyhtälön merkitsevyytasojen perusteella *Diphyllobothrium* sp:n määrän ja kalan pituuden välillä ei ole merkitsevää yhteyttä yhdelläkään muodolla. Kovarianssianalyysin perusteella pituudella ei ole vaikutusta *Diphyllobothrium* sp:n määrään, mutta muodolla on, kun kalan pituus huomioidaan (taulukko 5). Reeskalla on enemmän *Diphyllobothrium* sp. -loisia kuin rääpyksellä ja pohjasiialla. (Tukeyn HSD -testit, $p < 0,05$), sen sijaan rääpyksen ja pohjasiian välillä ei ole tilastollisesti merkitsevää eroa (Tukeyn HSD -testit, $p > 0,05$).



Kuva 15. *Diphyllobothrium* sp:n määrä suhteessa kalan pituuteen muodoittain a) rääpys, b) pohjasiika, c) reeska.

Diphyllobothrium sp. loisten määrä on suurimmillaan rääpyksellä noin 5+ - 10+ -ikäisillä kaloilla (kuva 16). Pohjasiialla niitä on tasaisemmin iän suhteen ja yksilöitä, joilla on niitä enemmän kuin 3 löytyy monesta ikäryhmästä. Reeskalla 0+ - 7+ ikäisillä kaloilla ne vaihtelevat minimi ja maksimi -arvojen välillä. Kahdella vanhimmalla yksilöllä ei ollut erityisen paljon *Diphyllobothrium* sp. -loisia. Regressioyhtälöiden merkitsevyytasojen mukaan iällä ja *Diphyllobothrium* sp:n määrällä ei ole merkitsevää yhteyttä ($p > 0,05$). Iällä ei

ole merkitystä *Diphyllobothrium* sp:n määrään, mutta muodolla on (Taulukko 5). Rääpys ja pohjasiika eivät eroa merkittävästi *Diphyllobothrium* sp:n määrässä, kun ikä huomioidaan (Tukeyn HSD -testit, $p > 0,05$). Reeskalla on enemmän *Diphyllobothrium* sp. -loisia kuin rääpyksellä ja pohjasiialla (Tukeyn HSD -testit $p < 0,05$).

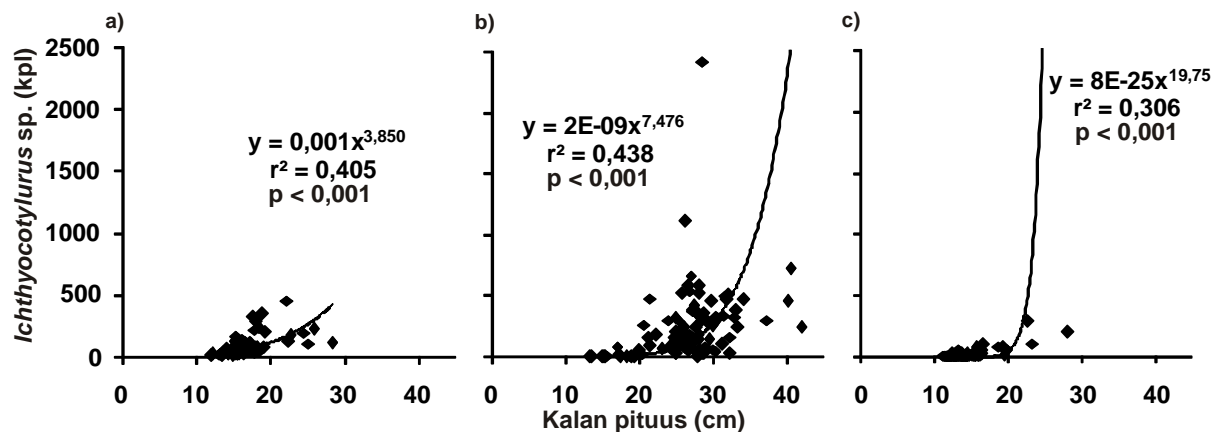


Kuva 16. *Diphyllobothrium* sp:n määrä suhteessa kalan ikään muodoittain a) rääpys, b) pohjasiika, c) reeska.

Taulukko 5. Kovarianssianalyysin tulokset *Diphyllobothrium* sp:n lukumäärän ja kalojen pituuden sekä iän välillä. Dip. = *Diphyllobothrium* sp:n määrä, SS = neliösumma, df = vapausasteet, MS = keskineliö, F = F-suhde, p = merkitsevyystaso.

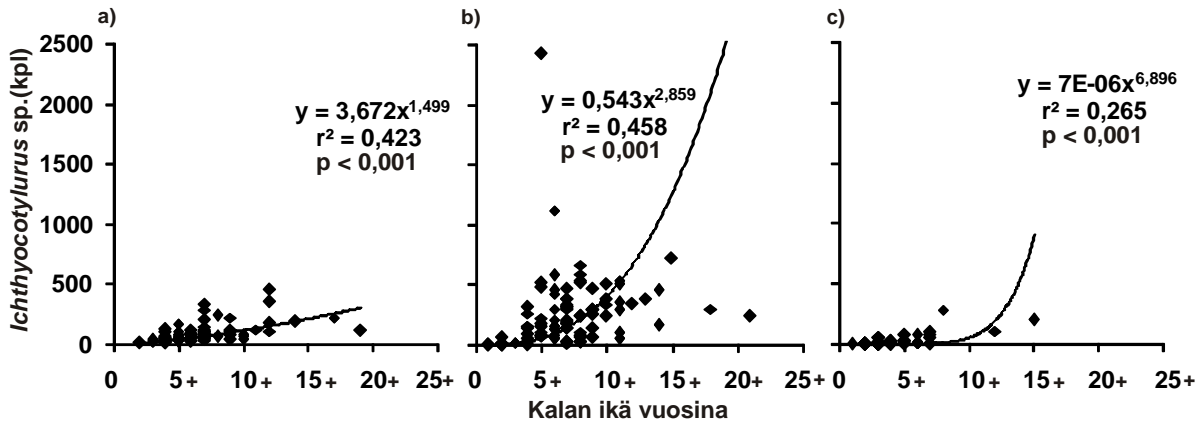
	Tekijä	SS	df	MS	F	p
Pituus-Dip.	Muoto	1781,4	2	890,7	61,1	< 0,001
	Pituus	0,2	1	0,2	0,0	0,907
Ikä-Dip.	Muoto	1575612,8	2	787806,4	25,0	< 0,001
	Ikä	759388,9	1	759388,9	24,1	0,945

Kaikilla muodoilla *Ichthyocotylurus* sp:n määrä on verrannollinen kalan pituuteen regressioyhtälön perusteella ($p < 0,05$) (kuva 17). Pisimmillä rääpyksillä ei kuitenkaan ole eniten *Ichthyocotylurus* sp. -loisia, mutta ne eivät ole loisetomiakaan. Pohjasiialla suurimmat *Ichthyocotylurus* sp. määrät ovat 20 – 45 cm pituisilla kaloilla ja pisimmiltä yksilöiltä löytyy yli keskiarvon verran niitä. Reeskalla trendiviiva on jyrkin ja pisimmillä yksilöillä on suurimmat *Ichthyocotylurus* sp. määrät. Muodolla ei ole merkitystä *Ichthyocotylurus* sp:n määrään, kun pituus otetaan huomioon (taulukko 6).



Kuva 17. *Ichthyocotylurus* sp:n määrä suhteessa kalan pituuteen a) rääpys, b) pohjasiika, c) reeska muodoittain.

Rääpyksellä suurimmat *Ichthyocotylurus* sp. määrät olivat 7+ – 12+ -ikäisillä kaloilla (kuva 18). Pohjasiiialla suuria *Ichthyocotylurus* sp. määriä oli nelivuotiaista kaloista ylöspäin. Reeskalla *Ichthyocotylurus* sp. -loisten on vähemmän kuin kahdella muulla muodolla ja niiden määrä kasvaa iän myötä. Regressioyhtälöiden merkitsevyystasojen mukaan *Ichthyocotylurus* sp:n määrällä ja kalan pituuden välillä on merkitsevä riippuvuus kaikilla muodoilla ($p < 0,05$). *Ichthyocotylurus* sp:n määrä on riippuvainen muodosta ja iästä, kun ikä otetaan huomioon (taulukko 6). Pohjasiiialla on merkitsevästi enemmän *Ichthyocotylurus* sp. -loisia, kuin reeskalla ja rääpyksellä (Tukeyn HSD -testit, $p < 0,05$). Rääpyksen ja reeskan välillä ei ole tilastollisesti merkittävää eroa (Tukeyn HSD -testit, $p > 0,05$).



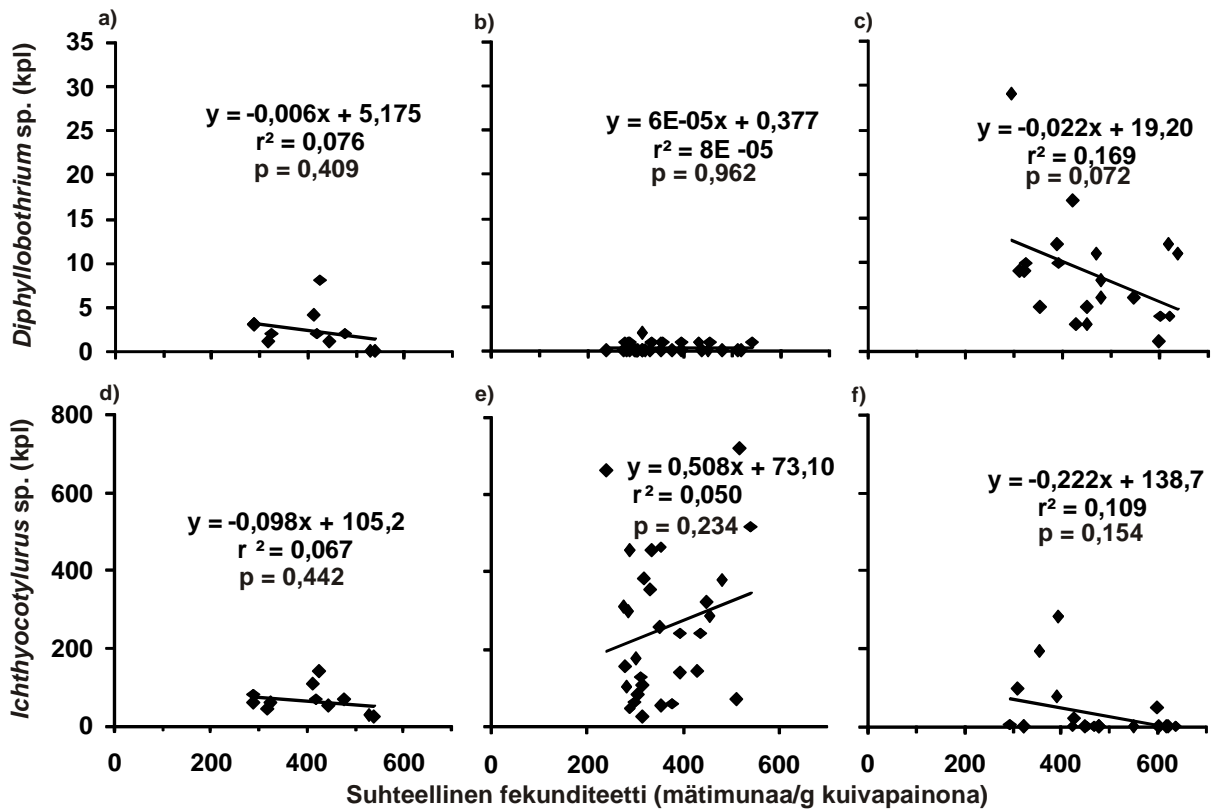
Kuva 18. *Ichthyocotylurus* sp:n määrä suhteessa kalan ikään a) rääpys, b) pohjasiiika, c) reeska muodoittain.

Taulukko 6. Kovarianssianalyysin tulokset *Ichthyocotylurus* sp:n lukumäärän ja kalojen pituuden sekä iän välillä. *Icht.* = *Ichthyocotylurus* sp:n määrä, SS = neliösumma, df = vapausasteet, MS = keskineliö, F = F-suhde, p = merkitsevyystaso.

	Tekijä	SS	df	MS	F	p
Pituus- <i>Icht.</i>	Muoto	17666,0	2	8833,0	0,3	0,741
	Pituus	1332368,4	1	1332368,4	45,2	< 0,001
Ikä- <i>Icht.</i>	Muoto	1575612,8	2	787806,4	25,0	< 0,001
	Ikä	759388,9	1	759388,9	24,0	< 0,001

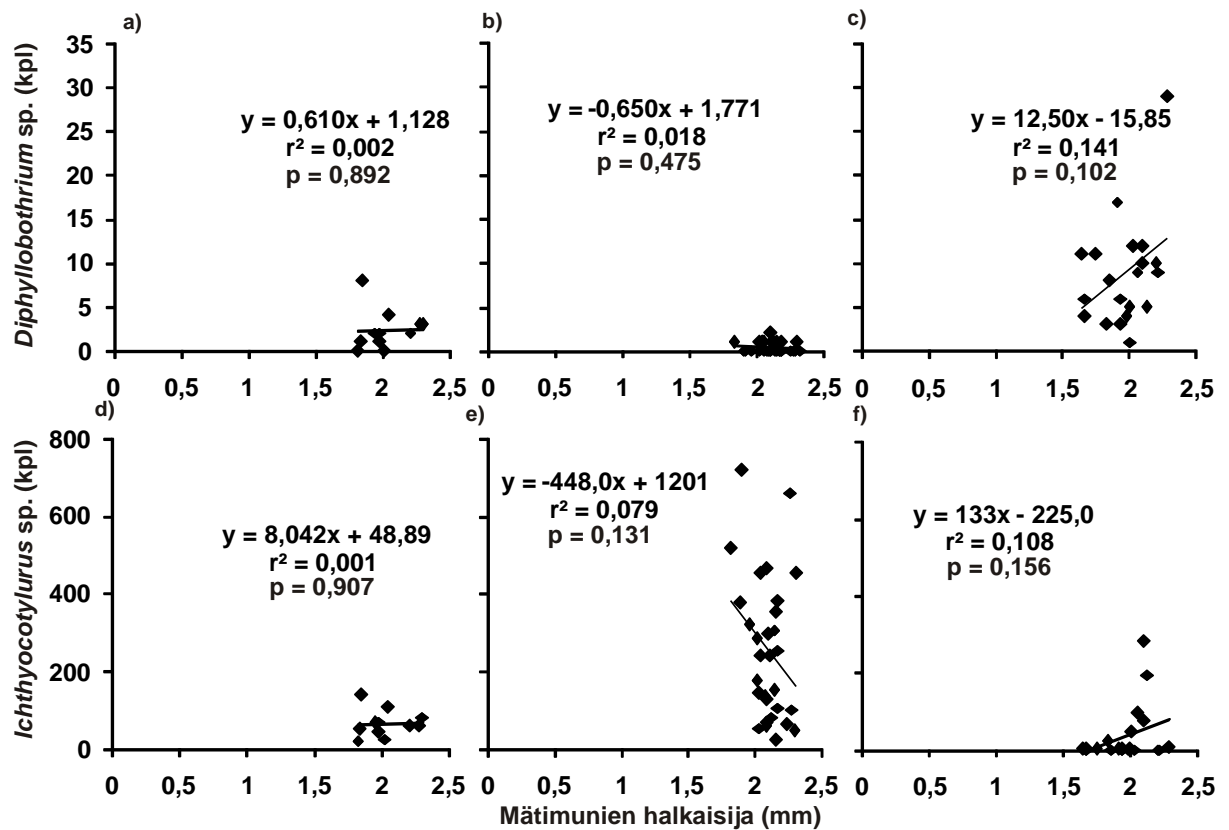
3.3. Loisten vaikutus siikamuotojen lisääntymiseen ja kasvuun

Rääpyksen suhteellinen fekunditeetti vaihtelee 289 ja 540 välillä (kuivattua mätimunaa/g) (kuva 19). Pohjasiiialla vaihteluväli on 241 – 542, reeskalla 296 – 637. *Diphyllobothrium* sp. määrä näillä kutuvalmiilla naarasrääpyksillä on 0 ja 8 välillä. Pohjasiiioilla vaihteluväli on 0 – 2 ja reeskoilla 1 – 29. *Ichthyocotylurus* sp:n määrät ovat vastaavasti rääpyksillä 21 – 138, pohjasiiioilla 24 – 720 ja reeskoilla 0 – 281. Regressioyhtälöiden merkitsevyystasojen mukaan yhdelläkään muodolla suhteellinen fekunditeetti ei ole verrannollinen *Diphyllobothrium* sp:n tai *Ichthyocotylurus* sp:n määrään ($p > 0,05$).



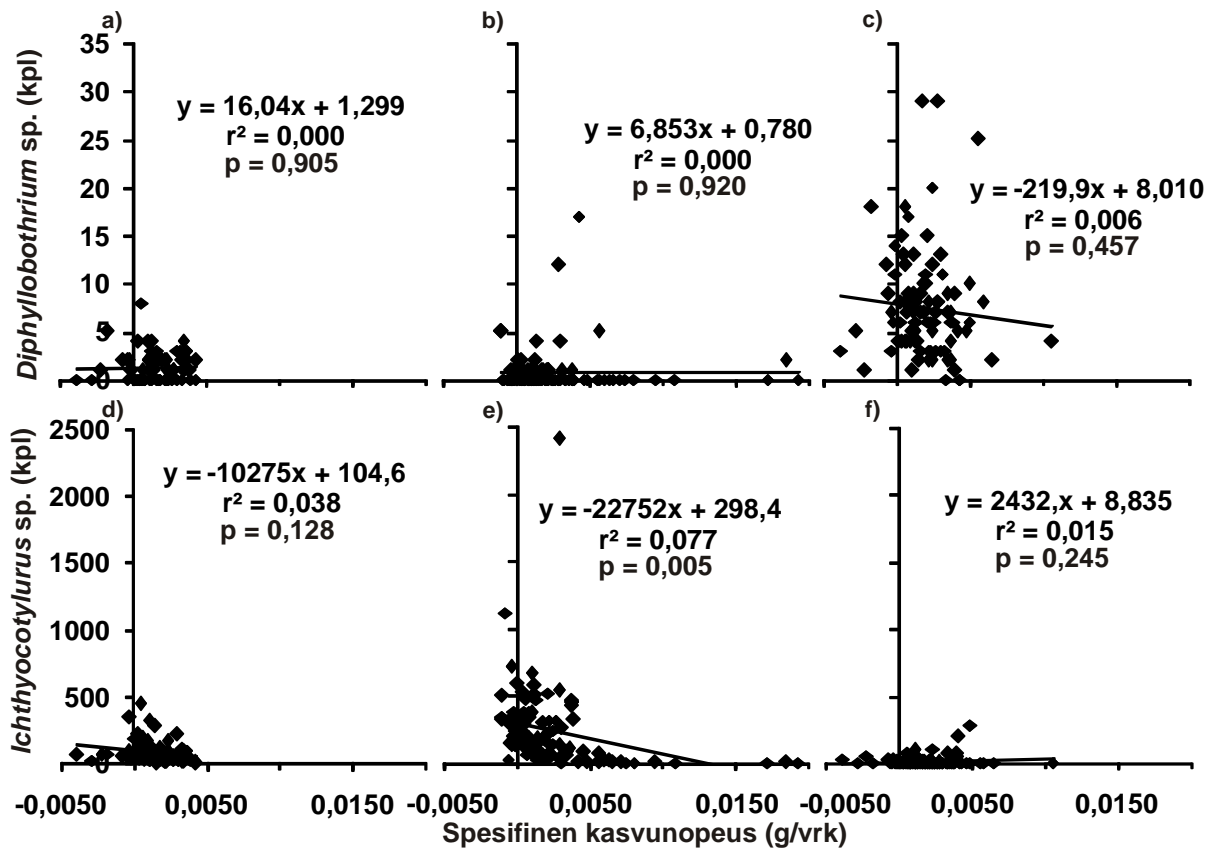
Kuva 19. Suhteellisen fekunditeetin suhde *Diphyllbothrium* sp:n lukumäärään kalassa muodoittain a) rääpy, b) pohjasiika ja c) reeska. Kuvissa on lineaarinen trendiviiva yhtälöineen, selitysasteineen ja regression merkitsevyysaste.

Diphyllbothrium sp:n tai *Ichthyocotylurus* sp:n määrillä ei ole vaikutusta mätimunien halkaisijaan, sillä regressioyhtälöiden merkitsevyytasot eivät ole merkitseviä ($p > 0,05$) (kuva 20). Halkaisijoiden vaihteluväli on rääpyksellä 1,82 – 2,30, pohjasiialla 1,90 – 2,32 ja reeskalla 1,65 – 2,29.



Kuva 20. Mätimunien keskimääräisen halkaisijan suhde *Diphyllobothrium* sp:n määrään muodoittain a) räpys, b) pohjasiika, c) reeska ja suhde *Ichthyocotylurus* sp:n määriin d) räpys, e) pohjasiika, ja f) reeska. Mätimunien halkaisija on yhden kalan 10 mätimunan halkaisijoiden keskiarvo.

Räpöksen spesifiset kasvunopeudet vaihtelivat -0,0039 ja 0,0043 g/vrk välillä (kuva 21). Pohjasiialla vaihteluväli oli 0,0011 – 0,0193 ja reeskalla -0,0039 – 0,0161 g/vrk. Lineaarisen regression perusteella *Diphyllobothrium* sp:n määrällä ei ole vaikutusta spesifisiin kasvunopeuksiin ($p > 0,05$), paitsi pohjasiialla ($p = 0,05$). Lineaarisen trendiviivan kulmakerroin on negatiivinen, joten pohjasiian spesifinen kasvunopeus alenee *Ichthyocotylurus* sp:n lukumäärän kasvaessa.



Kuva 21. Spesifisen kasvunopeuden (g/vrk) suhde *Diphyllobothrium* sp. a) räापys, b) pohjasiika, c) reeska ja *Ichthyocotylurus* sp:n määriin d) räापys, e) pohjasiika, f) reeska.

4. Tulosten tarkastelu

Siikamuotojen siivilähampaiden lukumäärä liittyy muodon käyttämään habitaattiin, ravintoon ja spesifiseen loisfaunaan. Räापyn elinpaikka on profudaalissa, pohjasiian litoraalissa ja reeskan pelagiaalissa. Pohjan tuntumassa elävillä pohjasiialla ja räापyksellä on eniten *Ichthyocotylurus* sp. -loisia ja ulappa-alueella esiintyvillä reeskalla on eniten *Diphyllobothrium* sp. -loisia. Loisten määrä ei vaikuttanut siikamuotojen suhteelliseen fekunditeettiin, mädin kokoon tai spesifiseen kasvuun. Ainoastaan pohjasiialla *Ichthyocotylurus* sp:n määrän lisääntyminen alensi kasvunopeutta.

4.1. Siikamuotojen ekomorfolgia

Muddusjärven siikamuodot ovat morfologisesti ja ekologisesti erilaisia (Kahilainen & Østbye 2006). Ne voidaan erottaa siivilähampaslukumäärän perusteella. Tämän aineiston kalojen siivilähampaslukumäärät ovat lähellä aikaisemmassa tutkimuksessa esitettyjä (Kahilainen & Østbye 2006) siivilähampaskeskiarvoja. He saivat siivilähampaiden keskiarvoiksi 16,9; 23,1 ja 34,0. Erot keskiarvoissa johtuu todennäköisesti erikokoisista näytemääristä. Näihin arvoihin verrattuna tämän tutkimuksen räापyksellä on siivilähampaita keskimäärin yksi enemmän, pohjasiialla lähes sama lukumäärä ja reeskoilla keskimäärin kaksi siivilähampasta enemmän. Muodot eroavat myös muilta ominaisuuksiltaan ja ne voidaan erottaa kentällä ulkonäön ja kidusten perusteella, eivätkä laboratoriotutkimukset ole tarpeellisia muodon selvittämiseksi (Kahilainen & Østbye 2006). Muodot eroavat siivilähampaiden lisäksi väriykseltään, silmän halkaisijaltaan ja esimerkiksi rintaevän pituudella. Räापys on

väriykseltään ruskehtava, sen silmän halkaisija ja rintaevän pituus ovat suuremmat kuin muilla muodoilla (Kahilainen & Østbye 2006). Pohjasiika on hopeisen värinen ja isokokoinen. Sen silmänhalkaisija on pienempi kuin räpyksen ja rintaevän pituus on lyhyin (Kahilainen & Østbye 2006). Reeska on pelagiaalikalalle tyypillisen virtaviivainen ja hopeanvärinen, silmänhalkaisija on pienin ja rintaevän pituus on lyhyempi kuin räpyksellä, mutta pidempi kuin pohjasiialla (Kahilainen & Østbye 2006). Räpyksen ja pohjasiian suut ovat alaspäin suuntautuneet ja reeskan suu on ylöspäin suuntautunut. Sillisiika (*Coregonus clupeaformis* Mitchill), joita on kaksi muotoa, kääpiö ja normaali sillisiika, eroavat ekomorfologian lisäksi myös uintikäyttäytymiseltään (Bernatchez ym. 1999, Rogers ym. 2002). Todennäköisesti myös eurooppalaiset siikamuodot eroavat uintitaktikoiltaan.

Muodon käyttämä habitaatti ja siihen ominaiset ravinto, saalistajat ja loiset muokkaavat ikärakennetta ja kokojakaumaa. Räpykset koostuivat pienistä yksilöistä. Ne jäävät pieniksi, koska profundaalissa on niukasti yksipuolista ravintoa (Kahilainen ym. 2003). Pohjasiikat ovat suurimpia hyvän ravinnon ja myöhäisen sukukypsyyden takia. Reeskat jäävät pieniksi saalistajien, aikaisen sukukypsyyden saavuttamisen sekä mahdollisesti myös korkeamman metabolian ja aktiivisuuden takia (Trudel ym. 2001). Vanhojen kalojen alhaisempi loismäärä, verrattuna nuorempiin kaloihin, johtuu luultavasti voimakkaan loistartunnan aiheuttamasta kuolemasta vanhoilla kaloilla (Henricson 1977). Ilmeisesti ne kalat, joilla on vähän loisia, välttävät saalistajia ja jäävät henkiin.

Kilpailun välttämiseksi kalat käyttävät eri habitaatteja. Muddusjärvi on iso ja syvä järvi, joka tarjoaa paljon mahdollisuuksia erikoistumiseen eri nicheihin (Kahilainen & Østbye 2006). Räpyksen elinpaikka on profundaalissa, pohjasiian litoraalissa ja reeskan pelagiaalissa. Profundaalissa on hämärää, joka rajoittaa ravinnon lähinnä simpukoihin, mutta antaa suojaa saalistajilta ja loisilta. Litoraalissa on saalistajia, mutta sen tarjoama hyvä ravinto kasvattaa nopeasti kalan kokoa ja suuri koko antaa suojan saalistajilta, mutta ei *Ichthyocotylurus* sp:ltä. Pelagiaalissa on suurin saalistajavaara sekä ravinnon välityksellä leviävä *Diphyllobothrium* sp. -loinen, joka saattaa aiheuttaa kuolleisuutta. Tämä näkyy reeskan ikä- ja kokojakaumissa siten, että ne ovat vinoutuneet ja loppuvat aiemmin kuin muilla muodoilla. Räpys ja pohjasiika käyttävät päivisin ja öisin samoja habitaatteja, mutta reeska käyttää öisin pelagiaalia syömiseen ja päivisin benthistä habitaattia suojapaikkanaan (Kahilainen ym. 2004). Muodot ovat lajiutumisen myötä sopeutuneet habitaateille spesifisiin loisiin. Jos ne vaihtaisivat habitaattia, ne voisivat kuolla loistaakkaan, sillä niillä ei välttämättä olisi juuri siihen habitaattiin kuuluville loisille sopivaa vastustuskykyä.

Loiset heijastavat muotojen käyttämää habitaattia siten, että pohjasiialla on eniten *Ichthyocotylurus* sp. -loisia, ja reeskalla on eniten *Diphyllobothrium* sp. -loisia. Profundaalissa ei ole ravinnon perusteella kotiloita ja hankajalkaisia on vähemmän mitä pelagiaalissa, joten räpys todennäköisesti altistuu vähiten loisille. *Diphyllobothrium* sp. -loisen saaneiden kalojen osuus vaihtelee 40 ja 100 % välillä, mikä voi olla osoittava infektoituneiden hankajalkaisten esiintyvän parvissa, jolloin kaikki kalat eivät altistu loiselle (Henricson 1977). Haukimadon (*Triaenophorus crassus*) on havaittu vaikuttavan sen ensimmäisen väli-isännän, *Cyclops strenuus*, käyttäytymiseen (Pulkinen ym. 2000). Todennäköisesti myös *Diphyllobothrium* sp. -loiset vaikuttavat ensimmäisen väli-isäntänsä käyttäytymiseen, joka voi vaikuttaa sen syödyksi tulemiseen. Reeska saalistaa visuaalisesti ja on mahdollista että se valitsee ravintokohteensa välttääkseen loisia. *Ichthyocotylurus erraticuksella* havaitaan, että useimmiten se infektoi lähes 100 % kaloista ja sen infektion voimakkuus on suuri suhteessa muihin loisiin (Olson 1970, Karvonen & Valtonen 2004). Tämä johtuu todennäköisesti

Ichthyocotylurus sp:n aktiivisesta leviämistavasta, ja kala todennäköisesti ei tunnista kaukaa infektoitunutta kotiloa, jotta se voisi välttää sen läheisyyttä.

4.2. Siikamuotojen fenotyypin ja loisten yhteys

Käytetyn habitaatin, ravinnon ja loisten välillä on yhteys: profundaalissa elävä räpys ja litoraalissa elävä pohjasiika käyttävät pääosin benthistä ravintoa ja niiden loisista valtaosa on *Ichthyocotylurus* sp:tä. Pelagiaalissa elävä reeska käyttää pelagiaalin ravintoa ja sillä on eniten *Diphyllobothrium* sp. -loisia. Profundaalissa ravintoa on tarjolla niukasti, lähinnä pienikokoisia *Pisidium* sp. -simpukoita ja surviaissääsken toukkia. Pohjasiiian habitaatissa, litoraalissa, ravintoa on tarjolla paljon ja monipuolisesti, verrattuna kahden muun muodon habitaatteihin, joka mahdollistaa nopean kasvun (Kahilainen ym. 2003). Kahilaisen ym. (2003) mukaan litoraalin pohjaeläinfaunassa esiintyy kookkaita hyönteisen toukkia, *Lymnaea* sp. ja *Valvata* sp. -kotiloita, joita pohjasiiat olivat syöneet myös tämän tutkimuksen perusteella. Semibenthisiä *Eyrycerus* -vesikirppuja löytyi sekä räpyn että pohjasiiian mahalaukuista, kuten myös Kahilainen ym. (2003) mukaan. Tiheäsiivilähampaisen reeskan pääravintoa on eläinplankton. Kalan nielun koon kasvaminen mahdollistaa suurempien ravintokohteiden käytön. Kahilaisen ym. (2003) mukaan kasvaessaan räpys ei vaihda suurempaa ravintoon, koska suurempaa ravintoa on niukasti tai ei ollenkaan saatavilla profundaalissa. Valon vähäinen määrä profundaalissa voi myös vaikuttaa negatiivisesti räpyn laidunnustehokkuuteen (Kahilainen ja Lehtonen 2003). Pohjasiika vaihtaa kasvaessaan isompikokoiseen ravintoon (Kahilainen ym. 2003). Myöskään reeska ei voi vaihtaa isompaan ravintokohteeseen, koska sitä ei ole tarjolla pelagiaalissa.

Pelagiaalissa on *Diphyllobothrium* sp. ja litoraalissa *Ichthyocotylurus* sp. -loisten infektoivia vaihteita, prokerkoideja ja kerkarioita. Benthivoreilla on myös *Diphyllobothrium* sp. -loista, joka johtuu todennäköisesti siitä, että monen kalan elämään on kuulunut planktonsyöjävaihe juveniilina, joka mahdollistaa hankajalkaisten välityksellä siirtyvien loisten tarttumisen, kuten pitkään plerokerkoidina säilyvän *Diphyllobothrium* sp:n (Knudsen ym. 2003). Myös tämän tutkimuksen benthivorien alhaiset *Diphyllobothrium* sp. määrät johtuvat todennäköisesti nuoruuden planktonsyönnistä. Korrelaatio *Diphyllobothrium* sp:n määrän ja nieriän piteuden heijastaa plerokerkoidien kerääntyminen ajan kanssa (ikä) ja infektoituneen ruuan kasvava käyttö kalan kasvaessa (Frandsen ym. 1988). Tässä tutkimuksessa *Diphyllobothrium* sp:n määrä ei kuitenkaan kasvanut iän eikä piteuden myötä, joka tukee ajatusta siitä, että reeska valikoi ravintonsa. *Valvata* sp:tä ei esiintynyt pohjaeläinnäytteissä profundaalista (Kahilainen ym. 2003), joten räpys todennäköisesti käy litoraalin puolella, koska sen kaikilla yksilöillä oli vähintään kaksi *Ichthyocotylurus* sp. -metakerkariaa. Käytetyn ravinnon perusteella räpys ei kuitenkaan syö *Valvata* sp. -kotiloita ja räpyn saadaan harvoin pyydystettyä litoraalista. Reeskoilla on *Ichthyocotylurus* sp. -loisia, koska ne käyttävät benthisiä alueita suojapaikkana petokaloilta (Kahilainen ym. 2004). Knudsen ym. (2003) mukaan kalayksilön loiset heijastavat sen ravinnonkäyttöä. Yksittäinen aikuinen kala voi käyttää samaa habitaattia ja ravintoa yli ajan (Knudsen ym. 2003), joka selittäisi muutamien yksilöiden hyvin suuret loismäärät.

4.3. Siikamuotojen elinkierto-ominaisuudet

Tässä tutkimuksessa lasketut eri muotojen kasvunopeudet ovat samansuuntaisia kuin Lehtosen ja Kahilaisen (2002) saamia keskimääräiset piteudet viisi- (räpys 14,3, pohjasiika 21,3 ja reeska 16,9) ja kymmenvuotiailla (19,6; 31,1 ja 24,2). Kalojen kasvuun vaikuttavat

monet tekijät, kuten ravinto ja elinpaikka, saalistus, sukukypsyyden saavuttaminen ja loiset. Näistä ravinto on tärkeä tekijä erilaisten kasvunopeuksien saavuttamisessa Muddusjärven siikamuodoilla (Lehtonen ja Kahilainen 2002). Eri-ikäiset räpykset kilpailevat samasta ravinnosta, joka heikentää kasvua (Kahilainen ym. 2003). Pohjasiiat ovat näistä kolmesta siikamuodosta kookkaimpia. Pohjasiiian kasvunopeus on merkittävästi suurempi kuin räpyksen (Kahilainen ja Lehtonen 2002a). Todennäköisesti pohjasiiian käyttämä ravinto on myös energiapitoisempaa kuin kahden muun muodon käyttämä ravinto (Kahilainen ym. 2003). Woottonin (1998) mukaan mitä isompi ravintokohde on, sitä suuremman energiahyödyn siitä saa. Koska erimuodot käyttävät eri habitaatteja (Kahilainen ja Lehtonen 2002a) ja erilaista ravintoa (Lehtonen ja Kahilainen 2002), niiden kasvunopeudet eroavat toisistaan (Kahilainen ja Lehtonen 2002a). Sukukypsyyden saavuttaminen vähentää yksilön somaattista kasvua, koska käytettävissä oleva energia käytetään enemmän primaaristen (gonadit) ja sekundääristen (esim. kutukyhmyt) ominaisuuksien kehittämiseen ja lisääntymisaktiivisuuteen (Calow 1979). Näin on myös Muddusjärven siikamuodoilla. Räpys saavuttaa sukukypsyyden 17 – 19 cm pituisena, ja suurin osa niistä on alle 18 cm pituisia. Pohjasiiika saavuttaa sukukypsyyden 21 – 23 cm pituisena ja suurin osa pohjasiiioista on yli 24 cm pituisia. Suurin osa reeskoista on alle 16 cm pituisia ja ne saavuttavat sukukypsyyden 11 – 13 cm pituisina. Mitä lähempänä kutuajankohta on, sitä enemmän kalan paino kasvaa gonadien kehittymisen takia (LeCren 1951).

Loisten vaikutukset isäntäeliöön vaihtelevat lajeittain, sekä todennäköisesti myös tarkastelutavalla on merkitystä. Tyypillinen pelagiaaliloinen, *Diphyllobothrium* sp., ei tämän tutkimuksen mukaan vaikuttanut reeskan, eikä muidenkaan muotojen, spesifiseen kasvunopeuteen. Suuri *Ichthyocotylurus* sp. määrä vaikuttaa negatiivisesti pohjasiiian spesifiseen kasvuun. Harrodsin & Griffithsin (2005a) mukaan *Ichthyocotylurus erraticus* ei vaikuttanut omulsiian kasvuun. Omulsiioissa infektioiden voimakkuuksien keskiarvot vaihtelivat välillä 167 – 327 metakerkariaa, joten näitä voidaan vertailla. *T. crassus* vaikutti alle siikojen kasvuun positiivisesti ensimmäiset kaksi vuotta, jonka jälkeen kasvu hidastui (Pulkkinen & Valtonen 1999). Peterssonin (1971) mukaan *T. crassus* -loisen infektioiden kalojen ja ei-infektioiden kalojen kunnossa ei ollut merkitsevää eroa. Johnson & Dick (2001) mukaan *Apophallus brevis* -loisten määrän kasvu heikensi kelta-ahvenen (*Perca flavescens*) kasvua. He päättelivät, että yksi kasvuun vaikuttava tekijä on kalsium, jota kala käyttää loisen koteloimiseen. Sillä olisi vaikutusta kasvun heikkenemiseen, koska voimakkaassa loisinfektiossa kalsiumia ei ole käytettävissä luuston muodostamiseen ja kasvuun (Johnson & Dick 2001). Loiset voivat manipuloida isäntäeliön kasvua esimerkiksi myöhäistämällä sen sukukypsyyttä (Combes 2001, Poulin 2007). Kelta-ahvenella suuret *Glugea* sp. -infektiot myöhäistivät kalan sukukypsyyttä (Johnson & Dick 2001), jolloin energiaa käytetään lisääntymisen sijaan kasvuun.

Ikäjakautuksen perusteella räpyksellä on alhaisin kuolleisuus, sillä suuri osa räpyksistä on vanhoja yksilöitä. Reeskan kuolleisuus on suurin, koska se on Muddusjärven petokalojen pääravintokohde (Kahilainen ja Lehtonen 2002b, 2003). Nieriällä suuri *Diphyllobothrium dendriticum* määrä ja kirjolohella (*Salmo gairdneri*) hyvin suuri *Ichthyocotylurus erraticus* määrä voi johtaa kuolemaan (Halvorsen & Andersen 1984, Johnson 1971). *Diphyllobothrium* sp:n määrä aiheuttaa todennäköisesti myös tämän aineiston vanhoilla kaloilla kuolleisuutta, koska reeskoissa ei ole hyvin loisittuja vanhoja yksilöitä. Suuren *Ichthyocotylurus* sp. määrän perusteella pohjasiiialla pitäisi olla loiskuolleisuutta. Hyvin korkeita infektiota oli vain kahdella yksilöllä ja joka voi kuvastaa loisten suuresta määrästä johtuvaa kuolleisuutta.

4.4. Siikamuotojen välinen lisääntymisisolaatio

Lisääntymisisolaation muotojen välillä voivat aiheuttaa eri habitaatti, ajallinen erilaisuus ja sukukypsien yksilöiden kokoerot muotojen välillä. Koska muodot käyttävät eri habitaatteja, ne todennäköisesti myös kutevat eri habitaateissa. Rääpykset kutevat marras-joulukuussa, pohjasiiat lokakuussa ja reeskat syys-lokakuussa (Kahilainen, K. suullinen tiedonanto). Koska kutu tapahtuu eri aikaan ja eri habitaatissa, muodot eivät todennäköisesti parittele keskenään. Koska muotojen kutualueita ei ole määritelty tarkkaan, on syytä tarkastella myös muita lisääntymisisolaatiota aiheuttavia mekanismeja. Kokoon perustuva parinvalinta on tärkeä prezygoottinen mekanismi lisääntymisisolaatiossa kolmipiikeillä (Nagel & Schluter 1998): Kookkaat yksilöt parittelevat kookkaiden yksilöiden kanssa ja pienet pienten yksilöiden kanssa. Sukukypsyyden saavuttamiseen vaikuttaa monta tekijää, joista yksi on loiset. Pohjasiika saavuttaa sukukypsyyden isoimpana ja sillä on eniten *Ichthyocotylurus* sp. -loisia, mutta onko näillä asioilla yhteyttä, ei kuitenkaan selviä tässä tutkimuksessa. Valtaosa rääpyksistä ja reeskoista ei kasva yli 23 cm, joten niistä suurin osa ei todennäköisesti parittele pohjasiian kanssa, joka saavuttaa sukukypsyyden 21 – 23 cm pituisena (Kahilainen ym. 2003). Rääpykset saavuttavat sukukypsyyden 17 – 19 cm:n pituisina, kun taas reeskat saavuttavat sukukypsyyden 11 – 13 cm:n pituisina. Valtaosa reeskoista jää kuitenkin alle 16 cm:n pituisiksi, mutta isojakin yksilöitä on.

Muita parinvalintaan vaikuttavia mekanismeja ei tutkittu tässä, mutta ne voivat olla visuaalisia, feromoneihin perustuvia tai sekundäärisistä sukupuolituntomerkeistä johtuvia (Andersson 1994). Samanlainen väritys voi olla lisääntymisisolaatiota aiheuttava tekijä, kun rääpys on ruskehtava ja pohjasiika on hopean värinen. Varsinaista kutuvärytystä siioilla ei ole. Siioilla esimerkiksi kutunystyröiden voimakkuus ja kutukäyttäytyminen voivat olla potentiaalisia parinvalintaan vaikuttavia tekijöitä. Kutunystyröiden voimakkuuden ja mätimunien selviytymisen poikasiksi välillä on yhteys (Wedekind ym. 2001). Niiden koiraiden hedelmöittämät mätimunat, joilla oli voimakkaimmat kutunystyrät, eivät saaneet tartuntaa epideemisestä bakteeritaudista. Loiset voivat todennäköisesti vaikuttaa kutunystyröihin, sillä ne ovat sekundäärisiä tuntomerkkejä ja voivat siten vaikuttaa lisääntymisisolaatioon (Calow 1979). Seksuaaliseen viehättävyyteen perustuvat tuntomerkit kertovat usein myös kalan kunnosta ja siten myös immunitetistä tauteja ja loisia vastaan. Kalan immunitettiin vaikuttavat Mhc-alleelit eroavat siikayksilöiden välillä (Binz ym. 2001). Nämä alleelit säätelevät T-puolustusolujen toimintaa ja mitä enemmän yksilöllä on näitä alleeleja, sitä parempi vastustuskyky sillä on (Binz ym. 2001). Jos loiset vaikuttavat mhc-alleelleihin, joko niin että heterozygoottiset alleelit tai että harvinaiset alleelit ovat tavoiteltavia, valinta suosii mhc-alleeleihin perustuvaa lisääntymismieltymystä (Penn & Potts 1999).

Pisimmät rääpykset eivät kaikki olleet kutuvalmiita, johtuen mahdollisesti heikosta ravintotilanteesta ja siitä, että myös perusaineenvaihdunta vaatii energiaa. Todennäköisesti kaikki rääpykset eivät parittele joka vuosi, koska niiden saama energia ei välttämättä riitä gonadien kehitykseen. Iällä tai koolla ei ole vaikutusta mätimunien halkaisijaan, mikä on yllättävää muiden tutkimusten perusteella. Esimerkiksi lohikaloilla mätimunien koko kasvaa kalan koon kasvaessa ja pienempikokoisella nieriämuodolla on pienemmät mätimunat kuin normaalikokoisella (Jonsson & Hindar 1982). Toisaalta tässä tutkimuksessa mätimunien kehitysaste muotojen välillä on eri, koska ne kutevat eri ajankohtina, jolloin mätimunien halkaisijoiden tarkastelu muotojen välillä ei ole mielekäästä. Tolosen ym. (2002) mukaan *Diphyllobothrium* sp. määrällä ja suhteellisella fekunditeetilla (märkäpainona) on negatiivinen

riippuvuus, mutta alhaisempi mätimunien määrä on kompensoitu korkeammalla kuivapainolla mätimunaa kohden. Siialla *Diphyllobothrium* sp. -plerokerkoidit vaikuttavat paikoin negatiivisesti gonadien kehitykseen (Tolonen & Rita 1998). Pahimmissa tapauksissa myös sukutuotteiden vapauttaminen vaikeutui, varsinkin mädin, joka voi johtaa alhaisempaan lisääntymispanokseen (Frandsen ym. 1989). Omulsiaalilla *Ichthyocotylurus* sp:n määrän kasvaessa gonadien koko pieneni, mutta mätimunien ei kuitenkaan todettu pienenevän (Harrods & Griffiths 2005a). Tässä tutkimuksessa loisten määrällä ei ollut vaikutusta mätimunien kokoon eikä suhteelliseen fekunditeettiin.

Virhelähteet

Kutuvalmiiden naarassiikojen pieni määrä vähentää fekunditeettiin, suhteelliseen fekunditeettiin ja mätimunien halkaisijoihin liittyvien tulosten luotettavuutta. Näitä olisi hyvä tarkastella suuremmalla näytemäärällä. Reeskoilla valtaosa loisista on 10 – 15 cm:n pituisilla ja 1 – 5 -vuotiailla kaloilla, kuten myös suurin osa reeska-näytekalosta on näissä kohdissa. *Diphyllobothrium* sp. määrässä on suurta hajontaa ja ääripäät puuttuvat, joten luotettavaa yhtälöä tämän loisen ja kalan pituuden välille ei voitu muodostaa. Siikamuotojen kasvuun, lisääntymiseen ja lisääntymisisolaatioon vaikuttavat monet tekijät, joilla voi olla myös yhdysvaikutuksia.

Jatkotutkimusaiheet

Tässä tarkasteltiin vain *Diphyllobothrium dendriticum*, *D. ditremum* ja *Ichthyocotylurus* sp. - loisten vaikutuksia. Mikäli näissä sioissa on muitakin loisia, niin niiden mahdollisia vaikutuksia ei ole huomioitu. Myöskään munuaisissa olevia mahdollisesti *Ichthyocotylurus* sp. -loisia ei otettu mukaan laskuihin. Tässä tutkimuksessa ei vertailtu loisten vaikutuksia naaraiden ja koiraiden välillä, kuten esimerkiksi Harrods & Griffiths (2005a,b), joiden mukaan *Ichthyocotylurus erraticus* -loinen vaikuttaa eri lailla naaraisiin ja koiraisiin. Tämän tutkimuksen tuloksia voisi verrata muihin samantyyppisiin järviin, joissa on kolme muotoa ja nämä kaksi loista. Myös vertailu sellaisiin järviin, joissa esiintyy vain yksi tai kaksi siikamuotoa toisi lisäinformaatiota loisten merkityksestä siian lajiutumisen.

Kiitokset

Näytekalat keräsivät Kimmo Kahilainen ja Pekka Antti-Poika. Maatalous-metsäministeriö rahoitti näytteiden keräämisen ja Metsähallitus antoi kalastusluvan. Kiitokset ohjaajalleni Kimmo Kahilaiselle, joka antoi näytekalat ja hyvää ohjausta. Näytteiden käsittelyvaiheessa auttoi Mika Vinni.

Viiteluettelo

Amundsen, P.-A., Bøhn, T. & Våga, G. H. 2004. Gill raker morphology and feeding ecology of two sympatric morphs of European whitefish (*Coregonus lavaretus*). *Annales Zoologici Fennici* 41: 291-300.

- Andersson, M. 1994. Sexual selection. Princeton University Press, New Jersey. USA.
- Bagenal, T.B., ja Tesch, F.W. 1978. Age and growth. Teoksessa: Bagenal, T.B., Methods for assessment of fish production in fresh waters. Oxford: Blackwell Scientific Publications.
- Berland, B. ja Mo, T. A. (1990). Parasittinfeksjoner hos fisk. Teoksessa *Fiskehelse: Sykdommer, Behandling, Forebygging*. John Grieg Forlag. Toimittanut Poppe, T. T. (Norjaksi). Sivut 226-227.
- Bernatchez, L., Chouinard, A. & Lu, G. 1999. Integrating molecular genetics and ecology in studies of adaptive radiation: whitefish, *Coregonus* sp., as a case study. *Biological Journal of the Linnean Society* 68: 173-194.
- Binz, T., Largiader, C., Müller, R. & Wedekind, C. 2001. Sequence diversity of *Mhc* genes in lake whitefish. *Journal of Fish Biology* 58: 359-373.
- Bush, G.L. 1975. Modes of animal speciation. *Annual Review of Ecology and Systematics* 6: 339-364.
- Bykhovskaya-Pavlovskaya, I.E. ja muut. .1962 [*Key to the parasites of freshwater fish of the USSR*]. Akademiya Nauk, No. 20. Moskova, Venäjä. Käännetty englanniksi 1964. Program for Scientific Translation, Jerusalem. Israel.
- Bylund, G. 1972. Pathogenic effects of a diphyllbothriid plerocercoid on its host fishes. *Societas Scientiarum Fennica* 58: 1-11.
- Calow, P. 1979. Cost of reproduction - a physiological approach. *Biological Reviews* 54: 23-40.
- Clabaut, C., Bunje, P., Salzburger, W. & Meyer, A. 2007. Geometric morphometric analyses provide evidence for the adaptive character of the Tanganyikan cichlid fish radiations. *Evolution* 61: 560-578.
- Combes, C. 2001. Parasitism. The ecology and evolution of intimate interactions. University of Chicago Press, London. UK.
- Coyne, J. & Orr, H. A. 2004. Speciation. Sinauer Associates. Massachusetts, USA.
- Frandsen, F., Malmquist, H. J. & Snorrason, S. S. 1989. Ecological parasitology of polymorphic arctic charr, *Salvelinus alpinus*, in Thingvallavatn, Iceland. *Journal of Fish Biology* 34: 281-297.
- Gower, W. G. 1939. Host-parasite catalogue of the helminths of ducks. *American Midland Naturalist* 22: 580-628.
- Grant, P. 1999. Ecology and evolution of Darwin's finches. Princeton University Press. Princeton, New Jersey. USA.

- Halvorsen, O. 1970. Studies of the helminth fauna of Norway XV: On the taxonomy and biology of plerocercoids of *Diphyllbothrium* Cobbolt, 1858 (Cestoda, Pseudophyllidea) from North-western Europe. *Nytt Magasin for Zoologi* 18: 113-174.
- Halvorsen, O. & Andersen, K. 1984. The ecological interaction between arctic charr, *Salvelinus alpinus* (L.) and the plerocercoid stage of *Diphyllbothrium ditremum*. *Journal of Fish Biology* 25: 305-316.
- Harrod, C. & Griffiths, D. 2005a. *Ichthyocotylurus erraticus* (Digenea: Strigeidae): factors affecting infection intensity and the effects of infection on pollan (*Coregonus autumnalis*), a glacial relict fish. *Parasitology* 131: 511-519.
- Harrod, C. & Griffiths, D. 2005b. Parasitism, space constraints, and gonad asymmetry in the pollan (*Coregonus autumnalis*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 62: 2796-2801.
- Henricson, J. 1977. The abundance and distribution of *Diphyllbothrium dendriticum* (Nitzsch) and *D. ditremum* (Creplin) in the char *Salvelinus alpinus* (L.) in Sweden. *Journal of Fish Biology* 11: 231-248.
- Hynes, H. B. N. 1950. The food of fresh-water sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus* and *Pygosteus pungitius*), with a review of methods used in studies of the food of fishes. *Journal of Animal Ecology* 19: 36-58.
- Johnson, K. A. 1971. The migration of *Cotylurus erraticus* cercariae (Trematoda: Strigeidae) in rainbow trout (*Salmo gairdneri*) and their effects on the host. *Journal of Parasitology* 57: 244-251.
- Johnson, M. W. & Dick, T. A. 2001. Parasite effects on the survival, growth, and reproductive potential of yellow perch (*Perca flavescens* Mitchell) in Canadian Shield lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 79: 1980-1992.
- Jonsson, B. & Hindar, K. 1982. Reproductive strategy of dwarf and normal Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) from Vangsvatnet Lake, western Norway. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 39: 1404-1413.
- Jonsson, B. & Jonsson, N. 2001. Polymorphism and speciation in Arctic charr. *Journal of Fish Biology* 58: 605-638.
- Kahilainen, K. ja Lehtonen, H. 2002a. Habitat use and growth of three sympatric forms of European whitefish, *Coregonus lavaretus* (L.), in subarctic Lake Muddusjärvi. *Archiv für Hydrobiologie, Special Issues Advanced Limnology* 57: 277-290.
- Kahilainen, K. ja Lehtonen, H. 2002b. Brown trout (*Salmo trutta* L.) and Arctic charr (*Salvelinus alpinus* (L.)) as predators on three sympatric whitefish (*Coregonus lavaretus* (L.)) forms in the subarctic Lake Muddusjärvi. *Ecology of Freshwater Fish* 11: 158-157.
- Kahilainen, K. ja Lehtonen, H. 2003. Piscivory and prey selection of four predator species in a whitefish dominated subarctic lake. *Journal of Fish Biology* 63: 659-672.

- Kahilainen, K. & Østbye, K. 2006. Morphological differentiation and resource polymorphism in three sympatric whitefish *Coregonus lavaretus* (L.) forms in a subarctic lake. *Journal of Fish Biology* 68: 63-79.
- Kahilainen, K., Lehtonen, H. & Könönen, K. 2003. Consequence of habitat segregation to growth rate of two sparsely rakered whitefish (*Coregonus lavaretus* (L.)) forms in a subarctic lake. *Ecology of Freshwater Fish* 12: 275-285.
- Kahilainen, K., Malinen, T., Tuomaala, A., Alajärvi, Tolonen, A., E. & Lehtonen, H. 2007. Empirical evaluation of phenotype-environment correlation and trait utility with allopatric and sympatric whitefish, *Coregonus lavaretus* (L.), populations in subarctic lakes. *Biological Journal of the Linnean Society* 92: 561-572.
- Kahilainen, K., Malinen, T., Tuomaala, A. & Lehtonen, H. 2004. Diel and seasonal habitat and food segregation of three sympatric *Coregonus lavaretus* forms in a subarctic lake. *Journal of Fish Biology* 64: 418-434.
- Karvonen, A. & Valtonen, T. 2004. Helminth assemblages of whitefish (*Coregonus lavaretus*) in interconnected lakes: similarity as a function of species specific parasites and geographical separation. *Journal of Parasitology* 90: 471-476.
- Kennedy, C. E. J., Endler, S. L. & McMinn H. 1987. Parasite load predicts mate choice in guppies. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 21: 291-295.
- Knudsen, R., Amundsen, P.-A. & Klemetsen, A. 2003. Inter- and intra-morph patterns in helminth communities of sympatric whitefish morphs. *Journal of Fish Biology* 62: 847-859.
- Lehtonen, H. & Kahilainen, K. 2002. Food composition and diet overlap of three sympatric forms of European whitefish, *Coregonus lavaretus* (L.), in a subarctic lake. *Archiv für Hydrobiologie: Advances in Limnology* 57: 383-395.
- Losos, J. B. 1994. Interactive approaches to evolutionary ecology: *Anolis* lizards as model system. *Annual Review of Ecology and Systematics* 25: 467-493.
- McKinnon, J. & Rundle, H. 2002. Speciation in nature: the threespine stickleback model systems. *Trends in Ecology & Evolution* 17: 480-488.
- Nagel, L. & Schluter, D. 1998. Body size, natural selection, and speciation in sticklebacks. *Evolution* 52: 209-218.
- Nikolsky, G.V. 1968. *The Ecology of Fishes*. Kolmas painos. Academic Press. London and New York. USA.
- Østbye, K., Bernatchez, L., Næsje, T., Himberg K.-J. & Hindar, K. 2005. Evolutionary history of the European whitefish *Coregonus lavaretus* (L.) species complex as inferred from mtDNA phylogeography and gill-raker numbers. *Molecular Ecology* 14: 4371-4387.
- Østbye, K., Amundsen, P. A., Bernatchez, L., Klemetsen, A., Knudsen, R., Kristoffersen, R.,

- Næsje, T. F. & Hindar, K. 2006. Parallel evolution of ecomorphological traits in the European whitefish *Coregonus lavaretus* (L.) species complex during postglacial times. *Molecular Ecology* 15: 3983-4001.
- Olson, R. E. 1970. The life cycle of *Cotylurus erraticus* (Rudolphi, 1809) szidat, 1928 (Trematoda: Strigeidae). *The Journal of Parasitology* 56: 55-63.
- Penn, D. & Potts, W. K. 1999. The evolution of mating preferences and major histocompatibility complex genes. *American Naturalist* 153: 145-164.
- Petersson, Å. 1971. The effect of lake regulation on populations of Cestodan parasites of Swedish whitefish *Coregonus*. *Oikos* 22: 74-83.
- Poulin, R. 2007. *Evolutionary ecology of parasites*. Princeton University Press, New Jersey.
- Pulkkinen, K. & Valtonen, E. T. 1996. The use of parasites as tags to elucidate differences between whitefish populations. *Archiv für Hydrobiologie, Special Issues in Advanced Limnology* 50: 257-271.
- Pulkkinen, K. & Valtonen, E. T. 1999. Accumulation of *Triaenophorus crassus* in the second intermediate host *Coregonus lavaretus* and their effect on growth of the host. *Journal of Fish Biology* 55: 115-126.
- Pulkkinen, K., Pasternak, A., Hasu, T. & Valtonen, T. 2000. Effect of *Triaenophorus crassus* (Cestoda) infection on behavior and susceptibility to predation of the first intermediate host *Cyclops strenuous* (Copepoda). *Journal of Parasitology* 86: 664-670.
- Rahkonen, R. & Valtonen, E. T. 1997. Infection of brown trout with *Diphyllbothrium dendriticum* procercooids. *International Journal for Parasitology* 27: 1315-1318.
- Raitaniemi, J. 1997. Rannikon siikojen iänmäärittäminen luotettavuus. Riistan ja kalatalouden tutkimuslaitos. *Kalatutkimuksia* 121: 1-23.
- Raitaniemi, J. 1998. Siian takautuvan kasvun määrittäminen. Riistan ja kalatalouden tutkimuslaitos. *Kala- ja riistaraportteja* 126: 1-12.
- Reusch, T. B. H., Häberli, M. A., Aeschlimann, P. B. & Milinski, M. 2001. Female sticklebacks count alleles in a strategy of sexual selection explaining MHC polymorphism. *Nature* 414: 300-302.
- Robinson, B.W. & Wilson, D.S. 1994. Character release and displacement in fishes: a neglected literature. *American Naturalist* 144: 596-627.
- Rogers, S. M. & Bernatchez, L. 2007. The genetic architecture of ecological speciation and the association with signatures of selection in natural lake whitefish (*Coregonus* sp. Salmonidae) species pairs. *Molecular Biology and Evolution* 24: 1423-1438.
- Rogers, S.M., Gagnon, V. & Bernatchez, L. 2002. Genetically based phenotype-environment association for swimming behavior in Lake whitefish ecotypes (*Coregonus clupeaformis* Mitchill). *Evolution* 56: 2322-2329.

- Rundle, H.D. & Nosil, P. 2005. Ecological speciation. *Ecology Letters* 8: 336-352.
- Schluter, D. 1996a. Ecological speciation in postglacial fishes. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*: 351: 807-814.
- Schluter, D. 1996b. Ecological causes of adaptive radiation. *American Naturalist* 148: S40-S64.
- Schluter, D. 2001. Ecology and the origin of species. *Trends in Ecology and Evolution* 16:7: 371-380.
- Schluter, D. 2002. *The ecology of adaptive radiation*. Oxford University Press. New York.
- Smith, T. B. & Skúlason, S. 1996. Evolutionary significance of resource polymorphisms in fishes, amphibians, and birds. *Annual Review on Ecology and Systematics* 27: 111-133.
- Swennen, C., Heessen, H. J. L. & Höcker, A. W. M. 1979. Occurrence and biology of the trematodes *Cotylurus (Ichthyocotylurus) erraticus*, *C. (I.) variegatus* and *C. (I.) platycephalus* (Digenea: strigeidae) in the Netherlands. *Netherlands Journal of Sea Research* 13: 161-191.
- Svärdson, G. 1979. Speciation of Scandinavian *Coregonus*. Report from the Institute of Freshwater Research Drottningholm 57: 1-95.
- Tolonen, A. & Rita, H. (1998). Effect of *Diphyllbothrium ditremum* (Creplin) plerocercoid infection on gonadal weight in benthic whitefish *Coregonus lavaretus* (L.) in Lake Kilpisjärvi, Finnish Lapland. *Archiv für Hydrobiologie: Advances in Limnology* 50: 249-256.
- Tolonen, A., Paalavuo, M., Muje, P. & Rita, H. Energy density and fecundity in subarctic European whitefish (*Coregonus lavaretus* (L.)) infected by *Diphyllbothrium ditremum* plerocercoids. *Archiv für Hydrobiologie: Advances in Limnology* 57: 527-535.
- Trudel, M., Tremblay, A., Schetagne, R. & Rasmussen, J. B. 2001. Why are dwarf fish so small? An energetic analysis of polymorphism in lake whitefish (*Coregonus clupeaformis*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 58: 394-405.
- Wedekind, C., Müller, R. & Spicher, H. 2001. Potential genetic benefits of mate selection in whitefish. *Journal of Evolutionary Biology* 14: 980-986.
- Wootton, R. J. 1998. *The ecology of teleost fishes*. Kluwer Academic Publishers, London.
- Wright, M. E. & Curtis, M. A. (2000). Temperature effects on embryonic development and the life cycle of *Diphyllbothrium dendriticum*. *International Journal for Parasitology* 30: 849-852.