

KAHDEN KOITAJOEN VESISTÖALUEELLA ESIINTYVÄN SII-  
KAMUODON (*COREGONUS LAVARETUS*) RISTEYMIEN ELIN-  
VOIMAISUUS

ANNI TOIVIAINEN

Pro gradu-tutkielma  
Itä-Suomen yliopisto  
Biologian laitos  
2015

ITÄ-SUOMEN YLIOPISTO

Biologian laitos

TOIVIAINEN, ANNI: Kahden Koitajoen vesistöalueella elävän siikamuodon (*Coregonus lavaretus*) risteymien elinvoimaisuus

Pro gradu -tutkielma, 23 s., liitteitä 3

Toukokuu 2015

---

Koitajoen vesistöalueella elää kahta eri siikamuotoa (*Coregonus lavaretus*), pienikasvuista ja elinvoimaista tuppisiikaa (*C. l. wartmanni*) sekä suurikasvuista ja uhanalaisluokitukseltaan vaarantunutta planktonsiikaa (*C. l. pallasi*). Planktonsiikakantaa uhkaa vesirakentamisen lisäksi risteytyminen tuppisiian kanssa. Risteytyminen on alkanut Koitereeseen tehtyjen voimakkaiden planktonsiikaistutusten jälkeen 1980-luvun lopulla ja kanta koostuu nykyään puhtaisten muotojen lisäksi myös risteymistä ja takaisinristeymistä. Tämän tutkimuksen tarkoituksena oli selvittää risteymien elinvoimaisuutta puhtaisiin siikamuotoihin verrattuna uinti- ja ravinnonottokokeiden avulla. Myös alkiokuolleisuutta seurattiin. Tutkimuksessa eri siikamuotojen puhtaita muotoja sekä risteymiä ja takaisinristeymiä vertailtiin keskenään fenotyyppisesti siivilähampaiden lukumäärän perusteella luokiteltuna sekä genotyyppisesti mikrosatelliitti-DNA-analyysin perusteella luokiteltuna. Puhtaat siikamuodot olivat ravinnonottokokeiden perusteella risteymiä elinvoimaisempia niin fenotyyppisesti kuin genotyyppisesti vertailtuna. Tutkimuksessa havaittiin myös eroja siikojen fenotyyppisessä määrittelyssä, mikä on huomioitavaa istutuksia ja emokalastoa ajatellen. Fenotyyppiltään planktonsiikaksi luokitelluista sioista osa osoittautui genotyyppiltään hybrideiksi. Istutusten jatkamisen tarpeellisuutta sekä emokalaston puhtautta tulisi tutkimustulosten perusteella arvioida tulevaisuudessa kriittisesti.

UNIVERSITY OF EASTERN FINLAND

Department of Biology

TOIVIAINEN, ANNI: Fitness of two European whitefish (*Coregonus lavaretus*) morphs' hybrids of in Koitajoki river basin

MSc. Thesis, 23 pp., Appendices 3

May 2015

---

There are two different morphs of whitefish (*Coregonus lavaretus*) in Koitajoki river basin; small, viable blue whitefish (*C. l. wartmanni*) and big, northern densely-rakered whitefish (*C. l. pallasii*) which are classified as vulnerable. The main threats to the viability of the densely-rakered white fish are the hybridisation with other morphs of whitefish and the hydroelectric constructions of the waterways. The hybridisation has started after effectual stockings of the densely-rakered whitefish into Lake Koitere in the late 1980's. Nowadays the population consists of the pure whitefish morphs as well as the hybrid and backcrossed morphs. This thesis compares the fitness of the pure, hybrid and backcrossed whitefish morphs. For this purpose there were made swimming and feeding tests. In addition, the mortality rate of the embryos was observed during the studies. The comparison of the various whitefish morphs was made using two different methods, phenotypic and genotypic classification. The phenotypic classification was based on the number of gill-raker and the genotypic classification on the microsatellite-DNA-analysis. The results of the feeding test, both the phenotypic and genotypic comparison, indicate that the pure whitefish morphs have better fitness than the hybrid or backcrossed morphs. However, during the analyses, there were discovered differences between the classification results; some of the densely-rakered whitefish (phenotypic classification) were hybrid as their genotype. Therefore, in the future, the careful evaluation of the continuous stockings and the pureness of the parent whitefish morphs will be needed.

## SISÄLLYSLUETTELO

1 JOHDANTO .....	2
2 SIIAN BIOLOGIA.....	3
2.1 Ekologiset muodot.....	3
2.2 Planktonsiika ( <i>C. l. pallasii</i> ) ja tuppisiika ( <i>C. l. wartmanni</i> ) .....	4
2.3 Risteymät ja takaisinristeymät .....	6
3 TUTKIMUKSEN TAVOITTEET JA HYPOTEEESIT .....	8
4 AINEISTO JA MENETELMÄT .....	8
4.1 Tutkimusalue.....	8
4.2 Aineiston keruu ja käsittely.....	9
4.2.1 Ravinnonottokoe.....	11
4.2.2 Uintikoe .....	11
4.3 Tilastolliset testit .....	12
5. TULOKSET.....	13
5.1 Alkiokuolleisuus.....	13
5.2 Uintikoe.....	14
5.3 Ravinnonottokoe .....	15
6. TULOSTEN TARKASTELU.....	15
7 JOHTOPÄÄTÖKSET.....	18
KIITOKSET.....	20
LÄHDELUETTELO.....	20

## 1 JOHDANTO

Skandinaviassa elävä siika (*Coregonus lavaretus*) on tunnettu morfologisesta ja ekologisesta monimuotoisuudestaan (Säisä ym. 2008). Siikojen hyvä ravinnonkäytön ja morfologian muovautumiskyky on mahdollisesti yksi selitys sille, miksi erilaisia siikamuotoja on useita ja sopeutumisleivittäytyminen on ollut tehokasta (Lundsgaard-Hansen ym. 2013). Siikamuotojen luokittelu on perinteisesti perustunut siivilähampaiden lukumäärään, joka on voimakkaasti periytyvä ominaisuus (Svärdson 1979). Kun huomioidaan siivilähampaiden lukumäärä sekä eroavaisuudet kutupaikoissa, Suomessa elää kuutta eri siikamuotoa (Kallio-Nyberg & Koljonen 1988). Vuoksen vesistöön kuuluvalla Koitajoen vesistöalueella elää näistä kahta; kookasta planktonsiikaa (*C. l. pallasi*) ja pienempikokoista tuppisiikaa (*C. l. wartmanni*) (Paavilainen 1983).

Siika on taloudellisesti arvokas saaliskala (Koli 1990). Vuonna 2013 ammatti- ja vapaa-ajankalastajat pyysivät siikaa Suomen merialueilta 1 215 000 kg ja sisävesiltä 670 000 kg (RKTL 2015). Esimerkiksi lohella (*Salmo salar*) vastaavat luvut olivat 295 000 kg ja 144 000 kg. Vuonna 2010 sisävesillä ammattikalastajien saaliiksi saatiin 103 000 kg siikaa, arvoltaan 375 000 euroa (RKTL 2012). Koitajoen vesistöalueella siian kalastus on vähentynyt viimeisen 2000-luvulla (Auvinen ym. 2005). Tämä johtuu todennäköisesti haukimadon (*Triaenophorus crassus*) suuresta esiintyvyydestä sioissa sekä verkkopyynnille asetetuista rajoituksista (Haakana 2012). Planktonsiika kärsii Koitajoen vesistöalueella tuppisiikaa enemmän loistartunnoista (Eronen, 2013). Syynä on planktonsiian ravinnon koostuminen pääasiassa eläinplanktonista, mikä lisää hankajalkaisista saatavien loisten tartuntariskiä.

Tutkimusalue Koitere on Koitajoen vesistöalueen suurin järvi ja sitä säännöstellään Pamilon voimalaitoksen toimesta (Haakana 2012). Vesivoimayhtiö on velvoitettu kustantamaan muun muassa siikaistutuksia vedenkorkeuden säännöstelyn aiheuttaman poikastuotannon menetyksen korvaamiseksi (Turunen 1991). Siikaistutuksissa on käytetty ainoastaan planktonsiikaa. Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitos on vuodesta 1975 lähtien ylläpitänyt Koitajoen planktonsiian emokalastoa Enonkosken kalanviljelylaitoksella (Haakana 2012).

Planktonsiika on luokiteltu vaarantuneeksi (VU), eli sillä on suuri vaara hävitä luonnosta keskipitkällä aikavälillä (Urho ym. 2010). Yleisesti ottaen vesielinympäristössä elävien lajien merkittävin uhanalaisuuden syy ja uhkatekijä Suomessa on vesirakentaminen (Rassi ym. 2010). Koitajoella planktonsiian uhkana on vesirakentamisen aiheuttamien haittojen lisäksi mm. kutualueiden liettyminen ja risteytyminen pienempikokoisen tuppisiian kanssa (Haakana 2012). Makkosen ym. (2000) mukaan vaarantunutta planktonsiikakantaa suojeltaessa olisi

tärkeää, että istutuksia varten viljelyyn pyydettyvät emokalat edustaisivat mahdollisimman monipuolisesti luonnonkantojen monimuotoisuutta, mutta niin, ettei joukossa olisi muiden siikamuotojen kanssa syntyneitä risteymiä.

## 2 SIIAN BIOLOGIA

Lohikalojen (Salmonidae) heimoon kuuluvaa siikaa tavataan pohjoisella pallonpuoliskolla hyvin laajalti puhtaissa, viileissä ja hapekkaissa vesissä niin järvissä, virtavesissä kuin paikoin merten rannikoillakin (Lehtonen 2003). Siika on yleisväritykseltään hopeanhohtoinen, selkä on tumma ja vatsa valkoinen. Ruumiinmuoto on sukkulamainen ja suu on pieni sekä hampaaton. Yläleuka on alaleukaa pidempi ja suupielet ulottuvat noin silmän etureunan kohdalle (Koli 1990).

Tyypillinen siikavesi on hiekka-, sora- tai moreenipohjainen järvi tai joki (Lehtonen 2003). Siikat kutevat tavallisimmin lokakuussa 0,5-5 metriä syvään veteen, mutta maantieteellinen sijainti ja sääolosuhteet vaikuttavat kutuajankohtaan. Myös eri siikamuodoilla on vaihtelevuutta kutuajankohdassa ja -syvyyksissä. Siian lisääntyminen ei onnistu happamassa vedessä (Koli 1990).

### 2.1 Ekologiset muodot

Siikojen sovittaminen normaaliin lajikäsitteeseen on ongelmallista (Koli 1990). Nykyisen tietämyksen mukaan Suomessa elää kuutta erilaista siian ekologista muotoa (taulukko 1) (Kaukoranta ym. 1998, Makkonen ym. 2000, Säisä ym. 2008). Eri muotojen välillä on eroa mm. kutupaikoissa, kutuajoissa sekä rakennepiirteissä. Nämä erot pitävät eri siikamuodot erillään toisistaan (Koli 1990). Rakenteellisia eroja eri siikamuotojen välillä on ruumiin mitasuhteissa, pään luissa ja kidusten siivilähampaiden lukumäärissä.

Eri ekologisia siikamuotoja voidaan erotella toisistaan meristisesti siivilähampaiden lukumäärän perusteella sekä geneettisesti muun muassa mikrosatelliitti-DNA:n (Pritchard ym. 2000), entsyymielektroforeesin (Makkonen ym. 2000) ja mitokondrio-DNA:n (Østbye ym. 2005) avulla. Koska eri siikamuodot voivat risteytyä ja takaisinristeytyä keskenään, hankaloittaa se etenkin siikamuotojen merististä ja muuta fenotyypistä määrittämistä (Säisä ym. 2008). Siivilähampaiden lukumäärän uskotaan olevan vahvasti perinnöllinen ominaisuus, jota koodaavat useat eri alleelit (Harris ym. 2008). Toisaalta risteytyminen hankaloittaa myös siikamuotojen geneettistä määrittämistä ja viimeaikaisen tutkimustiedon mukaan ympäristön vaikutus näkyy vahvemmin eliöiden ulkomuodossa, kuin on aikaisemmin uskottu (Bondu-

riansky & Day 2009). Pelkän geneettisen periytymisen sijaan myös ei-geneettisen periytymisen uskotaan nopeuttavan muutoksia lajissa.

Siivilähampaiden lukumäärä vaikuttaa siikojen ravinnonkäyttöön (Amundsen ym. 2004). Siivilähampaiden tiheys määrittää suurelta osin sen, millaista ravintoa siika pystyy hyödyntämään. Kaikki siikamuodot syövät pieninä eläinplanktonia, mutta tiheäsiivilähampaiset planktonsiika ja järvisiika jatkavat planktonin käyttöä ravintona myös aikuisena (Koli 1990). Harvasiivilähampaiset siikamuodot siirtyvät käyttämään ravinnoksi pohjaeläimiä ja pikkukaloja.

Taulukko 1. Suomessa esiintyvät siikamuodot, siivilähampaiden lukumäärä, siikamuotojen kutualueet ja esiintymisalueet Suomessa (Säisä ym. 2008, <sup>a</sup>Paavilainen, 1983, <sup>b</sup>Heikinheimo-Schmid, 1992).

Siikamuoto	Siivilähampaiden lkm	Kutualue	Esiintymisalue Suomessa
Pohjasiika ( <i>Coregonus lavaretus fera</i> )	18-22	Joki	Pohjoiset järvet
Karisiika ( <i>C. l. widegreni</i> )	25-31 (meri) 23-24 (järvi)	Meri ja järvi	Rannikkoalue ja tietyt Itä- ja Pohjois-Suomen järvet
Vaellussiika ( <i>C. l. lavaretus</i> )	27-31	Joki	Itämereen laskevat joet sekä Oulujoen ja Vuoksen vesistöt
Tuppisiika ( <i>C. l. wartmanni</i> )	29-37, 27-39 <sup>a</sup>	Järvi	Koko Suomen sisävedet
Järvisiika ( <i>C. l. nilssonii</i> )	40-45	Järvi	Etelä- ja Keski-Suomen sisävedet
Planktonsiika ( <i>C. l. pallasii</i> )	50-56, 45-64 <sup>a</sup> , 40-65 <sup>b</sup>	Joki	Keski- ja Itä-Suomen sisävedet

Siian eri ekologiset muodot kykenevät lisääntymään keskenään ja saamaan lisääntymiskykyisiä jälkeläisiä, jonka vuoksi ei voida puhua eri siikalajeista (Säisä ym. 2008, Haakana & Huuskonen 2012). Myös uusimmat geneettiset tutkimukset tukevat tätä näkemystä; Suomen ekologiset siikamuodot eroavat toisistaan geneettisesti, mutta liian vähän, jotta niitä voitaisiin pitää omina lajeinaan (Säisä ym. 2008).

## 2.2 Planktonsiika (*C. l. pallasii*) ja tuppisiika (*C. l. wartmanni*)

Planktonsiika on virtakutuinen siikamuoto, jota esiintyy alkuperäisenä Vuoksen, Kymijoen ja Oulujoen vesistöalueilla (Lehtonen 2003). Planktonsiika on uhanalaisluokituksestaan vaarantunut (Urho ym. 2010). Tuppisiika taas on elinvoimainen järvikutuinen siikamuoto, jota tavataan yleisesti koko Suomen sisävesissä. Tiheäsiivilähampaisen planktonsiian pääasiallista ravintoa on eläinplankton. Siivilähampaiden lukumäärä on keskimäärin yli 50 (taulukko 1).

Siivilähämmasmäärien vaihteluvälit vaihtelevat eri kirjallisuuslähteistä riippuen: 50-64 (Paavilainen 1983), 48-63 (Valkeajärvi 1987), 45-60 (Raitaniemi ym. 1999) ja 50-56 (Säisä ym. 2008). Tuppisiika vastaavasti luetaan harvasiivilähämpäisiin siikamuotoihin. Koitereen ja Nuorajärven tuppisiikakannan siivilähämpäiden lukumäärä on lähteistä riippuen 29-37 (Säisä ym. 2008) tai 27-39 (Paavilainen 1983). Tuppisiian on havaittu käyttävän laajakirjoisesti erityyppistä ravintoa eri vuodenaikojen mukaan (Korhonen & Turunen 1991). Selkärangattomat ovat tuppisiian pääasiallista ravintoa, mutta myös mäti, eläinplankton ja pienet kalat, kuten kuore, ovat osa ruokavaliota.

Pohjois-Euroopan tiheäsiivilähämpäinen planktonsiika kasvaa suuremmaksi, kuin ravinnokseen pohjaeläimiä käyttävät siikamuodot (Korhonen & Turunen 1991). Pohjois-Karjalan Höytiäisellä vuosina 1987-1989 tehdyssä tutkimuksessa vertailtiin tuppisiian ja planktonsiian kasvunopeuksia. Tuppisiika kasvoi ensimmäisenä elinvuotenaan noin 2 cm pidemmäksi kuin planktonsiika. Kasvuero tasaantui kolmantena ikävuotena, jolloin molemmat siikamuodot olivat noin 22 cm pitkiä. Planktonsiika saavuttaa sukukypsyyden 4-5 vuoden iässä, jolloin kasvu hetkeksi tasaantuu Höytiäisessä, mutta kuudennesta elinvuodesta eteenpäin planktonsiika kasvaa jo tilastollisesti merkitsevästi suuremmaksi kuin tuppisiika. Tuppisiika kasvaa noin 100-350 g painoiseksi ja planktonsiika 500-1300 g painoiseksi (Kaijomaa ym. 1984). Tuppisiian kasvu hidastuu sukukypsyyden saavuttamisen jälkeen, mutta planktonsiialla vastaavaa ilmiötä ei ole (Kaijomaa 1982), jonka vuoksi planktonsiika on taloudellisesti arvostettu siikamuoto (Koli 1990). Planktonsiian kasvu on kahden viimeisen vuosikymmenen aikana hidastunut Koitajoella (Haakana 2012). Taustalla voi olla sekoittuminen tuppisiian kanssa sekä kalojen kasvanut loiskuorma. Lisäksi valikoiva kalastus voi vaikuttaa kasvunopeuteen, jos se kohdistuu voimakkaasti nopeakasvuisiin yksilöihin.

Pohjois-Karjalassa sijaitsevassa Höytiäisessä tuppisiian on todettu kärsineen kudun epäonnistumisista vedenkorkeuden säännöstelyn alkamisen takia (Pikkarainen 1972; Lappalainen 1988). Tuppisiian kutupaikkoina ovat 0,5-1 metrin syvyiset luodot ja saarten rannat, mutta sen on havaittu kutevan jopa 4 metrin syvyydessä. Kevättalvisin vedenpinta laskee säännöstelyrajan alarajoille, jolloin osa tuppisiian kutualueista on jäänyt vesirajan yläpuolelle ja mäti on jäänyt (Lappalainen 1988). 1990-luvun alussa tuppisiikakanta oli jo Höytiäisellä runsas, mikä viittaa siihen, että luonnonvalinnan seurauksena matalaan kutevat yksilöt ovat hävinneet ja kutu keskittyy syvemmille vesialueille (Korhonen & Turunen 1991). Sen sijaan planktonsiian tiedetään kutevan jokien hiekkasärkillä (Haakana 2012) 1-3 metrin syvyydessä ja todennäköisesti järvien virtapaikoissa kutusyvyys on sama (Huuskonen, julkaisematon



aineisto). Vedenkorkeuden säännöstely ei näin ollen ole vaikuttanut planktonsiian kutumestykseen yhtä voimakkaasti, kuin tuppisiialla.

### 2.3 Risteymät ja takaisinristeymät

Luonnollinen risteytyminen on yleisempää kaloilla kuin muilla selkärangkaisilla ja risteytyneitä kalalajeja on havaittu maailmanlaajuisesti (Smith 1992). Lisäksi lohikaloilla lajienväliset risteymät ovat usein lisääntymiskykyisiä, mikä voi johtaa risteytymäparvien syntyyn (Ferguson 1985). Risteytymäparvissa risteytymistä ja takaisinristeytymistä tapahtuu usean sukupolven ajan, mikä johtaa lopulta siihen, että koko populaatio koostuu eriasteisista risteymistä. Risteytymisen alettua sitä on enää hankala pysäyttää varsinkin, jos jälkeläiset ovat lisääntymiskykyisiä ja risteytyvät niin keskenään kuin kantamuotojen yksilöiden kanssa, jolloin populaatiossa on puhtaiden muotojen lisäksi risteymiä ja takaisinristeymiä (Allendorf ym. 2001). Muuttaman sukupolven jälkeen risteytyminen ja takaisinristeytyminen tuottavat risteytymäparven, jossa kaikki yksilöt ovat geenipooliltaan risteymiä. Risteytymäparvi voi syntyä siitäkin huolimatta, että risteymiin kohdistuu luonnonvalintaa, sillä kaikki risteytyneiden yksilöiden jälkeläiset ovat perimältään risteymiä. Sukupolvien edetessä risteytyneiden yksilöiden osuus populaatiossa kasvaa ja puhtaiden vanhempien osuus vähenee. Ajan myötä valinnan luomat erot perimältään risteytyneiden jälkeläisten ja puhtaiden vanhempien sukupolvien välillä muuttuvat epäolennaisiksi, sillä puhtaita vanhempia ei enää ole populaatiossa.

Risteytymisen katsotaan olevan haitallista, sillä satunnaisesti syntyneet hybridit (esimerkiksi  $F_2$ -sukupolvet tai takaisinristeymät) soveltuvat keskimäärin vanhempiaan huonommin elinympäristöön, jossa ne ovat syntyneet sekä uusiin elinympäristöihin (Barton 2001). Luonnonvalinta ei ole testannut uutta syntynyttä geeniperimää, jonka takia soveltuvuus on keskimääräistä huonompi. Lajienvälinen risteytyminen on haitallista etenkin silloin, kun harvinaisen lajin yksilöt risteytyvät runsaslukuisen lajin yksilöiden kanssa, sillä tämä heikentää harvinaisen lajin säilymismahdollisuuksia pitkällä aikavälillä (Rhymer & Simberloff 1996).

Vaikka oletuksena on, että useimmilla hybrideillä on alhaisempi kelpoisuus kuin vanhempien genotyypeillä, joillakin hybrideillä on vanhempiaan parempi elinkelpoisuus (Barton 2001). Hybrideillä jälkeläisillä voi olla laaja ja täysin uudenlainen genotyyppien kirjo, joten on mahdollista, että hybridien jälkeläisten elinkelpoisuus jopa vanhempien elinympäristössä on parempi kuin vanhemmillä.

Tärkeitä siikamuotojen risteytymistä estäviä tekijöitä ovat erot kutuajoissa ja -paikoissa (Svärdson 1965). Esiintymisalueen paikalliset olosuhteet, kuten järven syvyys, veden lämpötila sekä pohjanlaatu, vaikuttavat kutuaikoihin ja -paikkoihin.

Pohjois-Norjassa Skrukkebukta-järvessä tehdyssä tutkimuksessa siikapopulaatiot koostuivat enimmäkseen planktonia ravinnokseen käyttävästä tiheäsiivilähampaisesta siikamuodosta sekä pohjaeläimiä syövästä harvasiivilähampaisesta siikamuodosta (Bhat ym. 2014). Tutkimuksessa todettiin, että viidentoista vuoden aikana, vuodesta 1993 vuoteen 2008, nämä kaksi siikamuotoa ovat lähentyneet toisiaan kohti yhtä muotoa niin mikrosatelliitti-DNA-analyysin kuin siivilähampaiden lukumääränkin perusteella. Vuonna 1993 noin 66 % sioista edusti geneettisesti puhtaita muotoja, mutta vuonna 2008 puhtaita siikamuotoja ei enää havaittu. Lisäksi vuonna 1993 siivilähampaiden lukumäärä ja geneettinen luokittelu korreloivat merkittävästi keskenään, mutta vuonna 2008 yhteys oli heikko ja ei-merkitsevä.

Siikojen siivilähampaiden lukumäärällä on polygeeninen tausta ja sitä koodaavat useat eri alleelit (Harris ym. 2008), mutta lukumäärään vaikuttavat geneettisen perimän lisäksi ympäristötekijät, kuten esimerkiksi tarjolla oleva ravinto (Todd 1998). Siikamuotojen risteytymisen homogenisoiva vaikutus lykkääntyy luonnonvalinnan seurauksena. Toisaalta, mikäli hybridien elinvoimaisuus on yhtä hyvä tai parempi kuin puhtaiden muotojen, ei luonnonvalinta karsi hybridejä populaatiosta pois.

Koitereen ja Koitajoen plankton- ja tuppisiian siivilähampajakaumia on seurattu 1980-luvulta lähtien (liite 1). Vuonna 1981 Koitereen ja Koitajoen siikanäytteiden siivilähampajakauma oli selvästi kaksihuippuinen eikä hybridejä havaittu juuri lainkaan (Paavilainen 1983). Vuosien 1988-1990 Koitereen näytteissä hybridejä sen sijaan oli jo runsaasti (Turunen 1991) ja vuoden 1995 näytekalojen siivilähampajakauma oli kolmihuippuinen (Hattunen & Korhonen 1999), samoin kuin vuosien 2005-2008 näytteissä (Huuskonen, julkaisematon aineisto).

Syitä eri siikamuotojen risteytymiseen ja populaatioiden sekoittumiseen on havaittu olevan useita (Rhymer & Simberloff 1996). Monet ihmisten toimet, kuten lajien levittäminen sekä elinympäristöjen pirstoutuminen ja muokkaus ovat edesauttaneet risteytymien yleistymistä. Alpeilla tehdyissä tutkimuksissa on havaittu vesistöjen rehevöitymisen muuttaneen eri siikamuotojen lisääntymiskäyttäytymistä niin, että risteymät ovat yleistyneet (Vonlanthen ym. 2012). Myös uusien kilpailevien lajien, kuten muikun (*Coregonus albula*), istutus tai leviäminen alueelle voi johtaa muotojen risteytymiseen (Bhat ym. 2014). Pohjois-Norjan Skrukkebukta-järvessä todennäköinen syy kahden siikamuodon risteytymiseen keskenään oli eläinplanktonravinnosta kilpailevan muikun leviäminen ja menestyminen samalla alueella, joka muuttaa eläinplanktonia ravinnokseen käyttävän siian käyttäytymistä. Lohikaloja koskevissa tutkimuksissa vesirakentamisen tuottamien uhkien lisäksi poikasistutuksilla voi olla negatiivisia vaikutuksia luonnossa lisääntyviin populaatioihin, kun istukkaat edesauttavat tautien

leviämistä, kilpailevat samasta ravinnosta ja elinalueista luonnonkalojen kanssa sekä heikentävät geeniperimää yksinkertaistamalla sitä (Bohlin ym. 2002). Istukkaiden lisääntymiskäyttäytyminen voi myös olla erilaista kuin luonnonkannalla (Säisä ym. 2008).

### 3 TUTKIMUKSEN TAVOITTEET JA HYPOTEESIT

Koitajoen vesistöalueen siikamuotojen siivilähampasjakaumia on seurattu 1980-luvulta lähtien ja risteymien on havaittu yleistyneen. Tämän tutkimuksen tavoitteena oli selvittää uhkaako tuppisiian ja planktonsiian risteytyminen jo ennestään vaarantunutta planktonsiikakantaa ja poikkeavatko risteymät ja takaisinristeymät elinvoimaisuudeltaan puhtaista siikamuodoista eli onko fenotyypiltään ja genotyypiltään toisistaan eroavilla siikamuodoilla eroja elinvoimaisuudessa. Elinvoimaisuutta puhtaan tuppisiian ja risteymien sekä takaisinristeymien välillä vertailin Joensuussa Itä-Suomen yliopiston biologian laitoksella aiemmissakin siikatutkimuksissa käytettyjen uinti- ja ravinnonottokokeiden avulla. Lisäksi alkiokuolleisuutta seurattiin kaikilla eri perheryhmillä. Tutkimuksen tavoitteena oli myös arvioida syitä planktonsiian ja tuppisiian välisten risteymien ja takaisinristeymien syntyyn Koitajoen vesistöalueella.

Luonnonvalinta ei ole testannut satunnaisesti syntyviä hybridejä, joten niiden uskotaan sopeutuvan elinympäristöön puhtaita muotoja keskimääräistä huonommin (Barton 2001). Lisäksi siivilähampaiden lukumäärä on pääosin periytyvä ominaisuus eli fenotyypin luokittelun uskotaan korreloivan geneettisen luokittelun kanssa (Harris ym. 2008), joten hypoteesinä oli, että puhtaat siikamuodot ovat risteymiä ja takaisinristeymiä elinvoimaisempia fenotyypisesti ja genotyypisesti eroteltuina.

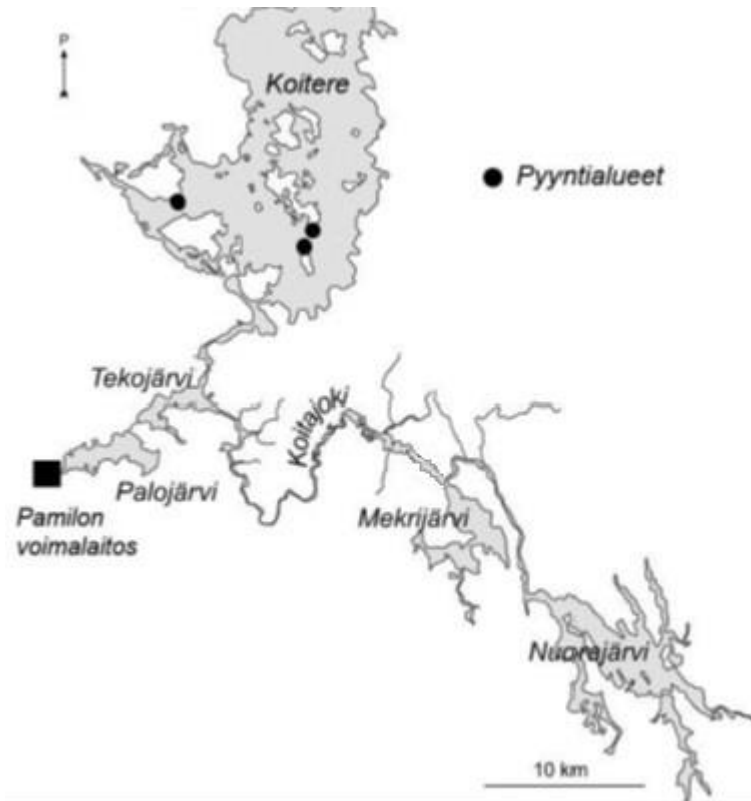
### 4 AINEISTO JA MENETELMÄT

#### 4.1 Tutkimusalue

Tutkimusalueen muodosti Koitajoen vesistöalueen suurin järvi Koitere (kuva 1). Koitere on Pohjois-Karjalassa sijaitseva pinta-alaltaan 164 km<sup>2</sup> oleva suhteellisen kookas ja runsassaarinen järvi (Turunen 1991). Koitereen lisäksi planktonsiian varsinaista esiintymisaluetta on koko Koitajoen vesistöalue (Huuskonen ym. 2012), jonka 6795 km<sup>2</sup>:n valuma-alueesta noin puolet ulottuu Suomen ja noin puolet Venäjän puolelle (Haakana & Huuskonen 2012).

Koitereen ekologinen laatuluokitus on hyvä, vaikka säännöstelyn aiheuttama vedenkorkeuden vaihtelu, hajakuormitus sekä metsälannoitus- ja ojitustoimenpiteet vaikuttavat vedenlaatuun (Ympäristöhallinnon Hertta-tietokanta). Koitereen vesi on humuspitoista ja tummaa (Haakana 2012). Pamilon voimalaitos säännöstelee Koitereen vedenpintaa 2,05 metrin sään-

nöstelyrajan sisällä, talvialeneman ollessa 1,7 metriä. Ilman säännöstelyä talvialenema olisi noin 30 cm (Tarvainen ym. 2006).



Kuva 1. Tutkimusalueen kartta ja tutkimuksessa käytettyjen siikojen pyyntialueet.

Koirere on järvikutuisen tuppisiian esiintymisaluetta. Koirajoki on planktonsiian pääasiallinen esiintymisalue, mutta se vaeltaa Koirajoesta Koirereeseen syönnökselle (Huuskonen ym. 2012) ja joidenkin yksilöiden on havaittu myös kutevan Koirereessä (Haakana 2012). Sekä Koirereessä että Koirajoessa esiintyy myös siikamuotojen risteymiä.

#### 4.2 Aineiston keruu ja käsittely

Tutkimusta varten Koirereesta pyydettiin verkolla 76 siikaa 2. marraskuuta 2011. Kalojen pituus ja paino mitattiin. Lisäksi niiden sukupuoli määritettiin ja siivilähampaiden lukumäärä laskettiin. Saaliiksi saatujen kalojen koostumus ja kutukypsyys määrittivät sen, mitä muotoja tutkimuksen koekaloiksi valikoitui. Tutkimuksen emokalat valikoitiin meristisen luokittelun eli siivilähampaiden lukumäärän perusteella. Tutkimukseen valittiin lopulta 5 naarasta ja 6 koirasta, jotka lypsettiin heti pyynnin jälkeen (taulukko 2). DNA-analyysia varten jokaiselta siialta leikattiin rasvaevä, joka säilöttiin 96 % etanoliin.

Hedelmöitys tehtiin välittömästi lypsyn jälkeen petrialjoilla niin, että jokaisen viiden naaraan mäti jaettiin kuuteen osaan ja hedelmöitettiin kaikkien koiraiden maidilla. Yhteensä

eri perheyhdistelmiä tuli siis 30. Hedelmöityksessä käytettyjen koiraiden maidista määritettiin spermatokriitti (siittiöiden tilavuuden prosentuaalinen osuus maidin kokonaistilavuudesta) ja mätimunien hedelmöitykseen käytettyjen siittiöiden määrä vakioitiin spermatokriitin avulla.

Taulukko 2. Emokalojen meristinen ja geneettinen luokittelu.

Koiras	Meristinen luokittelu	Geneettinen luokittelu	Naaras	Meristinen luokittelu	Geneettinen luokittelu
1	Plankton	Hybridi	A	Tuppi	Tuppi
2	Plankton	Hybridi	B	Tuppi	Tuppi
3	Hybridi	Hybridi	C	Tuppi	Tuppi
4	Hybridi	Tuppi	D	Tuppi	Tuppi
5	Tuppi	Tuppi	E	Tuppi	Tuppi
6	Tuppi	Tuppi			

Hedelmöitymisaste määritettiin 10.-11. marraskuuta 2011 ottamalla jokaisesta perheestä 40 mätimunaa satunnaisotos ja määrittämällä hedelmöittyneiden mätimunien osuus preparointimikroskoopin avulla. Jäljelle jääneet mätimunat jaettiin kolmelle eri altaissa sijaitseville haudonta-alustoille hautoutumaan. Haudontalämpötila oli aluksi 5 °C ja se laskettiin vähitellen 3 asteeseen joulukuun puoliväliin mennessä. Haudonnan loppuvaiheessa tammikuun lopussa ja helmikuun alussa lämpötila nostettiin vaiheittain 6,5 asteeseen. Pro gradu-tutkielmani oma osuus aineistonkeruussa alkoi alkiovaiheen kuolleisuuden seurannasta. Alkiovaiheen kuolleisuutta seurattiin hedelmöityksestä lähtien laskemalla ja poistamalla kuolleet alkiot marras-tammikuussa noin 10 päivän välein ja tämän jälkeen viikoittain. Kuolleisuusseuranta lopetettiin 21.2., jolloin kaikki poikaset olivat kuoriutuneet.

Koitereen kaloista, samoin kuin Koitajoelta nuotatuista kaloista (n=44, ks. Eronen 2013) teetettiin Helsingin yliopiston Biotieteiden laitoksella mikrosatelliitti-DNA-analyysi, jonka tulosten perusteella pystyttiin arvioimaan kuinka monta siikamuotoa alueella esiintyy, kuinka kaukana nämä siikamuodot ovat geneettisesti toisistaan ja millä todennäköisyydellä kukin tutkittu yksilö kuuluu mihinkin siikamuotoon (taulukko 2). Analyysistä vastasi Takahito Shikano. Mikrosatelliitti-DNA-analyysissä tarkastellaan ei-koodaavia pätkiä, jotka toistuvat genomissa peräjälkeen (Hamada ym. 1982, Tautz & Renz 1984, Jeffreys ym. 1985). Näitä toistoja on eri määrä eri populaatioiden välillä (Jeffreys ym. 1985).

Analyysissä käytettiin 21 mikrosatelliittilokusta, mutta näistä kolmea ei voitu käyttää testeissä, koska ne saattoivat sisältää nolla-alleeleita. Populaatioiden välinen geneettinen ero (*F<sub>ST</sub>*) testattiin FSTAT 2.9.3.2 -ohjelmalla (Goudet 2001) ja populaatioiden määrä (*K*) ja yksi-

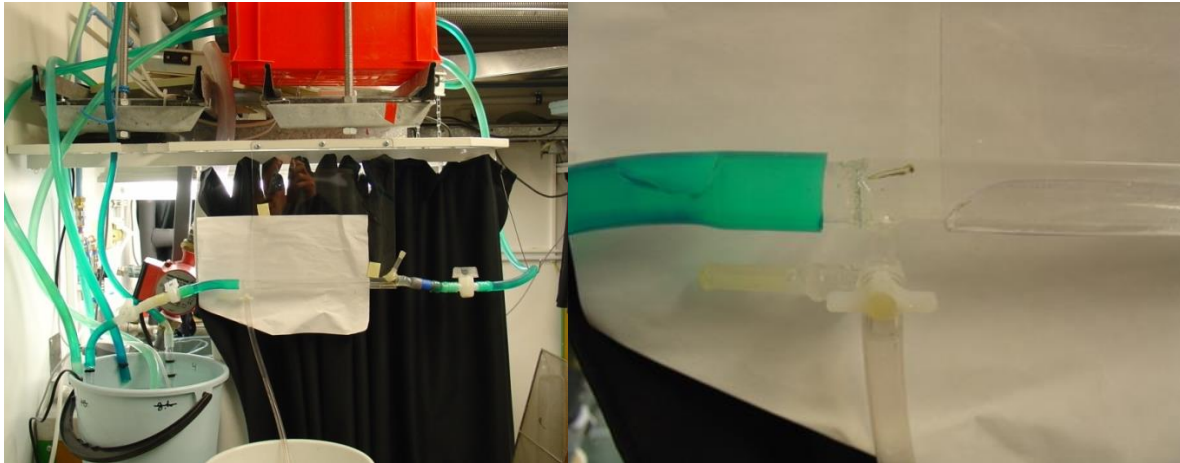
löiden kuuluminen tiettyyn populaatioon (q) testattiin STRUCTURE 2.3.4 -ohjelmalla (Pritchard ym. 2000).

#### 4.2.1 Ravinnonottokoe

Ravinnonottokoe suoritettiin 170:lle vastakuoriutuneelle poikaselle. Ruokintakokeessa poikaset olivat ruskuaispussivaiheessa ja niillä oli mahdollisuus ulkopuoliseen ravintolähteeseen ensimmäistä kertaa. Poikaset laitettiin yksitellen 5 minuutin ajaksi 500 ml vesiastiaan, jossa ravintona oli *Artemia* naupliustoukkia. *Artemia* tiheys oli 2750 kpl/100 ml ja veden lämpötila 7,0–7,5 °C mikä vastasi poikasten kasvatusaltaiden lämpötilaa. Ruokintakokeessa testattujen poikasten lukumäärä oli meristisen luokittelun mukaan 30 tuppisiikaa, 90 hybridiä ja 50 takaisinristeymää. Geneettisen luokittelun mukaan testatuista poikasista 80 oli puhtaita tuppisiikoja ja 90 takaisinristeymiä. Ruokintakokeen jälkeen poikaset nukutettiin yliannostuksella trikaanimetäänisulfonaattia (MS-222) ja säilöttiin 70 % etanoliin. Syötyjen naupliustoukki- en ja kuoriutumattomien kystien lukumäärä laskettiin avaamalla poikasen ruoansulatuskanava preparointimikroskoopin alla. Ennen avausta poikasten pituus sekä ruskuaispussin pituus ja korkeus mitattiin ruskuaisen tilavuuden laskemiseksi kaavalla:  $V = 0,5236 * l * h^2$  (Blaxter & Hempel 1963), missä V = ruskuaisen tilavuus, l = ruskuaispussin pituus ja h = ruskuaispussin korkeus.

#### 4.2.2 Uintikoe

Ruskuaispussivaiheen poikasten uintikykyä testattiin vastavirtaputkessa (kuva 2). Uintikoe suoritettiin 179:lle poikaselle. Mittauslaitteisto rakentui varsinaisen vastavirtaputken lisäksi akvaariopumpusta, joka pumppasi vettä 600 litran säiliöstä 10 litran vesisankoon. Vesisan- gosta vesi valui 60 cm korkeudelta vesiletkua (halkaisija 9 mm) pitkin vastavirtaputkeen ja edelleen edellä mainittuun vesisäiliöön. Veden lämpötila oli 6,5–7,2 °C ja virtaus 6,2 cm s<sup>-1</sup>. Vastavirtaputken molemmissa päissä oli veden virtauksen sulkeva venttiili ja takaosassa verkko. Lisäksi vastavirtaputken päällä oli suljettava aukko, josta poikaset voitiin laittaa si- sälle muovisella Pasteur-pipetillä uintikoetta varten. Uintikokeen ajanotto alkoi, kun veden virtaus käynnistettiin ja päättyi, kun poikanen jäi vastavirtaputken perällä olevaan verkkoon lepäämään. Ajanottoa kuitenkin jatkettiin, mikäli poikanen jatkoi uimista 5 sekunnin sisällä verkkoon joutumisesta. Poikasen väsyttyä se poistettiin uintiputkesta erillisen poistoaukon kautta. Poikaset, jotka eivät uineet lainkaan tai joiden havaittiin vaurioituneen siirrossa (n=33), jätettiin huomioimatta kokeessa.



Kuva 2. Uintikokeen mittauslaitteisto ja uintikoe vastavirtaputkessa.

Uintikoe suoritettiin meristisen luokittelun mukaan 42 tuppisiialle, 81 hybridille ja 56 takaisinrysteymälle. Geneettisen luokittelun mukaan uintikoe tehtiin 100 tuppisiialle ja 79 takaisinrysteymälle. Uintikokeen jälkeen poikaset nukutettiin yliannostuksella MS-222-nukutusainetta ja säilöttiin 70 % etanoliin. Poikasista mitattiin pituus sekä ruskuaispussin tilavuus samalla tavalla kuin ravinnonottokokeessakin.

#### 4.3 Tilastolliset testit

Tilastolliset testit suoritettiin meristisen luokittelun mukaisesti jaotelluille poikasryhmille 1-3 (1=tuppisiika, 2=hybridi, 3=takaisinrysteymä) ja mikrosatelliitti-DNA-analyysin tulosten mukaisesti jaotelluille poikasryhmille 1 ja 3 (1=tuppisiika, 3=takaisinrysteymä). Meristisessä luokittelussa eli siivilähammasjaottelussa käytettiin seuraavanlaisia rajoja: tuppisiika  $\leq 37$  siivilähammasta (Säisä ym. 2008), rysteymä 38-47 siivilähammasta ja planktonsiika  $\geq 48$  siivilähammasta (Valkeajärvi 1987). Mikrosatelliitti-DNA-jaottelu eli geneettinen jaottelu tapahtui q-arvon perusteella. Q-arvo kertoo kuinka todennäköisesti kyseessä on puhdas tuppisiika ( $q = 1,00$ ) tai puhdas planktonsiika ( $q = 0,00$ ). Ryhmät jaettiin seuraavasti: tuppisiika  $q \geq 0,75$ , rysteymä  $0,75 < q < 0,25$  ja planktonsiika  $q \leq 0,25$  (vrt. Bittner ym. 2010).

Alkiovaiheen kuolleisuuseroja eri muotojen välillä testattiin yksisuuntaisella varianssianalyysillä arkussini-neliöjuuri-muunnetuilla luvuilla. Arkussini-neliöjuuri-muunnosta ( $x^1 = \arcsin \sqrt{x}$ ) käytetään suhteellisille osuuksille ja prosenttiluvuille (Ranta ym. 1991), sillä prosenttiluvut eivät ole normaalisti jakautuneita ja muunnoksen avulla aineisto saadaan normaalijakautuneeksi.

Ennen varsinaisia tilastollisia testejä aineiston normaalijakautuneisuus testattiin Kolmogorov-Smirnovin testillä. Sekä uintikokeiden että ravinnonottokokeiden aineistot olivat voi-

makkaasti vinoutuneita. Uintikokeiden aineistolle tehtiin luonnollinen logaritmuunnos, joka normalisoi jakauman. Tilastollisena testinä käytettiin varianssianalyysiä (ANOVA), jossa kovariaattina oli sekä ruskuaisen koko että poikasen pituus. Sen sijaan ravinnonottokokeiden aineistoa ei saatu normalisoitua muunnoksilla, joten tilastollisissa testeissä käytettiin yleistettyä lineaarista mallia (GLM), jossa jakaumana oli negatiivinen binomijakauma ja linkkifunktiona log-funktio.

Ravinnonottokokeen aineiston testaamiseen käytetty tilastollinen malli valittiin AIC-arvon perusteella. AIC (Akaiken informaatiokriteeri) on vaihtoehtoisten monimuuttujamallien välillä ja paremmuuden arvioinnissa käytetty indeksi, joka huomioi mallin tilastollisen yhteensopivuuden havaintoaineiston kanssa sekä mallissa olevien parametrien määrän (Shumway & Stoffer 2006). Tavoitteena on löytää malli, jonka yhteensopivuus on mahdollisimman hyvä suhteessa käytettyjen parametrien määrään. AIC:n saama pienin arvo määrittelee aineistolle parhaimman mallin. Aineistoa testattiin Poissonin jakauman ja negatiivisen binomijakauman malleilla, mutta lopulliseksi testiksi valikoitui negatiivisen binomijakauman malli. Tällä jakaumalla kokeiltiin aluksi mallia, jossa kovariaatteina olivat poikasen kokonaispituus ja ruskuaispussin tilavuus (AIC=561). Lopulliseen malliin valikoitui kovariaatiksi pelkkä ruskuaispussin tilavuus (AIC=559). Ravinnonottokokeen aineistossa testattiin myös interaktiot, mutta mallit, joista interaktiot oli poistettu, antoivat alhaisemmat AIC-arvot. Näin ollen interaktiot jätettiin huomioimatta ravinnonottokokeiden tuloksissa.

## 5. TULOKSET

### 5.1 Alkiokuolleisuus

Fenotyyppin mukaan eroteltujen muotojen välillä löytyi tilastollisesti merkitsevä ero alkiokuolleisuudessa ( $F_{2,87}=21,494$ ,  $p<0,001$ ). Parittaisessa vertailussa (yksisuuntainen varianssianalyysi) tuppisiikojen alkiokuolleisuus oli merkitsevästi suurempaa kuin hybrideillä ( $p<0,001$ ) ja takaisinristeymillä ( $p=0,045$ ) (taulukko 3). Lisäksi takaisinristeymien alkiokuolleisuus oli merkitsevästi hybridejä suurempi ( $p=0,002$ ). Genotyypeittäin jaoteltujen siikamuotojen parittaisessa vertailussa tuppisiian ja takaisinristeymien väliltä ei löytynyt tilastollisesti merkitsevää eroa ( $p=0,122$ ).

Hedelmöitystason ja alkiokuolleisuuden välillä oli erittäin vahva negatiivinen riippuvuus. Mätimunien hedelmöittymättömyys selittää peräti 99,4 % kuolleisuudesta (kuva 3).

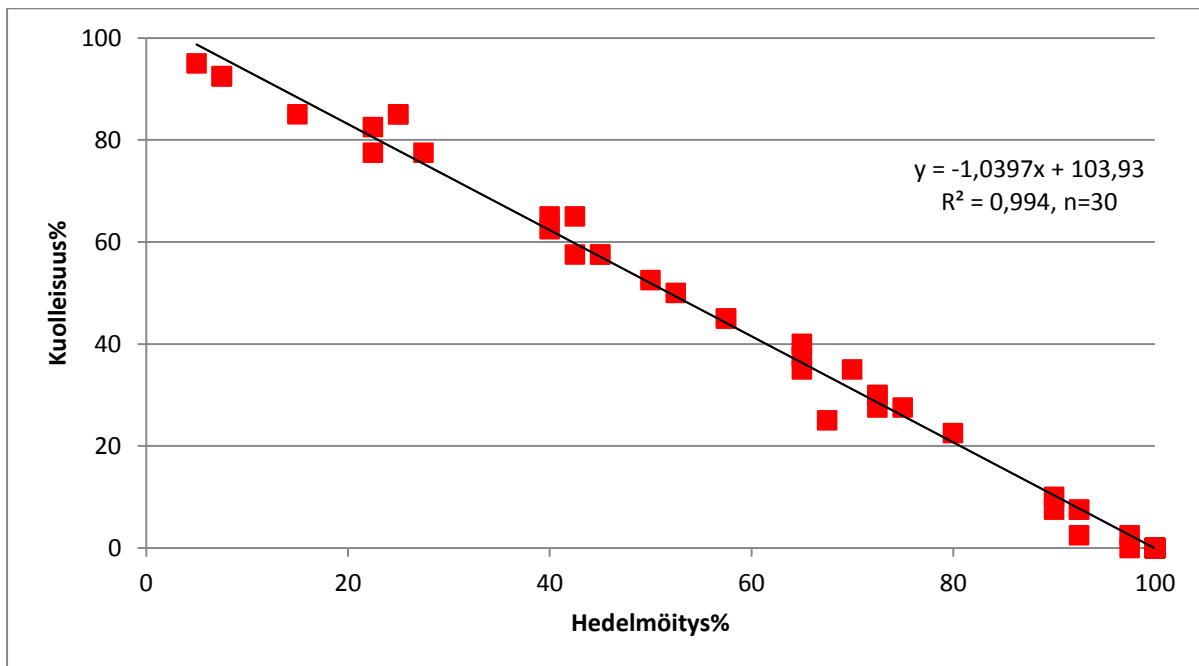


Taulukko 3. Alkiovaiheen kuolleisuus fenotyypin ja genotyypin mukaisesti eriteltynä.

Muoto (feno- tyypin mukaan)	N	Kuolleisuus%, keskiarvo	Kuolleisuus%, keskihajonta
Tuppi	30	91,8	18,4
Hybridi	30	47,3	27,3
Takaisinristeymä	30	73,8	32,3

Muoto (geno- tyypin mukaan)	N	Kuolleisuus%, keskiarvo	Kuolleisuus%, keskihajonta
Tuppisiika	45	77,1	29,9
Takaisinristeymä	45	64,8	33,5



Kuva 3. Alkiovaiheen kuolleisuuden ja hedelmötisyysasteen välinen riippuvuus eri siikaperheillä.

## 5.2 Uintikoe

Aineistossa testattiin fenotyypin muodon vaikutusta uintikykyyn ottamalla kovariaatiksi poikasen pituus sekä ruskuaispussin tilavuus. Fenotyypin muodon vaikutus ei ollut tilastollisesti merkitsevä ( $F_{2,174}=0,033, p=0,968$ ), kun taas poikasen pituus ( $F_{1,174}=14,254, p=0,000$ ) ja ruskuaispussin tilavuus ( $F_{1,174}=5,649, p=0,019$ ) olivat merkitseviä.

Myös genotyypin muodon vaikutus uintikykyyn testattiin ottamalla kovariaatiksi poikasen pituus sekä ruskuaispussin tilavuus. Genotyypin muodon vaikutus ei ollut tilastollisesti merkitsevä ( $F_{1,175}=0,093, p=0,761$ ), mutta poikasen pituus ( $F_{1,175}=14,794, p=0,000$ ) ja ruskuaispussin tilavuus ( $F_{1,175}=6,050, p=0,015$ ) olivat tilastollisesti merkitseviä. Poikasen

pituuden ( $p=0,119$ ) ja ruskuaispussin tilavuuden ( $p=0,906$ ) interaktiot eivät olleet tilastollisesti merkitseviä.

Taulukko 4. Tutkimuksessa käytettyjen siianpoikasten lukumäärä, kokonaispituus, ruskuaispussin tilavuus, uintikokeen ja ravinnonottokokeen keskiarvo ja keskihajonta sekä ravinnonottokokeen minimi ja maksimiarvot fenotyypin ja genotyypin mukaisesti eriteltynä.

Muoto (fenotyypin mukaan)	N	Kokonaispituus (mm)	Ruskuaispussin tilavuus, keskiarvo ( $\text{mm}^3$ )	Uintiaika, keskiarvo (sek)	Uintiaika, keskihajonta (sek)	Ravinnonotto, min/max	Ravinnonotto, keskiarvo (kpl)	Ravinnonotto, keskihajonta
1=tuppi	72	12,59	0,07249	46,31	66,26	0/21	2,1	4,57
2=hybridi	171	12,99	0,10881	63,30	83,51	0/20	1,01	3,35
3=takaisinristeymä	106	12,92	0,10961	56,41	77,16	0/19	1,9	4,39
Muoto (genotyypin mukaan)	N	Kokonaispituus (mm)	Ruskuaispussin tilavuus, keskiarvo ( $\text{mm}^3$ )	Uintiaika, keskiarvo	Uintiaika, keskihajonta	Ravinnonotto, min/max	Ravinnonotto, keskiarvo (kpl)	Ravinnonotto, keskihajonta
1=tuppisiika	177	12,78	0,09449	63,14	83,22	0/21	1,97	4,43
3=takaisinristeymä	172	12,99	0,10883	53,26	73,01	0/20	1,01	3,35

### 5.3 Ravinnonottokoe

Ravinnonottokokeessa fenotyyppisten muotojen tarkastelussa sekä muodon ( $p=0,005$ ) että ruskuaispussin tilavuuden ( $p=0,048$ ) vaikutukset olivat tilastollisesti merkitseviä. Parittaisessa vertailussa osoittautui, että muoto 2 (hybridit) poikkesi merkitsevästi muodosta 1 (tuppisiika) ( $p=0,033$ ) ja muodosta 3 (takaisinristeymä) ( $p=0,018$ ). Hybridit olivat syöneet merkitsevästi vähemmän (keskimäärin 1,01 *Artemiaa*/poikanen) kuin tuppisiikat (2,1 *Artemiaa*/poikanen) ja takaisinristeymät (1,9 *Artemiaa*/poikanen).

Genotyyppisten muotojen vertailussa muodon vaikutus oli tilastollisesti merkitsevä ( $p=0,001$ ), mutta ruskuaispussin tilavuuden vaikutus ei ollut aivan merkitsevä ( $p=0,055$ ). Kun kovariaatin vaikutus otetaan huomioon, tuppisiikat olivat syöneet keskimäärin 1,91 ja takaisinristeymät 0,99 *Artemiaa*/poikanen.

## 6. TULOSTEN TARKASTELU

Fenotyyppisessä vertailussa alkiokuolleisuus oli tuppisiialla merkitsevästi suurempi kuin takaisinristeymillä ja hybrideillä, lisäksi takaisinristeymillä oli suurempi alkiokuolleisuus kuin hybrideillä. Alkiokuolleisuudesta peräti 99,4 % selittyi hedelmöittymättömyydellä, joten varsinainen kuolleisuus hedelmöittyneillä alkioidella oli erittäin vähäistä. Alkioiden fenotyyppikohtainen kuolleisuusprosentti vaihteli 47,3 ja 91,8 % välillä. Nämä luvut ovat poikkeuksellisen korkeita keinohedelmöitykselle, sillä esimerkiksi Huuskonen ym. (2011) tutkimuksessa siian hedelmöitysprosentti oli yli 95 % ja alkiovaiheen kuolleisuus alle 13 %.

Mätimunien hedelmöittymättömyyden syynä on mahdollisesti vuoden 2011 normaalia lämpimämpi syksy (liite 2), jonka takia siikojen kutu oli myöhässä ja varsinaista kutupiikkiä ei ollut lainkaan. Vertailtaessa lokakuun maaperän lämpötiloja Ilomantsissa vuosilta 2009–2012, havaitaan, että vuoden 2011 lämpötila oli koko lokakuun ajan tasaisesti yli 5 astetta, kun muina vuosina lokakuun lopulla on ollut jo kylmempiä ajanjaksoja. Lämpötilan pysyminen normaalia korkeampana on voinut vaikuttaa kudun myöhästymiseen ja emokalojen maidin ja mädin laatuun niin, että hedelmöitysprosentti jäi normaalia alhaisemmaksi.

Uintikokeissa siikamuodolla ei ollut tilastollisesti merkitsevää vaikutusta uintiaikaan, mutta niin fenotyypillisessä kuin genotyypillisessäkin vertailussa osoittautui, että poikasen suuri pituus ja ruskuaispussin suuri tilavuus vaikuttivat uintiaikaan positiivisesti. Kalan pituuden ja pyrstön pinta-alan tiedetään vaikuttavan positiivisesti uintinopeuteen ja taloudellisuuteen (Bainbridge 1957). Peck ym. (2006) tekemässä tutkimuksessa turskan (*Gadus morhua*) pituuden kasvaessa 1 cm uintinopeus parani 7 %.

Ravinnonottokokeessa fenotyypillisessä vertailussa tuppisiiat ja takaisinristeyvät söivät merkitsevästi enemmän kuin hybridit. Lisäksi genotyypillisessä vertailussa tuppisiiat olivat syöneet merkitsevästi enemmän kuin takaisinristeyvät. Huuskosen ym. (2009) mukaan Koitajoen vesistöalueen puhtaat planktonsiiat söivät yhteneväisessä tutkimuksessa keskimäärin 2,16 *Artemiaa*/poikanen (n=250, vaihteluväli 0-24, sd=3,91) eli saman verran kuin puhtaat tuppisiiat tässä tutkimuksessa. Hypoteesin mukaisesti puhtaat tuppi- ja planktonsiiat näyttävät siten olevan tehokkaampia ravinnonottajia kuin risteyvät niin fenotyyppisesti kuin genotyypillisestikin jaoteltuina. Luonnossa yleensä vallitseva tilanne on, että luonnonvalinta karsii risteymiä pois näiden heikomman elinvoimaisuuden vuoksi (Barton 2001). Tuppi- ja planktonsiian risteyvät ovat näyttävät olevan ravinnonottokokeiden perusteella elinvoimaisuudeltaan heikompia kuin puhtaat muodot, mutta eivät kenties tarpeeksi voimakkaasti, jotta risteyvät eivät leviäisi populaatiossa. Muotojen risteytyminen on haitallista etenkin vaarantuneen planktonsiian kannalta, sillä risteytyminen heikentää harvinaisen lajin säilymismahdollisuuksia pitkällä aikavälillä (Rhymer & Simberloff 1996).

Planktonsiian istutukset olivat voimakkaimmillaan 1980-luvulla, jolloin Koitereeseen istutettiin keskimäärin 120 000 yksikesäistä siikaa vuodessa (7,4 kpl/ha<sup>-1</sup>) (Turunen 1991). Pienimuotoisia istutuksia on tehty jo 1960-luvulta lähtien, jolloin vuosittaiset istutukset olivat noin 0,5 kpl/ha<sup>-1</sup>. 1980-luvun jälkeen istutukset jälleen vähenivät ja 1990-luvulla istutusmäärät olivat n. 1,0 yksilöä/ha<sup>-1</sup>/vuosi<sup>-1</sup> (liite 3). Koitereen ja Koitajoen siivilähammasjakaumien muutokset (liite 1) viittaavat 1980-luvun voimakkaiden istutusten vaikuttaneen siikakantojen siivilähammasjakaumiin. Vuoden 1981 näytteissä siivilähammasjakaumat ovat selvästi kak-

sihuippuiset eikä risteymiä ole juuri lainkaan (Paavilainen 1983), mutta vuosien 1988-1990 Koitereesta pyydytyissä näytteissä näytteiden mukana on runsaasti paitsi planktonsiiksi luokiteltavia siikoja, niin myös risteymiä. Planktonsiika saavuttaa sukukypsyyden 4-5 vuoden ikäisenä (Korhonen & Turunen 1991), mikä tukee runsaiden istutusten ja risteymien ilmentymisen ajankohdan yhtenevyyttä. Siivilähampaiden lukumäärän kehitys Koitereessa ja Koitajoella 1980-luvulta 2000-luvulle viittaa siihen, että planktonsiikojen määrä Koitereessa on lisääntynyt nimenomaan runsaiden istutusten seurauksena.

Koitajoki on planktonsiian luontaista esiintymisaluetta. Kuitenkin suuri osa istutuksista on tehty Koitereeseen ja planktonsiian on havaittu myös kutevan Koitereessa (Haakana 2012). Esimerkiksi syksyllä 2009 ja 2011 kutupaikoilta kalastetuissa näytteissä oli tuppisiian lisäksi myös kutevia siivilähammasmäärältään ( $\geq 48$ ) planktonsiikaa vastaavia kaloja. Osa tiheäsiivilähampaisista yksilöistä oli geneettisten analyysien perusteella Koitajoen planktonsiian kaltaisia ja osa tuppi- ja planktonsiian hybridejä. Lohien tiedetään leimautuvan ja palaavan kutemaan jokeen, jossa ne ovat syntyneet tai johon ne on istutettu (Hinch ym. 2006), mutta siikojen leimautumista on tutkittu hyvin vähän. Koitajoella tehdyissä telemetriaseurannoissa on havaittu, että planktonsiiat liikkuvat laajalla alueella Koitajoen vesistöalueella etsien sopivaa kutupaikkaa, mutta ainakin osa päättyy kuitenkin kutupaikkauskollisena samalle paikalle kuin edellisenä vuotena (Huuskonen ym. 2012). On mahdollista, että järviolueelle istutetut planktonsiiat eivät osaa hakeutua Koitajokeen kutemaan, vaan kutu tapahtuu Koitereella, mikä edesauttaa risteytymistä.

Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitoksen Saimaan kalantutkimus ja vesiviljely on ylläpitänyt Koitajoen planktonsiian emokalastoa vuodesta 1975 lähtien Enonkosken kalanviljelylaitoksella (Haakana 2012). Emokalastoa uusitaan ajoittain luonnonkaloista lypsetyllä mädillä ja maidilla. Nykyisin lypsettäväksi kelpuutetaan vain kalat, joiden siivilähammaslukumäärä on vähintään 48. Kun tarkastellaan Koitereen ja Koitajoen siikojen siivilähammaskaukia (liite 1), voidaan havaita, että tiheäsiivilähampaisen siian siivilähampaiden lukumäärä on vuonna 1980 ollut valtaosin 55-60 (Paavilainen 1983) ja vielä vuonna 2005-2008 53-57 (Huuskonen, julkaisematon aineisto). Pro gradu-tutkielmassani fenotyypiltään planktonsiiksi luokiteltu ( $\geq 48$  siivilähammasta) siika osoittautui genotyypiltään risteymäksi. Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitoksen asettamaa 48 siivilähampaan alarajaa ei voida pitää kovinkaan turvallisena rajana, sillä on mahdollista, että näissä kaloissa on mukana tuppisiian kanssa risteytyneitä yksilöitä.

Turusen (1991) mukaan tuppisiika on Pohjois-Karjalan Höytiäisellä mukautunut veden säännöstelyyn. Matalaan veteen kuteneet yksilöt ovat karsiutuneet luonnonvalinnan seurauk-

sena populaatiosta pois, sillä säännöstelyn aiheuttama talvialenema on tuhonnut matalaan kuteneiden tuppisiikojen mädin. Koitereen säännöstely alkoi vuonna 1955 Pamilon voimalaitoksen valmistuttua ja voimistui vuonna 1980 varsinaisen säännöstelyn alettua (Tarvainen ym. 2006), joten todennäköisesti Koitereen tuppisiikat ovat sopeutuneet kutemaan syvempään veteen Höytiäisen tuppisiikojen tavoin. Tuppisiian ohjautuminen syvempään veteen kutemaan lisää tuppisiian ja planktonsiian risteytymisen mahdollisuutta kutusyvyyksien lähentyessä toisiaan.

Planktonsiika kutee luontaisesti Koitajoessa (Haakana 2012). Luontaisen kudun onnistumista Koitajoessa on selvitetty mm. mädinhaudontakokeiden avulla (Haakana & Huuskonen 2012). Lisäksi istukkaiden värimerkinnästä saatujen tutkimustulosten perusteella istutukset eivät lisää planktonsiikakannan kokoa, vaan kanta koostuu pääasiassa luontaisen lisääntymisen kautta syntyneistä yksilöistä. Joensuun yliopiston tutkimushankkeessa tutkittiin värimerkittyjen istukkaiden esiintymistä vuosina 2001 ja 2003 – 2005. Vuosina 2001 ja 2004 kaikki Koitajokeen istutetut poikaset oli värimerkitty, kun taas vuosina 2003 ja 2005 vain osa oli merkitty. Yliopiston 600 tutkitusta näytekalasta ainoastaan yksi oli värimerkitty. Haakanan (2012) mukaan istutuksilla ei olekaan planktonsiikakannalle suurtakaan merkitystä.

Kun huomioidaan riski, että emokalastossa on risteymiä sekä viitteet istukkaiden tarpeettomuudesta kannan elinvoimaisuuden kannalta, tulevaisuudessa olisi syytä tarkasti harkita emokalaston geneettisen koostumuksen tarkistamista, jotta istutuksilla ei lisättäisi risteyneiden yksilöiden määrää Koitajoen vesistöalueella. Lisäksi planktonsiian istutusten lopettaminen Koitajoen vesistöalueella ja Pamilon voimalaitoksen velvoitteiden ohjaaminen enenevässä määrin luonnonkantaa tukeviin toimenpiteisiin ovat nykyisen tutkimustiedon valossa tärkeitä toimenpiteitä.

## 7 JOHTOPÄÄTÖKSET

Hypoteesin mukaisesti Koitajoen vesistöalueen puhtaat plankton- ja tuppisiikamuodot ovat fenotyypillisesti ja genotyypillisesti luokiteltuna parempia ravinnonottajia kuin näiden risteymät, mikä viittaa puhtaiden muotojen parempaan elinvoimaisuuteen. Puhtaat siikamuodot ovat luonnonvalinnan ansiosta risteymiä paremmin sopeutuneita elinympäristöönsä. Todennäköisiä syitä Koitajoen vesistöalueen siikamuotojen risteymien syntyyn ovat voimakkaat planktonsiikaistutukset 1980-luvulla sekä emokalastossa mahdollisesti olevat risteymät. Myös Koitereen säännöstely ja istutusten sijoittuminen Koitereeseen Koitajoen sijaan voivat edesauttaa risteymäyksilöiden syntyä.

Risteytyminen on alkanut 1980-luvun loppupuolella ja nykyään risteymiä on etenkin Koitereessa runsaasti. Koska risteymistä on jatkunut jo pitkään, populaatiossa on myös takaisinristeymiä. Takaisinristeymien erottaminen puhtaista muodoista morfologisesti on vaikeaa, ellei jopa mahdotonta. Tämä hankaloittaa planktonsiian suojelua, sillä planktonsiian emokalastoa uudistettaessa morfologisten tuntomerkkien varassa, ei voida olla varmoja siitä, että valittu siika edustaa myös geneettisesti puhdasta planktonsiikaa. Mikrosatelliitti-DNA-analyysi on yksi keino erottaa siikapopulaatioiden puhtaat muodot risteymistä ja takaisinristeymistä.

On mahdollista, että Koitajoen vesistöalueella pitkään jatkunutta risteytymistä tuppi- ja planktonsiian välillä ei voida enää pysäyttää, mutta sen edesauttaminen esimerkiksi risteymiä sisältävään emokalastoon pohjautuvien istutusten avulla tulisi lopettaa mahdollisimman nopeasti. Lisäksi istutukset on todettu melko tehottomiksi planktonsiikakannan runsauden kannalta, mikä tukee istutusten lopettamista ja siirtymistä olemassa olevan luonnonkannan vahvistamista tukeviin toimenpiteisiin.

## KIITOKSET

Kiitokset työn ohjauksesta FT Hannu Huuskoselle ja FT Jukka Kekäläiselle. Näytetalojen pyynnistä kiitos Hannun ja Jukan lisäksi Kari Ratilaiselle, Tuomo Nilsénille ja Reino Piitulaiselle. Siivilähämmaslukumäärien laskemisesta kiitos Lauri Liukkoselle. Hannulle suuri kiitos avusta poikasten testauksessa. Kiitokset myös Takahito Shikanolle mikrosatelliitti-DNA-analyyysien toteuttamisesta.

## LÄHDELUETTELO

- Allendorf, F.W., Leary, R.F., Spruell, P. & Wenburg, J.K. 2001: The problems with hybrids: setting conservation guidelines. – *Trends in Ecology and Evolution* 16: 613–622.
- Amundsen, P-A., Bøhn, T. & Våga, G.H. 2004: Gill raker morphology and feeding ecology of two sympatric morphs of European whitefish. – *Annales Zoologici Fennici* 41: 291–300.
- Auvinen, H., Korhonen, T., Nurmio, T. & Hyttinen, M. 2005: Kalastuksen kehitys Koitereella 1997 - 2004. – Kala- ja riistaraportteja nro 359. 29 s. Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitos. Helsinki.
- Bainbridge, R. 1958: The speed of swimming of fish as related to size and to the frequency and amplitude of the tail beat. – *Journal of experimental biology* 35: 109–133.
- Barton, N.H. 2001: The role of hybridization in evolution. – *Molecular Ecology* 10: 551–568.
- Bhat, S., Amundsen, P-A., Knudsen, R., Gjelland, K.Ø., Fevolden, S-V., Bernatchez, L. & Præbel, K. 2014: Speciation reversal in european whitefish (*Coregonus lavaretus* (L.)) caused by competitor invasion. – *Plos One* 9(3): e91208.
- Bittner, D., Excoffier, L. & Largiade, C.R. 2010: Patterns of morphological changes and hybridization between sympatric whitefish morphs (*Coregonus* spp.) in a Swiss lake: a role for eutrophication? – *Molecular Ecology* 19: 2152–2167.
- Blaxter, J. H. S. & Hempel, G. 1963: The influence of egg size on herring larvae (*Clupea Harengus* L.). – *Journal of Marine Science* 28: 211–240.
- Bohlin, T., Sundström, L., Johnsson, J., Höjesjö, J. & Pettersson, J. 2002: Density dependent growth in brown trout: effects of introducing wild and hatchery fish. *Journal of Animal Ecology* 71: 683–692.
- Bonduriansky, R. & Day, T. 2009: Nongenetic inheritance and its evolutionary implications. – *The Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 40: 103–125.
- Eronen, R. 2013: Loisten esiintyminen kahdella Koitajoen vesistöalueella elävällä siikamuodolla (*Coregonus lavaretus*) ja niiden risteymällä. – Pro gradu-työ. Biologian laitos. Itä-Suomen yliopisto. 28 s. Joensuu.
- Ferguson, M.M., Danzmann, R. G. & Allendorf, F. W. 1985: Absence of developmental incompatibility in hybrids between rainbow trout and two subspecies of cutthroat trout. – *Biochemical Genetics* 23: 557–570.
- Goudet, J. 2001: FSTAT, a program to estimate and test gene diversities and fixation indices (version 2.9.3). – <http://www2.unil.ch/popgen/softwares/fstat.htm>. 20.3.2015.
- Haakana, H. 2012: Koitajoen planktonsiikakannan nykytila. Julkaisematon raportti.
- Haakana, H. & Huuskonen, H. 2012: The endangered whitefish (*Coregonus lavaretus pallasi*) population in the Koitajoki River, eastern Finland: the present state and threats. – *Advanced Limnology* 63: 519–533.

- Hamada, H., Petrino, M.G. & Kakunaga, T. 1982: A novel repeated element with Z-DNA-forming potential is widely found in evolutionarily diverse eukaryotic genomes. – *Proceeding of the National Academy of Sciences of the United States of America* 79: 6465-6469.
- Harris, M.P., Rohner, N., Schwarz, H., Perathoner, S., Konstantinidis, P. & Nüsslein-Volhard, C. 2008: Zebrafish *eda* and *edar* Mutants Reveal Conserved and Ancestral Roles of Ectodysplasin Signaling in Vertebrates. – *PLoS Genetics* 4(10): e1000206.
- Hattunen, T. & Korhonen, T. 1999: Koitajoen planktonsiian tila. – Pohjois-Karjalan kalatalouskeskus. Moniste.
- Heikinheimo-Schmid, O. 1992: Management of European Whitefish (*Coregonus lavaretus* L. S. L.) Stocks in Lake Paasivesi, Eastern Finland. – *Polskie Archiwum Hydrobiologii* 39: 827-835.
- Hinch, S.G., Cooke, S.J., Healey, M.C. & Farrell, A.P. 2006: Behavioural physiology of fish migrations: Salmon as a model approach. – *Teoksessa: Sloman, K.A., Wilson, R.W. & Balshine, S. 2006: Behaviour and physiology of Fish: 240-295. Elsevier Academic Press, United States of America.*
- Huuskonen, H., Haakana, H. & Kekäläinen, J. 2009: Offspring performance is linked to parental identity and male breeding ornamentation in whitefish. – *Biological Journal of the Linnean Society* 98: 532–539.
- Huuskonen, H., Kekäläinen, J., Bineet, P., Shikano, T & Kortet, R. 2011: Embryonic survival and larval predator-avoidance ability in mutually ornamented whitefish. – *Biological Journal of the Linnean Society* 103: 593-601.
- Huuskonen, H., Haakana, H., Leskelä, A. & Piironen, J. 2012: Seasonal movements and habitat use of river whitefish (*Coregonus lavaretus*) in the Koitajoki River (Finland), as determined by Carlin tagging and acoustic telemetry. – *Aquatic Ecology* 46: 325-334.
- Jeffreys, A. J., Wilson, V. & Thein, S. L. 1985: Hypervariable ‘minisatellite’ regions in human DNA. – *Nature* 314: 67-73.
- Kaijomaa, V.-M. 1982: Pyhäselän (PK) siikakannoista ja niiden kehityksestä. Pro gradu-tutkielma. Biologian laitos. Joensuun korkeakoulu. 41 s. Joensuu.
- Kaijomaa, V.-M., Kokko, H., Mäkinen, K. & Kokko, T. 1984: Pohjois-Karjalan alueellinen kalataloussuunnittelu. Osa II. Saalisvarat. – Joensuun yliopisto. Karjalan tutkimuslaitoksen julkaisuja 65: 1-63.
- Kallio-Nyberg, I. & Koljonen, M.-L. 1988: A stock registry for Finnish whitefish. – *Finnish fisheries research* 9: 49-60.
- Kaukoranta, M., Koljonen, M.-L., Koskiniemi, J. & Pennanen, J. T. 1998: Kala-atlas. Kalatutkimuksia 150. Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitos. Helsinki.
- Koli, L. 1990: Suomen kalat. – 357 s. WSOY. Porvoo.
- Korhonen, P. & Turunen, T. 1991: Siian ravinto ja kasvu Höytiäisessä. Joensuun yliopisto. Karjalan tutkimuslaitoksen monisteita 11/1991.
- Lappalainen, A. 1988: Höytiäisen ammatillinen kalastus. Pro gradu-tutkielma. Etnologian laitos. Jyväskylän yliopisto. 203 s. Jyväskylä.
- Lehtonen, H. 2003: Iso kalakirja: ahvenesta vimpaan. – 280 s. WSOY. Helsinki.
- Lundsgaard-Hansen, B., Matthews, B., Vonlanthen, P., Taverna, A. & Seehausen, O. 2013: Adaptive plasticity and genetic divergence in feeding efficiency during parallel adaptive radiation of whitefish (*Coregonus* spp.). *Journal of Evolutionary Biology* 26: 483-498.
- Makkonen, J., Westman, K., Pursiainen, M., Heinimaa, P., Eskelinen, U., Pasanen, P. & Kumm, P. 2000: Viljelykantarekisteri: Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitoksen kalanviljelylaitoksissa ja maitipankissa säilytyksessä olevat kalalajit ja -kannat. – Kala- ja riistareportteja 200. 48 s. Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitos. Helsinki.



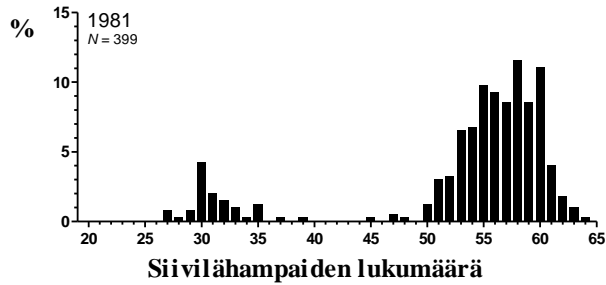
- Østbye, K., Bernatchez, L., Næsje, T.F., Himberg, K.-J.M. & Hindar, K. 2005: Evolutionary history of the European whitefish *Coregonus lavaretus* (L.) species complex as inferred from mtDNA phylogeography and gillraker numbers. – *Molecular Ecology* 14: 4371-4387.
- Paavilainen, K. 1983: Koitajoen ja Jäsytjärven vesistöjen kalataloudellinen selvitys 1980-82. Oy Keskuslaboratorio.
- Peck, M.A., Buckley, L.J. & Bengtson, D.A. 2006: Effects of temperature and body size on the swimming speed of larval and juvenile Atlantic cod (*Gadus morhua*): implications for individual based modelling. – *Environmental Biology of Fishes* 75: 419-429.
- Pikkarainen, P. 1972: Tulokset Höytiäisen alueella suoritetuista kalastustiedusteluista sekä ehdotukset kalakantojen hoidon ja kalastustoiminnan järjestämiseksi. – Pohjois-Karjalan maatalouskeskus. Joensuu.
- Pritchard, J.K., Stephens, M. & Donnelly, P. 2000: Inference of Population Structure Using Multilocus Genotype Data. – *Genetics* 155: 945-959.
- Raitaniemi, J., Malinen, T., Nyberg K. & Rask, M. 1999: The growth of whitefish in relation to water quality and fish species composition. – *Journal of Fish Biology* 54: 741-756.
- Ranta, E., Rita, H. & Kouki, J. 1991: Biometria: tilastotiedettä ekologeille. - 569 s. Gaudeamus. Helsinki.
- Rassi, P., Hyvärinen, E., Juslén, A. & Mannerkoski, I. (toim.), Suomen lajien uhanalaisuus – Punainen kirja 2010: 336-343. Ympäristöministeriö & Suomen ympäristökeskus. Helsinki.
- Rhymer, J.M. and Simberloff, D. 1996: Extinction by hybridization and introgression. – *Annual Review of Ecology and Systematic* 27: 83-109.
- RKTL 2012: Ammattikalastus sisävesillä 2010. – 30 s. Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitos. Helsinki.
- RKTL 2015: Kokonaiskalansaalis 2013. – Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitos. Helsinki.
- Seehausen, O., Takimoto, G., Roy, D. & Jokela, J. 2007: Speciation reversal and biodiversity dynamics with hybridization in changing environments. – *Molecular Ecology* 17: 30-44.
- Shumway, R. H. & Stoffer, D. S. 2011: Time Series Analysis and Its Applications With R Examples, 3rd edition. – 171 s. Springer Science+Business Media. New York.
- Smith, G.R. 1992: Introgression in fishes – significance for paleontology, cladistics, and evolutionary rates. – *Systematic Biology* 41 (1): 41-57.
- Svärdson, G. 1965: The coregonid problem. VII. The isolation mechanisms in sympatric species. Report of the institute of Freshwater Research, Drottningholm 46: 95-123.
- Svärdson, G. 1979: Speciation of Scandinavian Coregonus. – Report of the institute of Freshwater Research, Drottningholm 57: 1-95.
- Säisä, M., Rönn, J., Aho, T., Björklund, M., Pasanen, P. & Koljonen, M.-L. 2008: Genetic differentiation among European whitefish ecotypes based on microsatellite data. – *Heredity* 145: 69-83.
- Tarvainen, A., Verta, O.-M., Marttunen, M., Nykänen, J., Korhonen, T., Pönkkä, H. & Höytämö, J. 2006: Koitereen säännöstelyn vaikutukset ja kehittämismahdollisuudet. – Suomen ympäristökeskus. Suomen ympäristö 37.
- Tautz, D. & Renz, M. 1984: Simple sequences are ubiquitous repetitive components of eukaryotic genomes. – *Nucleic Acids Research* 12: 4127-4138.
- Todd, T.N. 1998: Environmental modification of gillraker number in coregonide fishes. – *Archiv Für Hydrobiologie Special Issues Advances in Limnology* 50: 305-315.
- Turunen, T. 1991: Koitereen siikaistutusten tuloksellisuus. – Joensuun yliopisto. Karjalan tutkimuslaitoksen monisteita 4/1991.
- Turun Yliopisto. – Opetusmateriaali.  
[http://users.utu.fi/esalehi/ETM/ETM2003\\_muunnokset\\_ja\\_outliers.htm](http://users.utu.fi/esalehi/ETM/ETM2003_muunnokset_ja_outliers.htm). 12.3.2015.

- Urho, L., Pennanen, J.T. & Koljonen, M.L. 2010: Kalat. – Teoksessa: Rassi, P., Hyvärinen, E., Juslén, A. & Mannerkoski, I. (toim.), Suomen lajien uhanalaisuus – Punainen kirja 2010: 336-343. Ympäristöministeriö & Suomen ympäristökeskus. Helsinki.
- Valkeajärvi, P. 1987: On the species and growth of whitefish (*Coregonus lavaretus* L.s.l.) in Päijänne. - Biol. Res. Rep. Univ. Jyväskylä 10: 133-145.
- Vonlanthen, P., Bittner, D., Hudson, A. G., Young, K. A., Müller, R., Lundsgaard-Hansen, B., Roy, D., Di Piazza, S., Largiader, C. R. & Seehausen, O. 2012: Eutrophication causes speciation reversal in whitefish adaptive radiations. – Nature 482: 357-262.

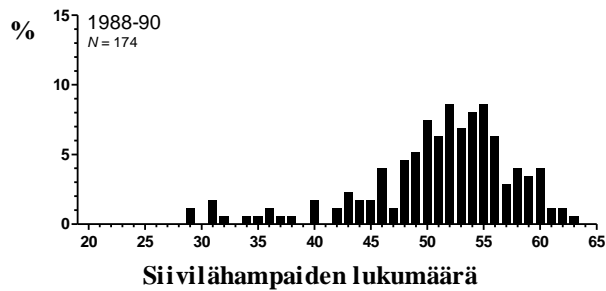
## LIITTEET

Liite 1. Koitereen ja Koitajoen siikojen siivilähämöslukumäärät.

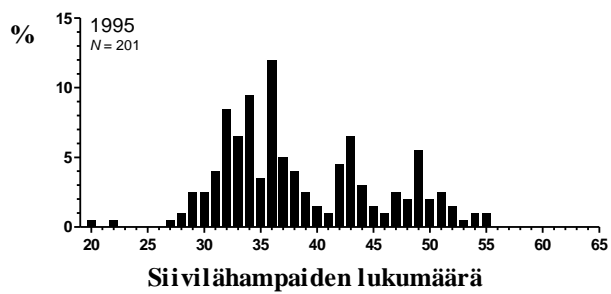
### Koitere ja Koitajoki, syksy 1981 (Paavilainen 1983)



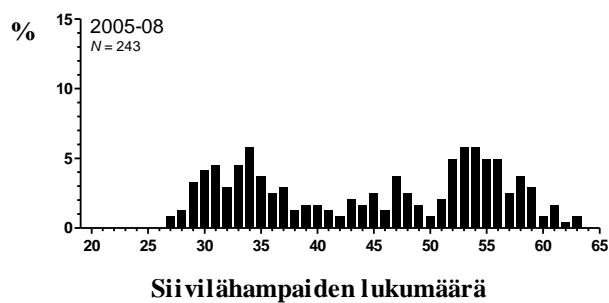
### Koitere 1988-1990 (Turunen 1991)



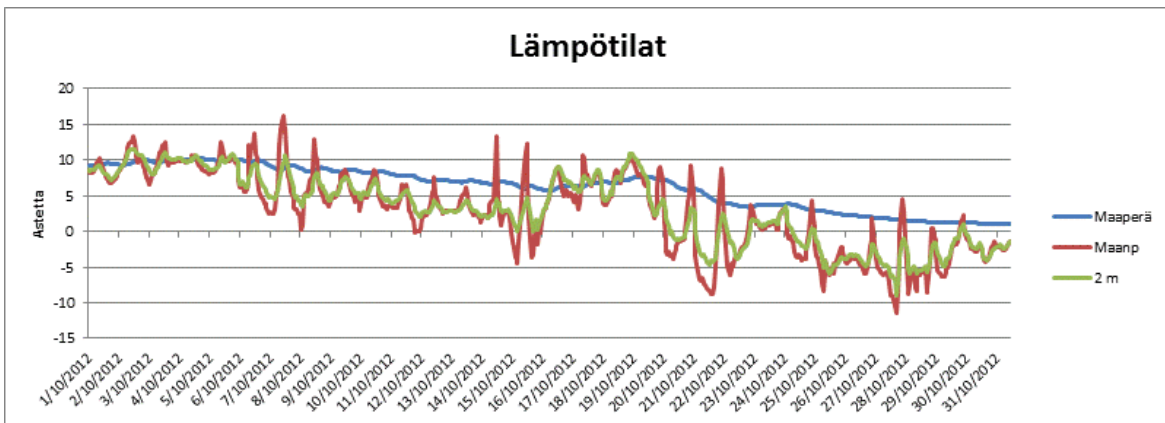
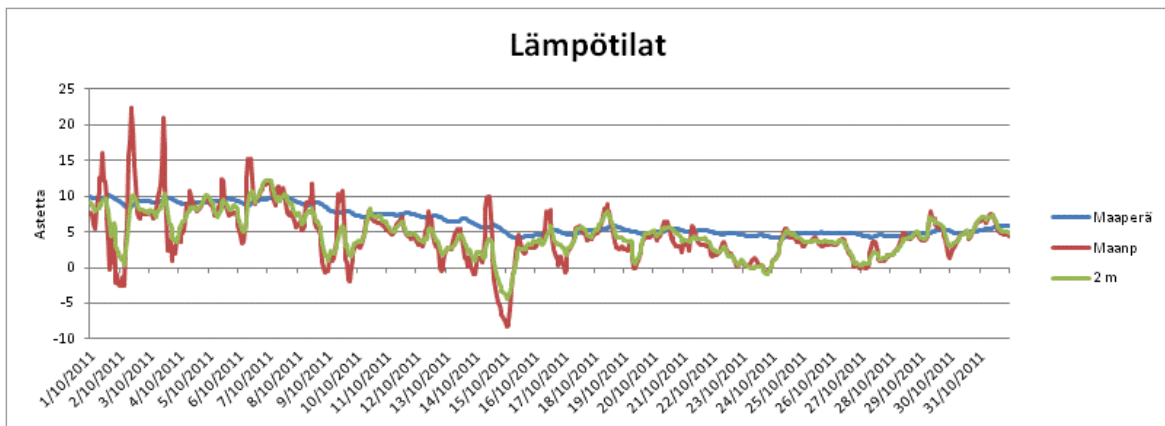
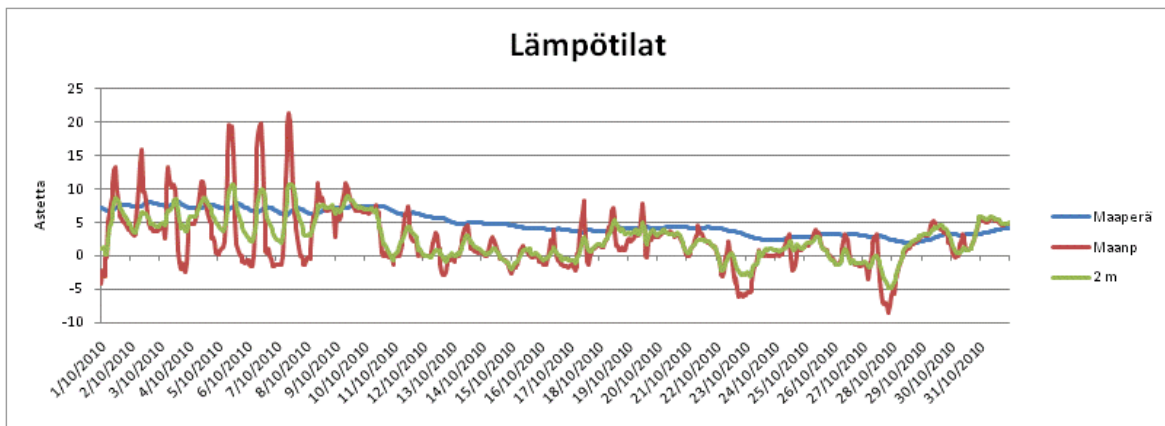
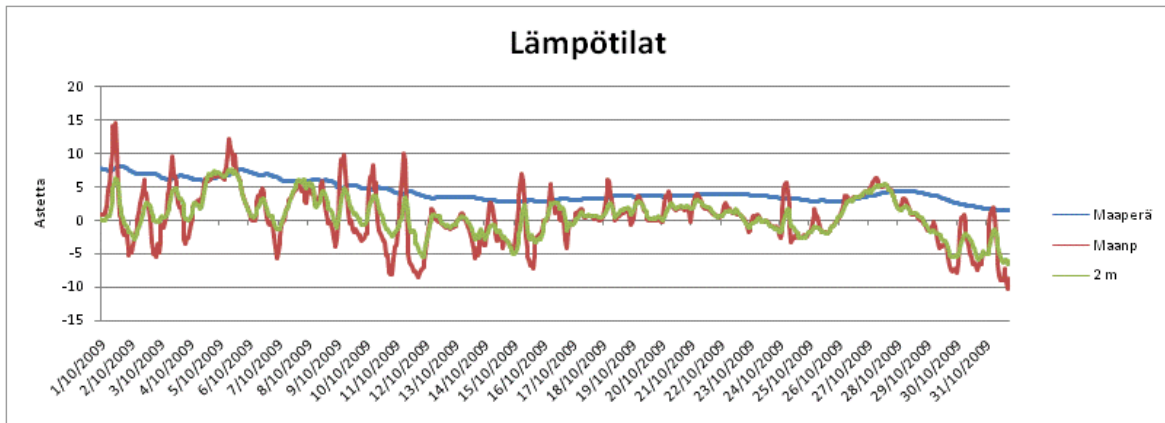
### Koitere 1995 (Hattunen & Korhonen 1999)



### Koitere 2005-2008 (Huuskonen, julkaisematon aineisto)



Liite 2 Vuosien 2009-2012 maanpinnan ja maaperän lämpötilat Ilomantsissa.



Liite 3

Koitereen ja Koitajoen kalastusalueiden alueelle tehdyt siikaistutukset (Haakana 2012). Läh-  
teet: Paavilainen 1983, vuodet 1976–1982; Pohjois-Karjalan ELY-keskuksen istutusrekisteri,  
vuodet 1989–2009. Vuosien 1989–2000 luvut sisältävät myös pienvesiin tehdyt istutukset.

vuosi	Koitere	Koitajoki	vuosi	Koitere	Koitajoki
1976	0	6500	1993	25375	61200
1977	870	11100	1994	28945	80250
1978		27000	1995	34738	37100
1979	0	36100	1996	11948	26000
1980	31250	49400	1997	9014	23400
1981	17900	39000	1998	18200	40550
1982	102500		1999	16800	35440
1983	126000		2000	13379	38636
1984			2001	10500	32330
1985			2002	20240	81382
1986			2003	18590	28720
1987			2004	17875	80663
1988			2005	26719	88169
1989	118091	65449	2006	17080	36168
1990	126200	89380	2007	16369	46940
1991	140501	76775	2008	11960	20295
1992	78267	98556	2009	13650	17740