

Itämeren lohen levinneisyshistoria

Marja-Liisa Koljonen



RIISTA - JA KALATALOUS — SELVITYKSIÄ

15/2008

RIISTA- JA KALATALOUS

S E L V I T Y K S I Ä

1 5 / 2 0 0 8

Itämeren lohen levinneisyshistoria

Marja-Liisa Koljonen



Julkaisija:
Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitos
Helsinki 2008

Kannen kuva: Antti Koli

Julkaisujen myynti:
www.rktl.fi/julkaisut
www.juvenes.fi/verkkokauppa

Pdf-julkaisu verkossa:
www.rktl.fi/julkaisut

ISBN 978-951-776-647-0 (painettu)
ISBN 978-951-776-648-7 (verkkojulkaisu)

ISSN 1796-8887 (painettu)
ISSN 1796-8895 (verkkojulkaisu)

Painopaikka: Tampereen Yliopistopaino Oy – Juvenes Print

Sisällys

Tiivistelmä	4
Sammandrag	5
Abstract	6
1. Jääkausien vaikutus lajien perinnölliseen rakenteeseen.....	7
2. Perinnöllinen rakenne	8
2.1. Perinnölliset erot jakautuvat usealle tasolle.....	8
2.2. Lohikantojen väliset perinnölliset etäisyydet.....	8
2.3. Lohikantojen perinnöllisen monimuotoisuuden tasot.....	10
3. Leviämishistoria	12
3.1. Mahdolliset levinneisyysreitit	12
3.2. Itäinen linja	12
3.3. Pohjoinen linja.....	14
3.4. Eteläinen linja.....	14
3.5. Linjojen väliset perinnölliset sopeutumiserot.....	15
Viitteet.....	16

Tiivistelmä

Perinnöllisten erojen perusteella Itämeren lohikannat ryhmittyvät kolmeen ryhmään: itäiseen (lohikannat Venäjältä, Virosta, Latviasta), eteläiseen (lohikannat Etelä-Ruotsista) ja pohjoiseen (lohikannat Pohjois-Ruotsista ja Suomesta). Tämä kolmijako vastaa teoriaa kolmesta Itämeren jokia asuttaneesta kehityslinjasta. Itäiset kannat ovat perinnöllisesti samankaltaisia Laatokan ja Äänisen järvilohien kanssa ja ne ovat todennäköisesti peräisin itäisistä jääkauden aikaisista jääjärvistä. Niiden nykyinen levinneisyysalue vastaa Itämeren historiassa varhaisista, Baltian jääjärvivaiheen aikaan jäästä vapaana ollutta vyöhykettä (Jääjärvi-linja). Samoin eteläinen kehityslinja on saapunut Itämeren alueelle ilmeisesti varhain mutta todennäköisesti eteläisiltä refugio-alueilta. Pohjanlahden alueen lohikantojen (Pohjoinen kehityslinja) levinneisyysalue puolestaan vastaa aluetta, joka paljastui jään alta myöhemmin vasta Yoldiameren aikaan. Samaan aikaan meriyhteys Keski-Ruotsin poikki oli auki ja Atlantin alueen lohikantojen leviäminen Itämeren alueelle lännestä oli mahdollista (Atlanttinen linja). Saimaan järvilohi muistuttaa enemmän läntisen kuin itäisen kehityslinjan lohia. Itämeren lohen perinnöllinen rakenne on myös jakautunut useille erilaistumisen tasoille, eli eri kehityslinjoihin, eri merialueiden lohikantoihin, eri jokien lohikantoihin ja jokihaarojen populaatioihin. Tämän vuoksi lohen geneettinen rakenne on voimakkaasti hierarkkinen. Huomattava osa perinnöllisestä monimuotoisuudesta ilmenee erilaisuutena kolmen eri kehityslinjan välillä ja eri merialueiden lohikantojen välillä.

Asiasanat: lohi, perinnöllisyys, erilaistuminen, kehityslinjat

Koljonen, M.-L. 2008. Itämeren lohen levinneisyshistoria. *Riista- ja kalatalous – Selvityksiä* 15/2008. 16 s.

Sammandrag

På basen av genetiska skillnader indelas Östersjöns laxstammar i tre grupper: en östlig (Rysslands, Estlands och Lettlands laxstammar), en sydlig (södra Sveriges laxstammar) och en nordlig (norra Sveriges och Finlands laxstammar). Denna tredelning motsvarar teorin om att Östersjöns älvar koloniserats enligt tre utvecklingslinjer. De östra stammarna liknar genetiskt insjöloxen i Ladoga och Äänisjärvi och de härstammar sannolikt från de östliga istida issjöarna. Deras nuvarande utbredningsområde motsvarar den isfria zonen under Baltiska issjöns period i ett tidigt skede av Östersjöns historia (Issjölinjen). Också den södra utvecklingslinjen har uppenbarligen kommit till Östersjöområdet tidigt men sannolikt från sydliga refugeområden. Utbredningsområdet för Bottniska vikens laxstammar (den Nordliga utvecklingslinjen) motsvarar å sin sida ett område, som befriades från sitt istäcke först senare, under tiden för Yoldiahavet. Under samma tid var förbindelsen till havet öppen tvärs över Mellansverige och det var möjligt för laxstammar från Atlanten att sprida sig från väster till Östersjöområdet (den Atlantiska linjen). Insjöloxen i Saimen påminner i högre grad om laxar från den västra än den östra utvecklingslinjen. Den genetiska diversiteten hos Östersjöns lax är dessutom uppdelad i ett flertal differentierade nivåer liksom i olika utvecklingslinjer, i olika laxstammar i olika havsområden och älvar och i olika populationer i bifloderna. Laxens genetiska struktur är därför starkt hierarkisk. En betydande del av den genetiska mångfalden avspeglas i olikheter mellan de tre utvecklingslinjerna och mellan laxstammar i olika havsområden.

Faktaord: lax, ärftlighet, differentiering, utvecklingslinjer

Koljonen, M.-L. 2008. Östersjöloxens utbredningshistoria. *Riista- ja kalatalous – Selvityksiä* 15/2008. 16 s.

Abstract

The genetic structure and phylogeography of Atlantic salmon (*Salmo salar*) across the Baltic Sea basin and neighbouring areas (the Eastern Atlantic Ocean, North Sea, Barents Sea, White Sea and two large Russian lakes, Onega and Ladoga) were studied to resolve the history of the species' postglacial colonisation. Thirty-eight populations (a total of 2,180 individuals) were studied for nine DNA microsatellite loci. Within the Baltic Sea the anadromous populations formed three clear groups, corresponding to the northern (Gulf of Bothnia), eastern (Gulf of Finland and Eastern Baltic Main Basin) and southern regions (Western Baltic Main Basin). The genetic differences among these three groups were clearly greater (GGB 5.6%) than those among population groups in the Eastern Atlantic Ocean (GGB 2.2%), which extends from Ireland to the White Sea. The results strongly indicate colonisation of the Baltic Sea by at least three glacial lineages. Potential refugium areas for each lineage are proposed.

Keywords: genetics structure, phylogeography, Atlantic salmon, colonisation

Koljonen M.-L. 2008. Postglacial colonisation of Atlantic salmon in the Baltic Sea area. *Riista- ja kalatalous – Selvityksiä* 15/2008. 16 p.

1. Jääkausien vaikutus lajien perinnölliseen rakenteeseen

Lohen, kuten muidenkin lajien, leviämishistoria Fennoskandian alueella on väistämättä yhteydessä jääkausiin historiaan. Toistuvat jääkaudet ovat muovanneet elinolosuhteita ja rajanneet voimakkaasti alueita, joilla lohen elämä ja lisääntyminen on ollut mahdollista. Kylminä kausina kasvavat jäätiköt ovat työntäneet edellään elämistään kohti etelää ja usein hajottaneet yhtenäiset levinneisyysalueet pienemmiksi refugio-alueiksi, joissa lajit ovat säilyneet elossa ja turvassa kylmimpien kausien yli. Ne ovat silloin usein pilkkoutuneet toisistaan eristyneiksi kehityslinjoiksi, jotka ovat jatkaneet omaa evoluutiotaan itsenäisesti pitkiäkin ajanjaksoja. Myöhemmin jään sulamisen jälkeen erilliset linjat ovat levittäytyneet takaisin alkuperäisille asuinsijoilleen ja siten uudelleen yhteyteen aiemmin eronneiden kehityslinjojen kanssa. Tämä ajoittainen erillään olo on aiheuttanut eriasteista perinnöllistä erilaistumista, joka on edelleen havaittavissa nykyisen lajin perinnöllisessä rakenteessa. Historialtaan eri-ikäisiä esiintymisalueiden ryhmittymiä ja populaatioiden samankaltaisuuksia voidaan havaita. Ne johtuvat alueiden maantieteellisestä historiasta, mahdollisista refugio-alueista ja aiemmista vesistö- tai mannyhteyksistä. Todennäköisimmät leviämisreitit kullekin lajille ja kehityslinjalle voidaan näin selvittää. Nämä evoluutionsa aikana erillisen historian kokeneet kehityslinjat ovat osa lajin perinnöllistä rakennetta. Niiden välinen erilaistuminen muodostaakin usein huomattavan osan lajin sisäisestä perinnöllisestä monimuotoisuudesta ja on siten lajin diversiteetin suojelun kannalta olennainen seikka.

Perinnöllisten erojen perusteella voidaan konstruoida lajin perinnöllinen rakenne. Se kuvaa lajin sisäisten geneettisten yksikköjen ryhmittymistä keskinäisten sukulaisuusasteidensa perusteella eli ryhmien perinnöllisiä etäisyyksiä toisistaan. Yhdistämällä nämä tiedot geologisen tietoon voidaan rakentaa todennäköisimmät levinneisyysreitit ja arvioida erillisten kehityslinjojen iäkiä, sekä olosuhteita, joihin ne todennäköisesti ovat aiemmassa historiassaan sopeutuneet. Seuraavassa esitetään Fennoskandian alueen lohikantojen ryhmittyminen kehityslinjoihin, näiden linjojen suhde eurooppalaiseen loheen ja Pohjois-Euroopan alueen lohikantojen todennäköisimmät leviämisreitit.

2. Perinnöllinen rakenne

2.1 Perinnölliset erot jakautuvat usealle tasolle

Lajin perinnöllisen rakenteen tunteminen on tärkeää geneettisen diversiteetin säilyttämisen kannalta, sillä lajin perinnöllinen monimuotoisuus on jakautunut lajin perinnöllisen rakenteen mukaisesti eri yksikköjen (esim. populaatioiden) väliseen ja niiden sisältämään perinnölliseen monimuotoisuuteen. Lajien suojelussa on tavoitteena pitää huolta sekä populaatioiden sisäisen että populaatioiden välisen muuntelun säilymisestä tulevaisuuden evoluution turvaamiseksi. Kun tunnetaan lajin perinnöllinen rakenne, voidaan laatia tehokkaampia suojeluohjelmia. Tämä pätee erityisesti voimakkaasti manipuloiduille lajeille, joiden lisääntymiseen ihminen vaikuttaa, ja lajeille, joiden hoidossa joudutaan punnitsemaan eri alueiden tai esiintymien keskinäistä suojeluarvoa.

Evoluutiivisen kapasiteetin suojelun kannalta on olennaista tuntea myös monimuotoisuuden syntyyn ja muutoksiin vaikuttaneet seikat. Sattuman aiheuttama monimuotoisuus ei ole suojeluarvoltaan yhtä tärkeää kuin diversiteetti, jonka voidaan olettaa syntyneen luonnonvalinnan kautta. Vaikka molekyyli-tuntemerkit ovat useimmiten luonnonvalinnan kannalta neutraaleja, niiden avulla voidaan jäljittää populaatioiden historiaa, joka on ollut osaltaan vaikuttamassa myös sopeutumiseen liittyvien ominaisuuksien muotoutumiseen. Lisäksi oletetaan, että mikäli perinnöllinen erilaistuminen on ollut mahdollista neutraaleissa ominaisuuksissa, se on hyvinkin todennäköistä luonnonvalinnan kannalta merkityksellisissä ominaisuuksissa. Useissa tutkimuksissa onkin havaittu kvantitatiivisten perinnöllisten ominaisuuksien eroavan populaatioiden välillä suhteellisesti selvästi enemmän kuin neutraalien merkkigeenien.

Suurin osa populaatioiden perinnöllisestä monimuotoisuudesta on aina populaatioiden sisäinen eli yksilöiden välinen muuntelu. Sen säilyminen on yleensä suoraan yhteydessä populaatiokokoihin: mitä pienempi populaatio, sitä vähemmän erilaisia geenimuotoja ja geenimuotoyhdistelmiä säilyy sukupolvesta toiseen. Populaatioiden välinen perinnöllinen erilaistuminen on sen sijaan seurausta sekä eri ympäristöjen erilaisesta luonnonvalinnasta että pieneen populaatiokokoon liittyvästä sattumasta. Näiden lisäksi erilaistumiseen voivat vaikuttaa populaatioiden leviämishistoria, populaatioiden välisen geenivirran määrä, eli eristyneisyysaste, sekä ihmisen toiminta. Kaikki nämä seikat ovat vaikuttaneet myös Fennoskandian alueen lohen nykyiseen perinnölliseen rakenteeseen.

Lajin perinnöllistä rakennetta voidaan tutkia hyvin monenlaisilla menetelmillä, mutta suosituimpia nykyisin ovat erilaiset molekyyli-tuntemerkit, perinnölliset merkkigeenit, joko itse lajin DNA:ssa tai sen solujen mitokondrioissa. Itämeren alueen lohikantojen perinnöllisestä rakenteesta on tehty proteiini- (Koljonen ym. 1999), mitokondrion DNA- (Nilsson ym. 2001) ja tuman DNA-tuntemerkeihin perustuvaa tutkimusta (Säisä ym. 2005). Näissä kaikissa tutkimuksissa tulos populaatorakenteesta on hyvin samantyyppinen.

2.2. Lohikantojen väliset perinnölliset etäisyydet

Maailmanlaajuisesti lohi voidaan jakaa kahteen hyvin erilliseen kehityslinjaan: eurooppalaiseen ja pohjoisamerikkalaiseen. Niiden välinen perinnöllinen ero lähestyy jo lajitason eroa (Koljonen ym. 2002). Euroopan puoleinen lohi jakautuu sitten edelleen selvästi kahteen ryh-

Atlantin alueen Euroopan puoleisten lohikantojenkin on havaittu ryhmittyvän edelleen, ja ainakin Brittein saarten ja Barentsinmeren lohi eroavat jossain määrin toisistaan. Myös Vietnamin lohi muodostaa selvästi oman haaransa sukupuussa (kuva 1). Näiden Atlantin alueen lohikantojen erot ovat kuitenkin suhteellisen pieniä verrattuna Itämeren alueen lohikantaryhmien välisiin eroihin. Tutkimuksessa, jossa mantereiden välisten lohikantojen välinen perinnöllinen etäisyys oli 0,64, Itämeren alueen lohikantojen ja Euroopan atlanttisten lohikantojen välinen ero oli tästä noin puolet (0,34). Itämeren itäisen ja läntisen linjan välinen ero oli lähes sama (0,27).

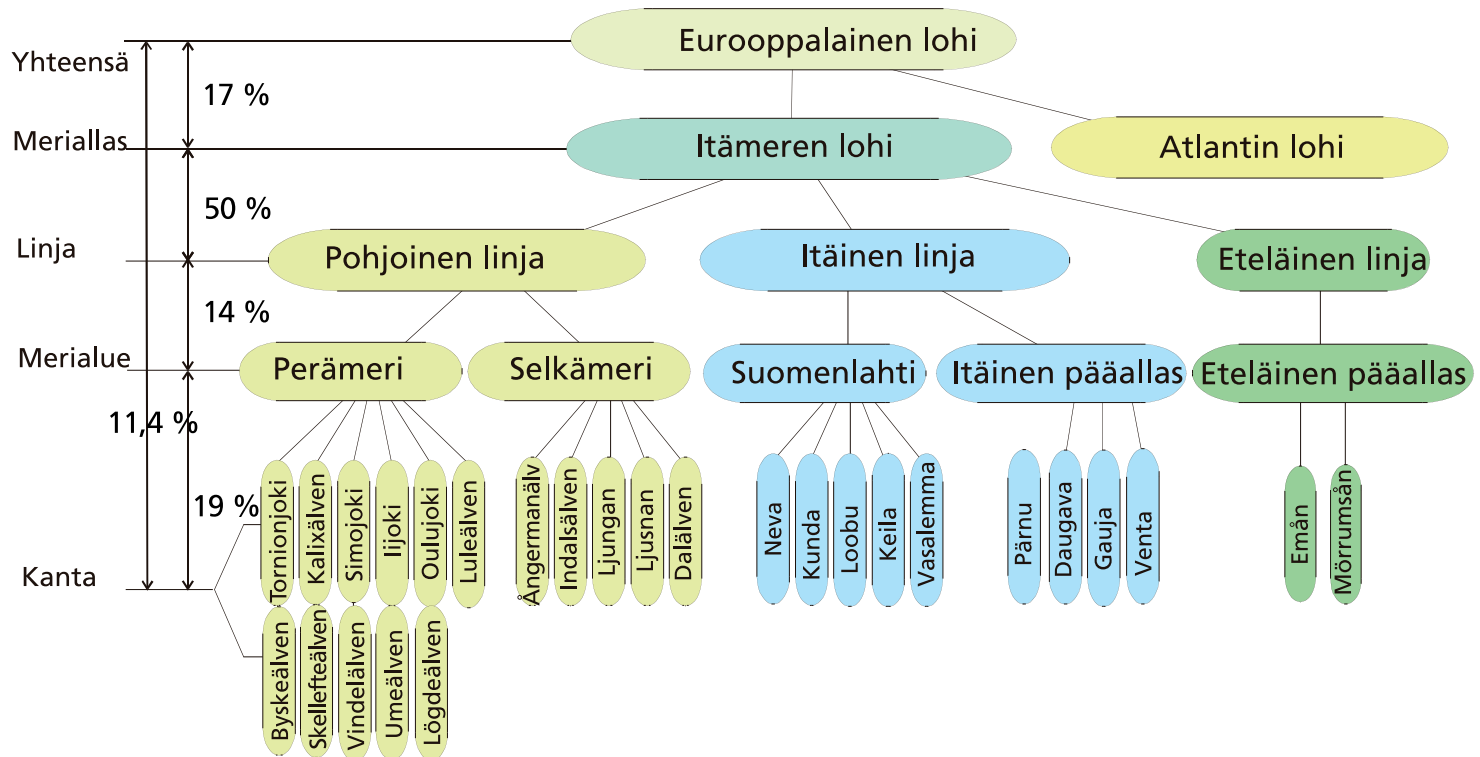
Itämeren sisällä lohikannat jakautuvat selvästi kolmeen hyvin erilliseen linjaan, jotka edustavat maantieteellisesti eri alueita: pohjoista, itää ja etelää. Pohjoiseen linjaan kuuluvat kaikki lohikannat Perämeren ja Selkämeren alueelta. Tämän linjan lohikannat ovat keskenään varsin samankaltaisia ja vain lievä ero on havaittavissa näiden kahden eri merialueen kantojen välillä. Tähän pohjoiseen linjaan kuuluu myös Saimaan alueen järvilohi (ei näy kuvassa 1). Itäinen linja jakautuu selvästi ainakin kahteen ryhmään, joista toiseen kuuluvat Venäjän alueen järvilohet Äänisestä ja Laatokasta ja toiseen Suomenlahteen laskevien jokien kannat (mm. Keila, Kunda), Itäiselle Itämeren Pääaltaalle laskevien jokien lohikannat (Daugava, Gauja ja Venta) ja Pärnunlahteen laskevan Pärnujoen lohi. Nevan lohi muodostaa oman suhteellisen voimakkaasti muista Suomenlahden lohikannoista poikkeavan haaransa, joka muistuttaa jonkin verran enemmän järvilohia. Kolmanteen Itämeressä esiintyvään linjaan kuuluvat toistaiseksi tutkituista lohikannoista vain ruotsalaiset Emån ja Mörrumsån lohet. Tämä linja eroaa kuitenkin selvästi sekä itäisestä että pohjoisesta linjasta.

2.3. Lohikantojen perinnöllisen monimuotoisuuden tasot

Eurooppalaisen lohen perinnöllistä erilaistumista voidaan tarkastella rakennekaaviona, jossa eri kantaryhmien hierarkkinen rakenne ja niiden välisten erojen suhteelliset osuudet ovat nähtävissä (kuva 2). Itämeren lohella ja Atlantin lohella on kummallakin omat alaryhmänsä. Suomalaiset Tenon ja Näätämon lohijoet kuuluvat atlanttiseen, Barentsinmeren ryhmään. Itämeren alueella ryhmien välinen erilaistuminen on kuitenkin huomattavasti voimakkaampaa kuin Atlantin alueella, missä noin 19 % kantojen välisestä diversiteetistä oli seurausta merialueiden välisistä eroista. Vastaava luku Itämeren alueella oli 64 %, josta 50 % on peräisin linjojen välisestä ja 14 % merialueiden välisistä eroista. Pohjoisen, itäisen ja eteläisen linjan välinen ero muodostaa siten puolet koko Itämeren lohikantojen välisestä diversiteetistä. Edelleen voidaan havaita lievempää erilaistumista merialueiden välillä ja samoin vielä pohjoisen ja itäisen linjan sisällä. Erilaistumishierarkiaan sisältyvä osuus geneettisestä monimuotoisuudesta jää huomiotta, mikäli suojelustrategioissa keskitytään vain yksittäisten lohikantojen suojeluun.

Eri jokien lohikantojen väliset perinnölliset erot merkkigeeniominaisuuksissa ovat yleensä selvät mutta eivät aina kovin suuret. Mikäli jokien elinympäristöt ovat lohen kannalta erilaiset, ympäristön aiheuttamat valintapaineet vaikuttavat sopeutumiseen liittyviin perinnöllisiin ominaisuuksiin, kuten kasvunopeuteen ja sukukypsyyseen.

Perinnöllisen monimuotoisuuden määrä yksittäisten lohikantojen sisällä vaihteli myös jonkin verran. Atlantin lohikantojen keskimääräinen diversiteetti DNA:n mikrosatelliittiaineistoissa oli heterotsygotia-asteella mitattuna 0,8, ja Itämeren lohikannoilla noin 10 % vähemmän eli 0,69–0,73 Itämeren eri linjoilla.



Kuva 2. Itämeren alueen mereen vaeltavien lohikantojen perinnöllisen erilaistumisen aste hierarkkisen rakennekaaviona.

3. Levinneisyshistoria

3.1. Mahdolliset levinneisyysreitit

Lohi on leviämishistorialtaan erikoinen kalalaji, sillä se ei noudata selvästi merilajien eikä makeanveden lajien leviämisreittejä. Tämän vuoksi lohien leviämisreitit poikkeavat monien muiden lajien reiteistä. Lohelle molemmat elinympäristöt tarjoavat leviämismahdollisuuden. Vaikka lisääntyminen vaatiikin makeaa vettä, vaellukset merialueilla ovat mahdollistaneet populaatioiden tehokkaan siirtymisen jokialueelta toiselle. Lohta on varsin todennäköisesti ollut Itämeren alueella jo ennen viime jääkautta eli noin 30 000 vuotta sitten. Jäätikön edetessä pohjoisesta lohi joutui väistymään etelään ja itään laskeviin vesistöihin. Näistä suunnista se on myöhemmin voinut myös palata. Lisäksi lohi on voinut levittäytyä Itämereen lännestä, kun se jään vetäytyttyä palasi ja levittäytyi takaisin pohjoisille vesille Atlantin rannikkoa pitkin.

Mahdollisia leviämissuuntia on ollut siten ainakin kolme ja kaikista näistä suunnista ovat olleet vaellusreitit avoinna takaisinpäin (kuva 3). Idän muinaisista jääjärvistä oli yhteys vesireittejä pitkin nykyisen Itämeren alueelle jo Baltian jääjärven aikaan yli 12 000 vuotta sitten. Myös Baltian jääjärven eteläpuolisilta makeanveden altailta, jotka olivat Euroopan suurten jokien alueilla, oli yhteys silloiseen jääjärveen. Läntinen leviämisreitti Itämerelle on ollut auki Yoldiameren aikaan, kun meriyhteys Ruotsin poikki aukesi väliaikaisesti noin 11 500–10 200 vuotta sitten.

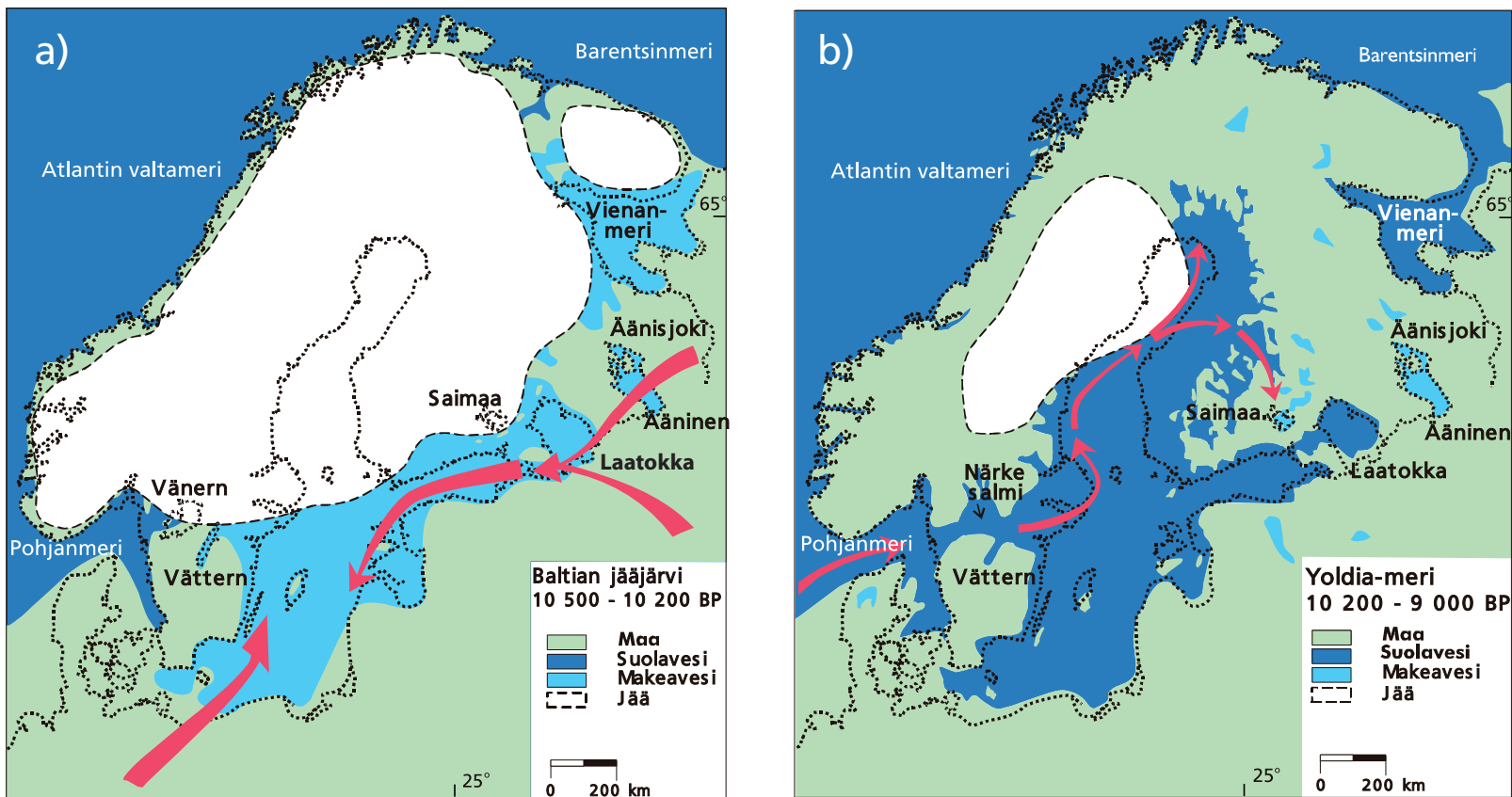
Myös geneettisten erojen perusteella tehty ryhmittely jakaa Itämeren alueen lohikannat selvästi kolmeen ryhmään: pohjoiseen, itäiseen ja eteläiseen. Nämä kaikki kolme ryhmää ovatkin hyvin todennäköisesti levittäytyneet kolmesta eri suunnasta ja eri aikoihin nykyisen Itämeren alueelle.

3.2. Itäinen linja

Itäisen linjan mereen vaeltavat lohet Suomenlahden ja Pääaltaan itäosien jokivesistöissä ovat selvästi läheisempää sukua Laatokan ja Äänisen järvilohelle kuin muille Itämeren alueen lohille. Nämä lohikannat kuuluvatkin itäiseen leviämislinjaan. Tämän linjan lohikannat ovat hyvin todennäköisesti peräisin itäisistä refugiosta, joissa lohi säilyi jääkauden yli ja jäi sen jälkeen salpautuneena myös näihin suuriin järviin. Nykyinen itäisen linjan levinneisyys vastaakin sitä maantieteellistä vyöhykettä, joka oli vapaana jäädä jo noin 12 000 vuotta sitten Baltian jääjärven aikoihin (kuva 3). Näihin aikoihin Laatokka oli vielä osa Baltian jääjärveä, mikä selittää hyvin myös Laatokan ja Suomenlahden vaeltavien lohikantojen samankaltaisuuden. Sen sijaan Äänisjärvi oli kuroutunut jo ennen tätä vaihetta omaksi järvioltaakseen, joka laski Baltian jääjärveen Laatokan alueella.

Järvilohien esiintyminen Äänisjärvessä tukeekin selvästi käsitystä, että lohi onnistui elämään jääkauden yli itäisten vesistöjen alueella, sillä järvilohikantoja ei muodostu kutuvesien latvoille. Järvilohia esiintyy vain järvissä, jotka ovat kuroutuneet laajemmasta yhteydestä, yleensä merestä. Ääniseen järvilohi on todennäköisesti jäänyt muinaisissa itäisissä vesistöissä eläneestä lohesta.

Itäisen linjan sisälläkin järvilohien ja mereen vaeltavien lohien ryhmät eroavat perinnöllisesti jonkin verran toisistaan ja muodostavat omat haaransa sukupuussa. Tämä voi olla seu-



Kuva 3. Itämeren lohven oletetut leviämisreitit jääkauden jälkeen, a) idästä ja etelästä Baltian jäärvi-vaiheen aikana ja b) lännestä Ruotsin poikki Itämeren pohjoisosiin ja Saimaalle Yoldia-meren aikana.

rausta järvilohien eristyneestä asemasta jääkauden jälkeen. On myös mahdollista, että nykyinen itäinen linja koostuu useammasta erillisestä refugiosta peräisin olevista lohikannoista. Oletetun alkuperänsä mukaan Venäjän järvilohia ja Itämeren jokien itäisen linjan lohia voidaan kutsua jääjärvilinjan lohikannoiksi.

Mahdollisia refugio-alueita tälle itäiselle leviämislinjalle ovat olleet Volgan latvaosien järvet. Jäätikön ollessa suurimmillaan jään raja kulki suhteellisen lähellä Äänisjärveä, vain noin 80 km päässä järvestä. Äänisjärvi on ollut makeavesiallas viime jääkaudesta lähtien, eikä meriyhteyttä ole koskaan ollut Viananmeren ja Itämeren välillä. Äänisjärvi laski aikoinaan ensin etelään Volgan vesistöön ja sittemmin Laatokkaan. Se on laskenut nykyisinkin järviä yhdistävää Svir-jokea pitkin jo yli 10 000 vuotta. Sekä Äänisen, että Laatokan alue alkoivat sulaa jäästä jo noin 14 000 vuotta sitten.

3.3. Pohjoinen linja

Pohjoisen linjan kannat Pohjois-Ruotsissa ja Suomessa esiintyvät alueella, joka paljastui jään alta vasta selvästi Baltian jääjärvivaihetta myöhemmin. Yoldia-meren aikaan noin 11 500 vuotta sitten aukesi meriyhteys Keski-Ruotsin poikki, jolloin lohien leviäminen Atlantin puolelta kävi mahdolliseksi (kuva 3). Pohjoisten jokien kutualueet alkoivat vasta noihin aikoihin vapautua jäästä. Pohjoisen linjan lohikannat ovatkin sekä mitokondrio-DNA-tutkimusten (Nils-son ym. 2001) että proteiini- (Koljonen ym. 1999) ja DNA:n mikrosatelliittitutkimusten (Säisä ym. 2005) mukaan läheisempää sukua Norjassa, Skotlannissa ja Irlannissa eläville eurooppalaisille lohikannoille kuin Itämeren alueen muille lohille. Näin ollen tämän läntisen linjan todennäköisin saapumisreitti on Närke-salmi.

Läntisen linjan ja nykyisen Pohjanmeren alueen lohien erot voivat johtua useastakin seikasta. Nykyinen Pohjanmerellä elävä lohi voi olla osittain perinnöllisesti muuttunut siitä ajasta, jolloin lohi levittäytyi Itämeren puolelle. Toiseksi, todennäköisesti vain osa silloisestakin geenipoolista vaelsi Itämereen, mikä osaltaan saattaa selittää myös Itämeren lohien vähäisempää geneettistä monimuotoisuutta. Lisäksi Itämeren alueella lohi on Närke-salmen sulkeuduttua elänyt eristyksissä Atlantin lohesta ja näiden kantojen erillinen kehitys on ollut mahdollinen. Osittainen sekoittuminen Itämeren sisällä olevien muiden leviämislinjojen välillä voi mahdollisesti myös selittää eroa. Alkuperänsä perusteella Itämeren pohjoista lohilinjaa voidaan kutsua atlanttiseksi linjaksi Itämerellä. Närke-salmi on todennäköisesti ollut leviämisreitti myös monille muille Itämeren mereisille lajeille, kuten myös taimenelle ja hylkeille.

Saimaan alueen lohi on kaikkien merkkipöytäperusteella geneettisesti samankaltaisempi Itämeren atlanttisen kuin jääjärvilinjan lohikantoja kanssa. Saimaan vesistöalue onkin jään peräytymisen jälkeen ollut suoraan yhteydessä Pohjanlahteen. Saimaan vedet laskivat aluksi luoteeseen. Laskusuunta itään, Vuokseen ja Laatokkaan avautui vasta n. 5000 vuotta sitten maan kohottua tarpeeksi Suomenselällä.

3.4. Eteläinen linja

Ruotsin eteläosan lohikannat Emån ja Mörrumsån vesistöissä ovat erikoislaatuisia. Ne ovat keskenään erittäin samankaltaisia ja vaikuttavat välimuodolta itäisen ja läntisen linjan välillä. Toisaalta niiden perinnöllinen samankaltaisuus on suuri Viananmeren ja Barentsinmeren

lohikantojen kanssa. Ne muistuttavat selvästi itäistä jääjärvi linjaa varhemmasta kehityksestä kertovan mitokondrio-DNA:n perusteella. Ne muistuttavat kuitenkin atlanttista linjaa myöhemmistä evoluutiivisista muutoksista kertovien proteiini- ja DNA:n mikrosatelliitti ominaisuuksien perusteella, joten niiden alkuperä ei ratkea suoraan näillä tutkimuksilla. Lisäksi nämä eteläiset lohikannat eroavat erittäin selvästi myös pohjoisesta linjasta. Luultavasti tämä eteläinen linja on Itämeren alueella vanhempi kuin pohjoinen linja ja se on levittäytynyt jo Baltian jääjärven aikoihin jostain eteläisestä refugio-alueesta. Näitä on ollut ainakin nykyisten suurten jokien Elben, Vistulan, Odran ja Neumunaksen vesistöalueilla. Näiden eteläisten refugio-alueiden on oletettu olleen tärkeitä myös useiden makeanveden lajien kuten ahvenen, kivisimpun ja harjuksen leviämislle.

Myös Vienanmeren lohikantojen voimakas erilaistuminen atlanttisista kannoista viittaa erilliseen alkuperään. Itäisellä Barentsinmerellä ja Karamerellä tiedetäänkin olleen jäästä vapaita alueita, jotka ovat voineet toimia hyvin lohien kutujokina ja refugio-alueina, joista lohi jääkauden jälkeen on levinnyt takaisin ainakin Vienanmeren alueelle.

Eteläisen ja itäisen linjan mitokondrio DNA:n samankaltaisuus on todennäköisesti seurausta viime jääkautta edeltävältä kaudelta, jolloin Skandinavian vesillä eli mahdollisesti yhtenäisempi lohilinja. Tämä vanha, esi-jääkautinen tai esi-skandinavinainen tyyppi esiintyy siis ilmeisesti vielä myös Vienanmeressä. Nykyisen Itämeren piiristä kaikkiaan neljä ryhmää, eteläinen linja, itäiset vaeltavat lohikannat, itäiset järvilohet ja Vienanmeren lohi, näyttävät kuuluvan tähän Itämeren alueella vanhimpaan ryhmään. Sen sijaan atlanttiset lohikannat Norjan rannikolla, Barentsin merellä ja pohjoisella Itämerellä ovat myöhemmin Skandinavian vesille saapuneita lohia.

Suomen alueella Itämereen laskevien jokien lohikannat ovat siis alunperin kahdesta linjasta, idästä ja lännestä, levittäytyneitä. Nykyisin meillä ei enää kuitenkaan ole jäljellä kuin Itämeren atlanttista linjaa edustavat lohikannat Pohjanlahdella, sillä Suomenlahden alueella mahdollisesti olleet itäisen linjan edustajat ovat hävinneet. Saimaan järvilohi on atlanttisen linjan järvimuoto. Itäistä järvimuotoa meille saattaa nousta Laatokkaan laskevien vesien latvoille, mikäli vaellusesteet saadaan poistettua Hiitolanjoesta, jonne lohi yhä nousee. Jäämereen laskevissa joissamme, Tenossa ja Näätämissä, lohi on peräisin laajemmasta eurooppalaisesta, atlanttisesta linjasta.

3.5. Linjojen väliset perinnölliset sopeutumiserot

Esitetyn leviämishistorian mukaan itäinen jääjärvilinja ja eteläinen linja olisivat eläneet Itämeren alueella kauemmin kuin pohjoinen, atlanttinen linja. Jääjärvilinja olisi myös elänyt huomattavan pitkään pelkästään makeassa vedessä, ilmeisesti koko viimeisen jääkauden ajan, eli mahdollisesti kymmeniä tuhansia vuosia. Jääjärvilinjan lohet ovat siten todennäköisesti sopeutuneetkin makeaan veteen paremmin kuin Itämeren pohjoisosassa nykyisin elävät atlanttisen linjan lohikannat.

Itämeren lohella tunnetaan varmasti ainakin yksi perinnöllinen elinkykyyn liittyvä ominaisuus, jonka avulla se on sopeutunut makeaan veteen paremmin kuin Atlantiin laskevien jokien lohet. Itämeren lohella on geneettinen vastustuskyky lohiloista (*Gyrodactylus salaris*) vastaan. Tämä loinen esiintyy vain makeassa vedessä ja on jo tappanut useiden kymmenien jokien lohikannat Norjassa. Norjaan loinen levisi vahingossa sinne siirrettyjen Itämeren lohien

mukana. Itämeren lohelle loinen ei kuitenkaan aiheuta vahinkoa, sillä sen iho kykenee torjumaan loiset tehokkaasti.

Kaikkien kolmen linjan lohikannat ovat kehittyneet varsin itsenäisesti myös jääkauden jälkeen ja siten ne ovat edelleen tunnistettavissa nykyisessä Itämeressä. Lohikantojen varsin vahva kotijokiuskollisuus on turvannut erilaistumisen kannalta riittävän itsenäisen elämän, huolimatta niiden yhteisestä syönnösalueesta Itämeren pääaltaalla. Näiden kolmen linjan säilyminen tulisi turvata myös tulevaisuuden Itämeressä. Nykyisten poikastuotantoalueiden perusteella arvioituna itäinen ja eteläinen linja ovat selvästi uhatumpia kuin pohjoinen linja.

Viitteet

- Koljonen, M.-L., Jansson, H., Paaver, T., Vasin, O. & Koskiniemi, J. 1999. Phylogeographic lineages and differentiation pattern of Atlantic salmon in the Baltic Sea with management implications. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 56: 1766–1780.
- Koljonen, M.-L., Tähtinen, J., Säisä, M. & Koskiniemi, J. 2002. Maintenance of genetic diversity of Atlantic salmon (*Salmo salar*) by captive breeding programmes and the geographic distribution of microsatellite variation. *Aquaculture* 212: 69–93.
- Nilsson, J., Gross, R., Asplund, T., Dove, O., Jansson, H., Kelloniemi, J., Kohlmann, K., Löytynoja, A., Nielsen, E.E., Paaver, T., Primmer, C.R., Titov, S., Vasemägi, A., Veselov, A., Öst, T., & Lumme, J. 2001. Matrilinear phylogeography of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in Europe and postglacial colonization of the Baltic Sea area. *Molecular Ecology* 10: 89–102.
- Säisä, M., Koljonen, M.-L., Gross, R., Nilsson, J., Tähtinen, J., Koskiniemi, J., Vasemägi, A. 2005. Population genetic structure and postglacial colonization of Atlantic salmon in the Baltic Sea area based on microsatellite DNA variation. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 62: 188



JULKAISIJA

Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitos

Viikinkaari 4

PL 2

00791 Helsinki

Puh. 0205 7511, faksi 0205 751 201

www.rktl.fi