

RIISTA- JA KALATALOUS

SELVITYKSIÄ

XX/2010

Pysyvien isotooppien käyttö Tornionjoen eri vesistönsien lohien poikastuotannon arvioinnissa

Tommi Linnansaari, Atso Romakkaniemi, Ville Vähä, Ingemar Perä, Richard Cunjak ja Brittany Graham





Kannen kuva: Ville Vähä

Tiivistelmä

Tutkimuksessa selvitettiin hiilen ($\delta^{13}\text{C}$), typen ($\delta^{15}\text{N}$) ja vedyn ($\delta^2\text{H}$) pysyvien isotooppien analysoinnin käyttökelpoisuus lohen vaelluspoikasten alkuperäisten kasvualueiden tunnistamiseksi ja siten eri vesistönosista peräisin olevien vaelluspoikasten suhteellisen määrän arvioimiseksi.

Tornionjoen vesistön koealueiden välillä oli huomattavia eroja kaikkien analysoitujen isotooppien suhteen. Hiili-isotooppisuhteissa havaittiin jokialueiden suhteelliseen kokoon perustuva jatkumo. Kõnkämäenolta pääuomaa alavirtaan tultaessa $\delta^{13}\text{C}$ köyhtyi huomattavasti Muonionjoella. Lainioälvillä $\delta^{13}\text{C}$ arvot eivät kuitenkaan muuttuneet pohjoisesta etelään siirryttäessä. $\delta^{13}\text{C}$ alkoi kuitenkin taas rikastua Lainionjoesta Torneälviin tultaessa, samoin kuin siirryttäessä Muonionjoesta Tornionjokeen. Tornionjoen ja Torneälvin $\delta^{13}\text{C}$ olivat hyvin samankaltaiset.

$\delta^{15}\text{N}$ suhteen oli havaittavissa selvä rikastuminen pohjoisesta etelään siirryttäessä. Tämä tarkoittaa sitä että $\delta^{15}\text{N}$ arvot olivat hyvin samankaltaisia Lainioälvenin pohjoisosien Kõnkämäenon ja Lätäsenon välillä ja selvästi köyhtyneitä verrattuna $\delta^{15}\text{N}$ arvoihin Muonionjoella, Torneälvissä ja Tornionjoella, jotka puolestaan eivät merkittävästi eronneet toisistaan.

Vetyisotooppitulokset vaikuttavat erittäin lupaavilta ja tuovat huomattavaa lisätarkkuutta vaelluspoikasten alkuperäisen kasvualueiden tunnistamiseen varsinkin ongelmalliseksi muodostuneiden Torneälvin ja Tornionjoen välillä. Vetyisotooppien arvot on analysoitu Tornionjokisuun vaelluspoikaspyydyksellä kiinnisaaduista kuonomerkatuista vaelluspoikasista ja lisäksi osasta vuoden 2006 tuntematonta alkuperää olevista vaelluspoikasista, mutta isotooppidataa ei ole vielä lisätty alkuperäisten kasvualueiden tunnistamiseen käytettävään todennäköisyysmalliin, sillä aineiston laadunvarmistus on vielä kesken.

Lohen jokipoikasten isotooppisuhteissa havaittiin vuosien välisiä muutoksia joillakin koealoilla. Vaikka osa muutoksista oli tilastollisesti merkitseviä, vuosien väliset muutokset eivät olleet niin suuria että ne olisivat aiheuttaneet laajamittaista alkuperäisten kasvualueiden tunnistamisen sekoittumista. Isotooppisuhteet muuttuivat osittain myös jokipoikasten ja vaelluspoikasten välillä. Muutos isotooppisuhteissa näytti kuitenkin tapahtuvat siinä suunnassa missä sen voisi olettaa tapahtuvat kun lohen poikaset vaeltavat jokisysteemin läpi yläosista jokisuulle päin. Tämän vuoksi ns. baseline aineistona käytettävää jokipoikasten isotooppiaineistoa voidaan ”korjata” ennustettavissa olevan muutoksen määrän mukaan.

Alustavaan erittelyanalysiin perustuen 44 % lohen jokipoikasista ja 51.1 % vaelluspoikasista pystyttiin luokittelemaan oikealle jokialueelle käyttämällä $\delta^{13}\text{C}$ ja $\delta^{15}\text{N}$ arvoja sekä vaellusajankohtaa. Luokittelutulos parantui huomattavasti kun luokittelu tehtiin jokialueiden suhteellista kokoa, leveyspiiriä ja koealakohtaisia erityispiirteitä hyväksikäyttäen ja tällöin 74.4 % lohen jokipoikasista määritettiin oikeille alueille. Luokittelutulos tulee edelleen huomattavasti tarkentumaan kun vetyisotooppiarvot ja vaelluksenaikaiset biologiset muuttujat (kuten vedenkorkeus ja lämpötila) sisällytetään ennustemalliin.

1. Pysyvät isotoopit kalojen elinalueen selvittämisessä

Pysyvien isotooppien käyttö (engl. ”Stable Isotope Analysis; SIA”) eläinten vaellusten ja liikkeiden tutkimuksessa on yleistynyt kahden viimeisen vuosikymmenen aikana (Fry 2006). Menetelmän käyttökelpoisuus juuri vaellusten tutkimuksessa perustuu pysyvien isotooppien soveltamiseen ns. biologisina ”merkkeinä”. Perusehto biologisen merkin käytölle on, että eliön ravintonsa mukana kehoonsa saamien ravinteiden pysyvien isotooppien määrät ovat erilaisia elinalueiden välillä, jolloin eläimen kudoksiin kulkeutuu paikkaspesifinen kemiallinen leima sen elinalueelta. Jos eri alueiden tyypilliset pysyvät isotooppileimat tunnetaan, eläimet pystytään todennäköisyysjakaumiin perustuen yhdistämään näihin alueisiin kudosten isotooppileiman perusteella. Pysyvien isotooppien käyttö biologisena merkinä on erinomainen vaihtoehto tavanomaisille (mekaanisille) merkinnöille, sillä eläintä ei tarvitse etukäteen ottaa kiinni eikä erikseen merkitä ja siten eläimelle ei biologisesta ”merkinnästä” aiheudu harmia. Lisäksi jokaisessa eläinyksilössä on elinaluettaan kuvaava merkki (ts. isotooppileima) eikä menetelmän käyttö rajoitu tiettyjen yksilöiden kiinnisaantiin. Myös merkin ”lukeminen” voidaan toteuttaa ottamalla eläimestä pieni kudoksenäyte, jonka jälkeen yksilö voidaan palauttaa elävänä sen luonnolliseen elinympäristöön.

Tornionjoen tapaisen suurikokoisen jokiekosysteemin tutkimiseen soveltuvia pysyviä isotooppeja ovat potentiaalisesti hiilen (^{13}C : ^{12}C) typen (^{15}N : ^{14}N) ja vedyn (^2H : ^1H) isotoopit joilla voidaan seurata orgaanisen aineen kulkua ekosysteemissä ja ravintoverkossa. Hiilen isotoopit kuvaavat ravintoketjun energianlähdettä ja alueellisia eroja hiilen isotooppisuhteissa syntyy perustuotantotasolla olevien isotooppisuhteiden maantieteellisistä eroista. Erot isotooppisuhteissa voivat aiheutua joko luonnollisista prosesseista (kuten perustuotannon pohjautuminen autoktoniseen tai alloktoniseen alkuperään) tai olla ihmistoiminnan aiheuttamia (esim. maa- tai metsätalous). Tyypillistä hiilen isotooppisuhteille ravintoketjuissa on, että isotooppisuhteet pysyvät hyvin samankaltaisina ravintoverkon trofiatasolta toiselle siirryttäessä. Hiilen raskaampi isotooppi kuitenkin rikastuu hivenen (keskimäärin noin 1 ‰) erilaisen fraktiointi ja hengitysprosessien vuoksi ravintoketjun portaalta toiselle siirryttäessä. Typen isotooppisuhdetta käytetään ravintoketjutason (eli trofiatason) määrittämiseen. Ekologisissa tutkimuksissa on osoitettu että typen isotooppien suhde määrä rikastuu noin 3 - 5 ‰ trofiatason kasvaessa yhden portaatan verran (McCutchan et al. 2003). Tämä merkitsee, että tietyn eliön typpi-isotooppisuhde rikastuu myös jos sen alapuolisen ravintoketjun pituus kasvaa. Vedyn isotooppeja puolestaan hyödynnetään ekologisessa tutkimuksessa usein kun halutaan selvittää maakasvien perustuotannon osuutta vesiekosysteemissä (Solomon et al. 2009). Vedyn isotooppisuhteet säilyvät hyvin samankaltaisena trofiatasolta toiselle siirryttäessä (Solomon et al. 2009), ja eliöiden vetyisotooppisuhteen määrää pääasiassa niiden kuluttama ravinto ja ympäristön vesi. Koska veden vetyisotooppisuhde puolestaan määräytyy pit-

kähti perustuotannon kautta, vetyisotoppeja voitaneen soveltaa myös ”biologisina merkkeinä” hiilen ja typen tapaan.

Käytettäessä pysyviä isotooppeja kalojen liikkeiden tai alkuperän tutkimuksessa on tärkeää huomioida myös erilaisten kudostyyppien vaikutus isotooppileimaan. Kalojen eri kudosten isotooppiarvot muuntuvat elinalueen tyypillisen isotooppileiman kaltaisiksi eri nopeuksilla ja lisäksi biologinen isotooppimerkki myös pysyy eri aikoja erilaisissa kudoksissa (Sinnatamby et al. 2008). Kun halutaan tutkia eliöiden kasvualueita, on järkevintä käyttää luutumia (esim. evät) joiden vakaiden isotooppien määrien on osoitettu muuttuvan suhteellisen hitaasti verrattuna esimerkiksi lihaskudokseen, maksaan tai vereen joissa isotooppisuhteiden muutokset näkyvät huomattavasti nopeammin. Lisäksi erilaisten kudostyyppien isotooppiarvoja vertailemalla voidaan saada tietoa onko kala ollut tietyllä alueella pitkään (esim. maksan ja evien isotooppiarvot samankaltaiset) vai vasta juuri saapunut alueelle (isotooppiarvot maksan ja evien välillä ovat hyvin erilaisia suhteessa toisiinsa alueiden välillä).

2. Tutkimuksen tavoitteet Tornionjoella

2.1. Tavoitteet

Tutkimuksessa haluttiin selvittää hiilen, typen ja vedyn pysyvien isotooppien analysoinnin käyttökelpoisuus lohien vaelluspoikasten alkuperäisten kasvualueiden tunnistamiseksi ja siten eri vesistönosista peräisin olevien vaelluspoikasten suhteellisen määrän arvioimiseksi. Tutkimuksen kulmakivenä oli oletamus että poikastuotantoalueella kalan kudokseen kertyy aluespesifinen isotooppileima joka pysyy samankaltaisena kalan saapuessa jokisuulle vaelluspoikasena kevätkesällä.

Pähkinänkuoressa, tutkimuksessa kerättiin histologisia näytteitä lohien jokipoikasilta (eväleikkaus; ei vahingollinen kalalle) normaalien Riista- ja Kalatalouden tutkimulaitoksen sähkökalastusten yhteydessä. Nämä näytteet toimivat ns. paikkakohtaisina isotooppitason mittareina ("Mikä on kunkin poikastuotantoalueen pysyvä isotooppileima"). Sen jälkeen lohien vaelluspoikasista kerättiin vastaavat näytteet Tornionjokisuun poikasrystäjä ja kudoksen isotooppitasot analysoitiin ("Minkä poikastuotantoalueen isotooppileimaa vaelluspoikasen isotooppileima vastaa?").

Jotta koealakohtaisten isotooppileimojen pysyvyys samankaltaisena kalan kudoksessa vielä lohien poikasten ilmaantuessa kevätkesällä jokisuulle voitiin varmistaa, tutkimuksessa käytettiin "vakuutuksena" kuonumerkintää. Tämä tarkoitti sitä, että koealoilla merkittiin lohien jokipoikasia ja näitä mekaanisesti merkittyjä poikasia pyrittiin saamaan uudelleen kiinni jokisuun vaelluspoikaspyynnillä. Koska näiden poikasten alkuperäinen kasvualue siten tunnettiin, voitiin varmistaa isotooppisuhteiden säilymisen ennallaan tutkitussa kudoksessa aina mereenvaellukseen saakka.

Tornionjoella aloitettiin isotooppitutkimuksen aikana jokeen nousevien lohien kaiku- luotaus Kattilakoskella, noin 100 km jokisuusta ylävirtaan (Kuva 1; DIDSON luotain). Osa Tornionjokeen kudulle nousevista lohista lisääntyy Kattilakosken alapuolella ja jää siten havaitsematta luotaimella. Luotaustuloksia olisikin tärkeää voida täydentää arviolla, millainen osa Tornionjoen lohentuotannosta (vaelluspoikasista) on peräisin Kattilakosken alapuolelta. Tämän vuoksi isotooppitutkimusta suunnattiin sen loppuvaiheissa palvelemaan myös edellä kuvattua tutkimusongelman tarpeita.

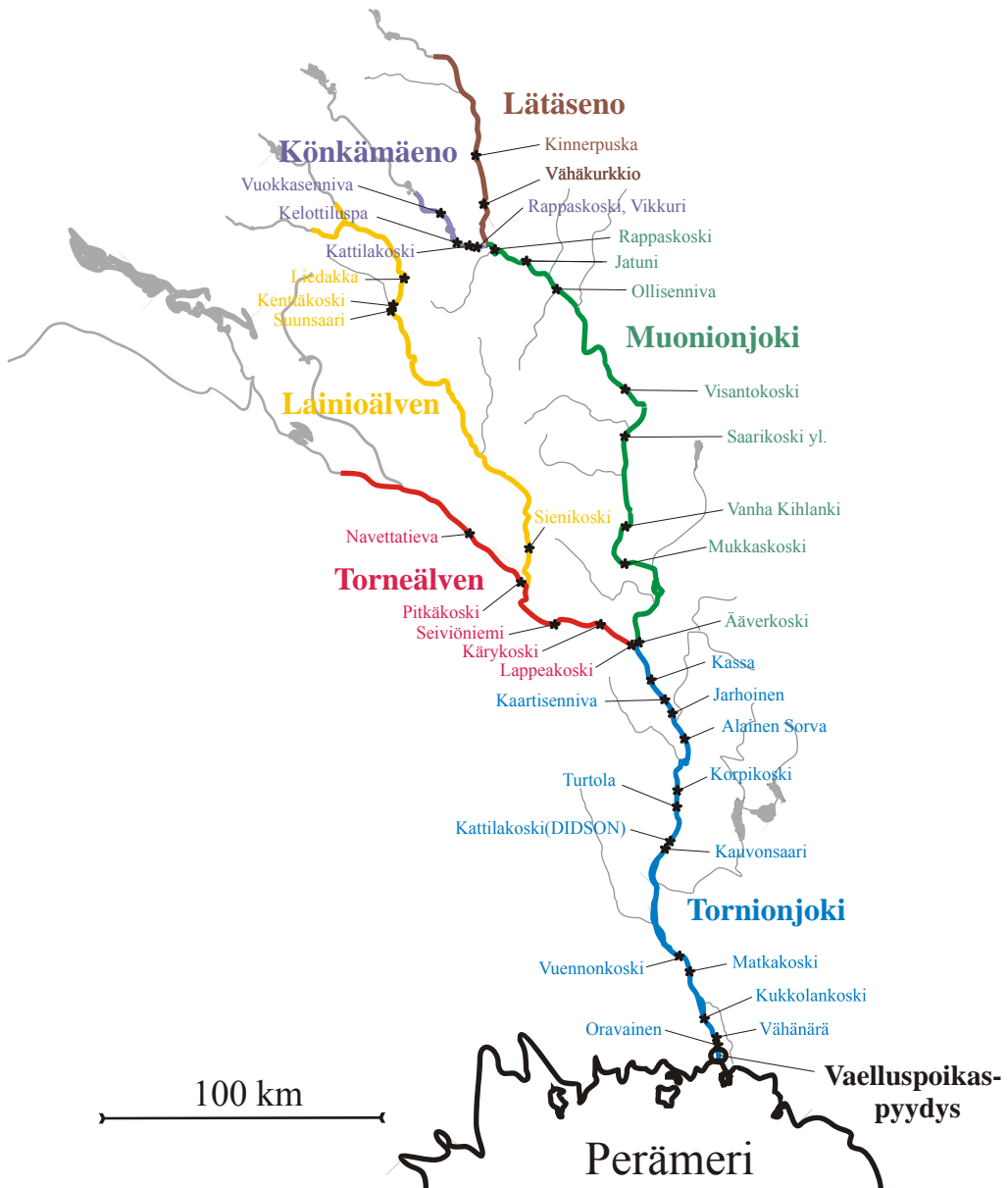
3. Näytteenkeruu ja analysointi

3.1. Tutkimusalue

Tornionjoen vesistö on Itämereen laskevista vesistöistä pohjoisin ja sen valuma-alueen pinta-ala on 40157 km². Se on läntisen Euroopan suurin säännöstelemätön jokivesistö (Dysenius & Nilsson 1994), ja luonnonvaraisuutensa ja ainutlaatuisuutensa takia se mm. kuuluu Natura 2000-verkostoon. Vesistössä esiintyy alkuperäinen, luonnonvarainen lohikanta, joka 1990-luvulta alkaneen elpymisensä johdosta on selvästi suurin Itämeren lohikannoista; 30-40% Itämeren luonnonlohista on syntyisin Tornionjoen vesistöstä (ICES 2009).

Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitoksen ja Ruotsin kalastuslaitoksen tekemien koekalastusten mukaan lohen levinneisyysalue Tornionjoen vesistössä kattaa kaikki pääjoet: Tornionjoki (rajajokena)/Torneälven (Ruotsin alueella), Lainioälven, Muonionjoki, Lätäseno ja Könkämäeno (Kuva 1). Pääjokien yhteispituus on noin 1000 km. Lohta ei kuitenkaan esiinny säännöllisesti aivan Kilpisjärvelle (Könkämäeno) eikä myöskään aivan Tornionjärvelle (Torneälven) asti, jonka vuoksi lohen esiintymisaluetta on pääjoissa yhteensä noin 900 km. Kussakin vesistön pääjoessa, mahdollisesti Könkämäenoa lukuun ottamatta, lohimäärää voidaan pitää merkittävänä osana (vähintään kymmeniä tuhansia vaelluspoikasia/vuosi) koko vesistön lohikantaa.

Oletusarvoisesti Tornionjoen vesistö on kokoluokkaa jossa jokialueittaisia eroja pysyvien isotooppien määrissä tulisi ilmetä jokijatkumoteorian perusteella (Vannote et al. 1980), koska eliöyhteisöjen rakenne ja toiminta muuttuvat ennustettavalla tavalla joen koon kasvaessa latvavesiltä alajuoksulle päin siirryttäessä. Lisäksi perustuotannon pohjautumisen suhde autoktonisen ja alloktionisen tuotannon välillä muuttuu jokitason (engl. stream order) muuttuessa joka vaikuttaa jokialueiden isotooppiarvoihin. Tornionjoen vesistölle on ominaista myös maankäytön muutokset (maa- ja metsätalous) ja muun ihmistoiminnan lisääntyminen pohjoisesta etelään siirryttäessä, joka voi edelleen muuttaa aluekohtaisia isotooppiarvoja. Tämän vuoksi on tärkeää, että tutkimusalue kattaa vesistön kaikki pääjoet, joista kukin muodostaa oman osa-alueensa.



Kuva 1. Tornionjoen vesistö pääjokineen sekä näyteenottoapaikat, joilta lohien jokipoikasia kerättiin isotooppianalyysejä varten. Lisäksi karttaan on merkitty Tornionjoen Kattilakoski, jossa jokeen nousevien aikuisten lohien määrän arviointi tapahtuu DIDSON laitteilla sekä vaelluspoikaspyydysen sijainti Tornion Kivirannassa.

3.2. Näytteenkeruu ja prosessointi

Tutkimuksessa kerättiin seuraavat aineistot:

1. Jokipoikasten kudosnäytteet (evänpala) kunkin jokialueen sähkökalastussaaliista
2. Sähkökalastusten yhteydessä kullakin jokialueella kuonomerkityt ja vapautetut lohen jokipoikaset, joita saatiin kiinni uudelleen jokisuun vaelluspoikaspyynnillä
3. Vaelluspoikasten kudosnäytteet (evänpala, maksa) Tornion vaelluspoikaspyödyksen saaliista, joista osa on kuonomerkittyjä lohia (2-kohta) ja osa tuntematonta alkuperää oleva satunnaisotos saalista
4. Pohjaeläimistä (simpukat, kotilot, vesiperhosten toukkavaiheet) eri jokialueilla kerätyt kudosnäytteet.

3.2.1. Jokipoikasten kudosnäytteet

Vuosina 2004-2008 loppukesällä ja syksyllä kerättiin näytteet yhteensä 356:lta pääsääntöisesti vähintään 11 sentin pituiselta lohen jokipoikaselta (Taulukko 1). Alamitalla näytteiden keruu käytännössä kohdistettiin poikasiin, jotka voivat muuttua vaelluspoikasiksi jo seuraavana keväänä. Näytteitä ei otettu poikasilta joiden epäiltiin olevan ns. varhaiskukukypsiä koiraita ja joista monet eivät sen vuoksi lähde merivaellukselle.

Näytteenottoon valittiin koekalastusalueita mahdollisimman kattavasti eri vesistönsista (Kuva 1) ja valituilta paikoilta pyrittiin keräämään noin 10 poikasen näytteet. Tutkimuksen lopussa näytteenottoa kuitenkin lisättiin Tornionjoen alaosalla välillä Pello-Tornio, jotta ko. alueella esiintyvien poikasten ”isotooppileimasta” saataisiin erityisen tarkka käsitys.

Näytteenotossa nukutetusta kalasta leikattiin saksilla pyrstöevän alemmasta kärjestä pieni pala, joka laitettiin muovipussiin. Jokaisesta näytekalasta jota ei kuonomerkitty otettiin myös suomonäyte normaali tietoineen iänmäärittystä varten. Kudosnäytteet varastoitiin asianmukaisesti ja lähetettiin myöhemmin Kanadaan isotooppimäärittelyksiin.

Taulukko 1. Isotooppianalysissä määritettyjen näytteiden määrät jokialueittain ja kudostyypeittäin eriteltynä. C & N ja H tarkoittaa hiili-/typpi- ja vety-analysissä määritettyjä näytteitä. Jokip. = lohien jokipoikanen; CWT = kuonumerkattu vaelluspoikanen (ts. tunnettu alkuperä); VP = tuntematonta alkuperää oleva vaelluspoikanen; Vesip. = vesiperhosen toukka

Jokialue	Näytetyyppi									
	Jokip. C&N	Jokip. H	CWT C&N	CWT H	CWT C&N	VP C&N	VP H	Simpukka C&N	Kotilo C&N	Vesip. C&N
	(evä)	(evä)	(evä)	(evä)	(maks)	(evä)	(evä)	C&N	C&N	C&N
Könkämäeno	45	5	21	3	18			1	1	10
Lätäseno	20	0	3	11	3			0	0	0
Lainioälven	60	5	21	3	19			0	0	0
Muonionjoki	83	5	12	12	11			0	7	8
Torneälven	51	5	17	17	16			0	0	0
Tornionjoki	97	5	20	20	20			9	0	8
Yht.	356	25	94	66	87	157	80	10	8	26

3.2.2. Jokipoikasten kuonumerkintä ja uudelleenpyydystäminen vaelluspoikasina

Kuonumerkki on Yhdysvalloissa kehitetty (Northwest Marine Technology, Inc) yhden millimetrin pituinen, 0,25 mm paksu magnetoitu teräslanka, jota käytetään tyypillisesti kalaryhmäkohtaisena merkkinä. Merkkiin on koodattu tunnistuskoodiksi binäärikoodi. Merkki injektoidaan erityisellä merkintäkoneella kalan kuonorustoon, josta sen voi havaita ainoastaan merkin magnetoinnin tunnistavalla laitteella eli detektorilla.

Vuosina 2005-2007 lohien jokipoikasia merkittiin kuonumerkillä kudostenäytteenoton (edellinen luku) sekä normaalin lohikantaseurannan edellyttämien sähkökalastusten yhteydessä. Yhteensä merkittiin ja vapautettiin 4501 poikasta (Taulukko 2), jotka olivat pääsääntöisesti vähintään 11 sentin pituisia. Poikasia, joiden epäiltiin olevan ns. varhaiskukypsia koiraita, ei merkitty. Merkin tunnistuskoodi kertoi joenkohdan (sähkökalastusalueen), josta poikanen oli pyydystetty merkintää varten.

Merkintäkoneetta (ks. kannen kuva) kuljettiin mukana koekalastusaloilla, jotta kalat voitiin merkitä ja vapauttaa välittömästi pyynnin jälkeen. Kalat nukutettiin ennen merkintää. Merkin injektoinnin jälkeen merkin kiinnittyminen tarkastettiin detektorilla. Merkityiltä poikasilta leikattiin pois rasvaevät niiden myöhempää ulkoista tunnistamista varten. Poikasten annettiin virota nukutuksesta vesiastiassa, jonka jälkeen ne vapautettiin takaisin alueelle josta ne oli pyydystetty.

Kevätkesäisin vuosina 2006-2009 Tornion vaelluspoikaspyynnissä seurattiin eväleikattujen lohenpoikasten esiintymistä saaliissa. Jokainen eväleikattu lohi detektoitiin ja kuonomerkityjä poikasia löytyi yhteensä 95 yksilöä (Taulukko 2), joista isotoopit analysoitiin 94:stä kalasta (Taulukko 1). Merkityt lohet lopetettiin ja niistä kirjattiin ylös yksilötiedot (pyyntipäivämäärä, pituus, paino, sukupuoli, sekä suomonäyte ikämäärittelyä varten). Kalat pakastettiin ja myöhemmin niistä preparoitiin kuonomerkity poikasten alkuperäisen kasvialueen (sähkökalastusalue) tunnistamiseksi.

Taulukko 2. Kuonomerkittujen lohen jokipoikasten määrät Tornionjoen vesistön eri jokialueilla 2005-2007. Tornion Kivirannan vaelluspoikaspyydyksellä uudelleen kiinnisaatujen kuonomerkittujen poikasten määrät kustakin merkkkausryhmästä on ilmoitettu suluissa.

Jokialue	Merkintävuosi- ja määrät			Yht.	% takaisinsaanti
	2005	2006	2007		
Tornionjoki	177 (4)	173 (7)	285 (9)	635 (20)	3,1
Muonionjoki	232 (0)	272 (8)	319 (4)	823 (12)	1,5
Könkämäeno	32 (1)	252 (13)	308 (7)	592 (21)	3,5
Lätäseno	59 (1)	142 (2)	20 (0)	221 (3)	1,4
Lainioälven	249 (1)	560 (10)	395 (10)	1204 (21)	1,7
Torneälven	193 (5)	474 (7)	359 (6)	1026 (18)	1,8
Kaikki yht.	942 (12)	1873 (47)	1686 (36)	4501 (95)	2,1

3.2.3. Vaelluspoikasten kudosnäytteet

Kaikilta vaelluspoikaspyynnissä saaliiksi saaduilta kuonomerkityiltä poikasilta otettiin kudospäätteiksi pyrstöevän palanen (kuten jokipoikasilta, vrt. luku 1.2.1) ja maksa.

Vuodesta 2005 lähtien on vaelluspoikaspyynnissä sukupuolimäärittystä varten lopetetuilta, satunnaisesti valituilta ja ilman kuonomerkkiä olevilta lohenpoikasilta otettu kudospäätteeksi pyrstöevän palanen. Näytteistä lähetettiin analysoitavaksi tässä tutkimuksessa vuosien 2005 ja 2006 kaloja, yhteensä 157 yksilöä (Taulukko 1). Näytekalosta kirjattiin ylös samat yksilötiedot kuin kuonomerkityistä ja takaisinpyydytyistä kaloista.

3.2.4. Pohjaeläinnäytteet

Eri jokialueilla ominaisen isotooppileiman varmistamiseksi ja kunkin jokialueen isotooppien perustason selvittämiseksi ravintoketjun kaloja alemmalla tasolla olevista selkärangattomista vesieläimistä kerättiin kudoksenäytteet syksyllä 2008. Näytteenotto keskitettiin siten että vesistön ylä- ja alajuoksulla mahdollisesti olevista eroista saadaan selkeä käsitys. Näytteet koostuivat makean veden simpukoista, kotiloista ja vesiperhosen toukista (Taulukko 1), joista tässä yhteydessä esitellään vesiperhosia koskeva aineisto.

3.2.5. Kudoksenäytteiden esikäsittely

Kaikki isotooppianalyysiin tarkoitetut näytteet kuivattiin kaksi vuorokautta uunissa 60°C lämpötilassa ennen isotooppilaboratorioon lähettämistä (Jardine et al. 2003).

3.3. Pysyvien isotooppien analyysi

Pysyvien isotooppien määrittäminen tehtiin Stable Isotopes in Nature laboratoriossa (SINLAB) New Brunswickissa Kanadassa. Lohien jokipoikasten ja vaelluspoikasten kuivatuista eväinäytteistä leikattiin ja punnittiin pieni osanäyte (noin 0.2 mg) pieneen tinakuppiin analyysia varten. Kuivatut pohjaeläinnäytteet ja kuonumerkattujen vaelluspoikasten maksanäytteet homogenisoitiin jauhamalla näytteet yksitellen hienojakoiseksi pölyksi josta osanäyte punnittiin isotooppianalyysiin. Hiili ja typpinäytteet poltettiin käyttäen Carlo Erba NC2500 tai Costech ECS 4010 elementtianalyysiaattoria jonka jälkeen kaasuntuneet näytteet (CO₂ ja N₂) johdettiin Thermo Finnigan Delta Plus tai Delta Plus XP massaspektrometriin isotooppimäärittämistä varten. Vetyinäytteet analysoitiin samaan tapaan Thermo Scientific TC/EA elementtianalyysiaattorissa ja edelleen Thermo Finnigan Delta XP massaspektrometrissä.

Ekologisessa tutkimuksessa vakiintunut käytäntö on ilmoittaa pysyvien isotooppien määrät käyttäen ns. delta (δ) notaatiota:

$$\delta X = [(R_{\text{näyte}}/R_{\text{standardi}}) - 1] \times 1000,$$

missä X on ¹³C, ¹⁵N tai ²H ja R on suhde ¹³C:¹²C, ¹⁵N:¹⁴N tai ²H:¹H (Peterson & Fry 1987). Maailmanlaajuisina standardeina käytetyt materiaalit olivat hiilelle Vienna Pee Dee belemnite (VPDB), typelle ilmakehän typen määrä (N₂ AIR) ja vedylle Standard Mean Ocean Water (SMOW). Negatiivinen δX arvo merkitsee näytteessä olevan painavamman isotoopin vähäisyyttä suhteessa standardissa olevaan painavan isotoopin määrään (eikä siis isotoopin määrän negatiivisuutta). Näytteitä vertailtaessa pienemmän δX arvon omaava näyte sisältää vähem-

män painavampaa isotooppia ja on siten isotoopillisesti ”köyhempi” (engl. ”depleted”) kuin suuremman, tai ”rikkaamman” δX arvon omaava näyte (engl. ”enriched”).

Koska isotooppinäyteajoja tehtiin useina eri vuosina (2005-2009), vuosien välistä analyttistä virhettä monitoroitiin käyttäen IAEA stadardeja (CH6: $-10,5 \pm 0,1$ ‰, N2: $20,5 \pm 0,3$ ‰). Kunkin isotooppinäyteajon analyttistä virhettä monitoroitiin käyttäen SINLAB stadardeja (Acetanilide ja pikkubassin lihas hiilelle ja typelle ja Keratin ja hetulavalaan lihas vedylle). Näyteajojen laboratoriostandardien keskihajonta oli alle 0,18 ‰, 0,24 ‰ ja 2,18 ‰ hiilen, typen ja vedyn osalta, vastaavasti. Analyttisen virheen lisäksi näytekohtaisen isotooppi-leiman vaihtelevuutta monitoroitiin analysoimalla noin 7 % näytteistä ns. toistonäytteinä. Toistonäytteiden keskipoikkeama (\pm keskihajonta) oli evänäytteissä $0,20 \pm 0,22$ ‰ $\delta^{13}\text{C}$, $0,33 \pm 0,29$ ‰ $\delta^{15}\text{N}$, pohjajaeläinnäytteissä $0,57 \pm 0,30$ ‰ $\delta^{13}\text{C}$ ja $0,28 \pm 0,30$ ‰ $\delta^{15}\text{N}$ ja maksinäytteissä $0,19 \pm 0,19$ ‰ $\delta^{13}\text{C}$ ja $0,13 \pm 0,24$ ‰ $\delta^{15}\text{N}$.

3.4. Tilastolliset menetelmät

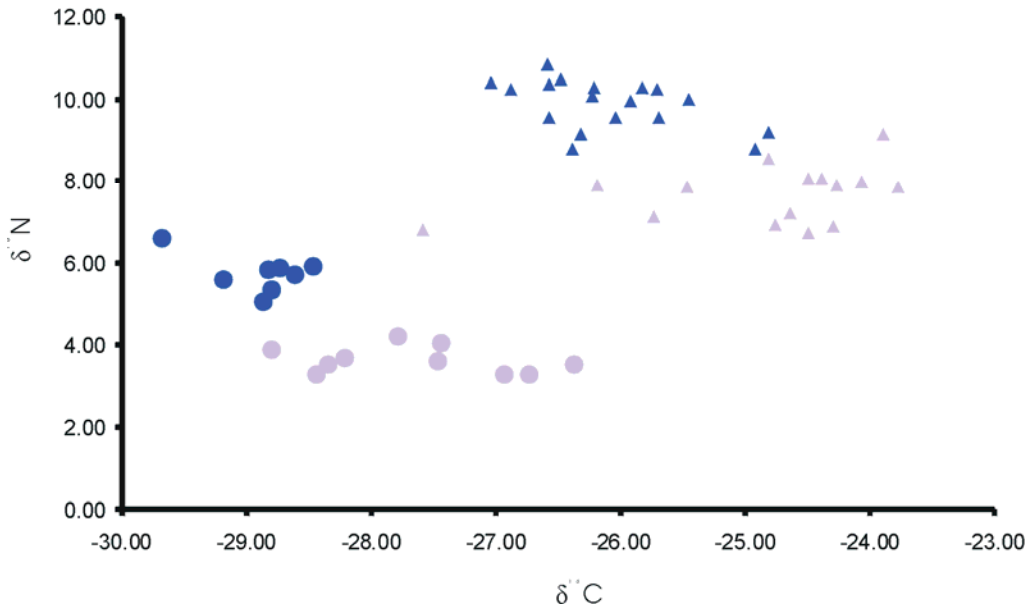
Kahden näytteen eroa isotooppisuhteissa kuvattiin keskipoikkeamilla ($\Delta\delta X$ notaatio) jossa positiiviset arvot kuvaavat isotooppisuhteen rikastumista ja negatiiviset arvot isotooppisuhteen köyhtymistä. Kahden keskiarvon tilastolliset vertailut suoritettiin kahden otoksen t-testiä käyttäen. Verrattavien datasarjojen varianssien homogeenisuutta tarkasteltiin Levenen testillä ja t-testissä käytettiin joko yhtäläistä tai eriäviä otosvariansseja Levenen testin tuloksiin perustuen. Koska kahden keskiarvon välisiä vertailuja jouduttiin tekemään kussakin datasarjassa useita, testin tilastollista merkitsevyytystasoa korjattiin Bonferroni-menetelmällä jotta tilastollinen ryhmäkohtainen merkitsevyytystaso säilyisi halutulla tasolla. Useiden keskiarvojen vertailut tehtiin yksisuuntaista varianssianalyysia (ANOVA) käyttäen. Lohen poikasten alkuperäisten kasvualueiden tunnistamiseen käytettiin diskriminantti- eli erottelu-analyysia. Tilastollinen analyysi tehtiin SPSS 17.0 ohjelmalla.

4. Tutkimustulokset

Tulososiossa esitettäviä osa-aluekohtaisia tuloksia tarkastellaan Kuva 1:ssä esitetyillä väreillä alueiden tunnistamisen helpottamiseksi.

4.1. Pohjaeläin vs. jokipoikasnäytteiden isotooppisuhteet

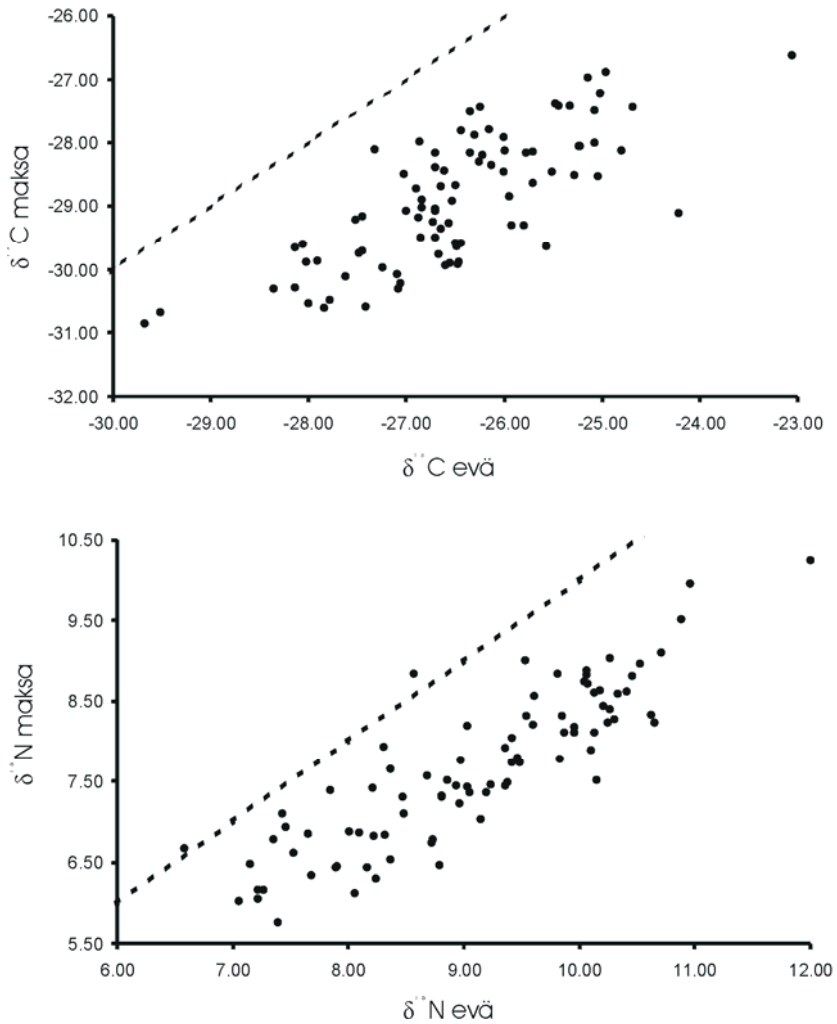
$\delta^{15}\text{N}$ rikastui Tornionjoen vesistön sekä ylä- että alajuoksulla samankaltaisesti ja rikastuminen vastasi määrältään, kuten odotettua, ravintoketjun yhden trofiatason siirtymää ylöspäin vesiperhosista lohien jokipoikasiin siirryttäessä (keskirikastuma $\Delta\delta^{15}\text{N}_{\text{jokip-vesiper}}$ 4,02 ‰ Könkämäenon Kattilakoskella ja 4,14 ‰ Tornionjoen Oravaisessa; Kuva 2). Keskirikastuma oli täsmälleen yhtäsuuri myös $\delta^{13}\text{C}$ osalta vesistön ylä- ja alajuoksun välillä ($\Delta\delta^{13}\text{C}_{\text{jokip-vesiper}}$ 2,80 ‰ sekä Könkämäenon Kattilakoskella että Tornionjoen Oravaisessa).



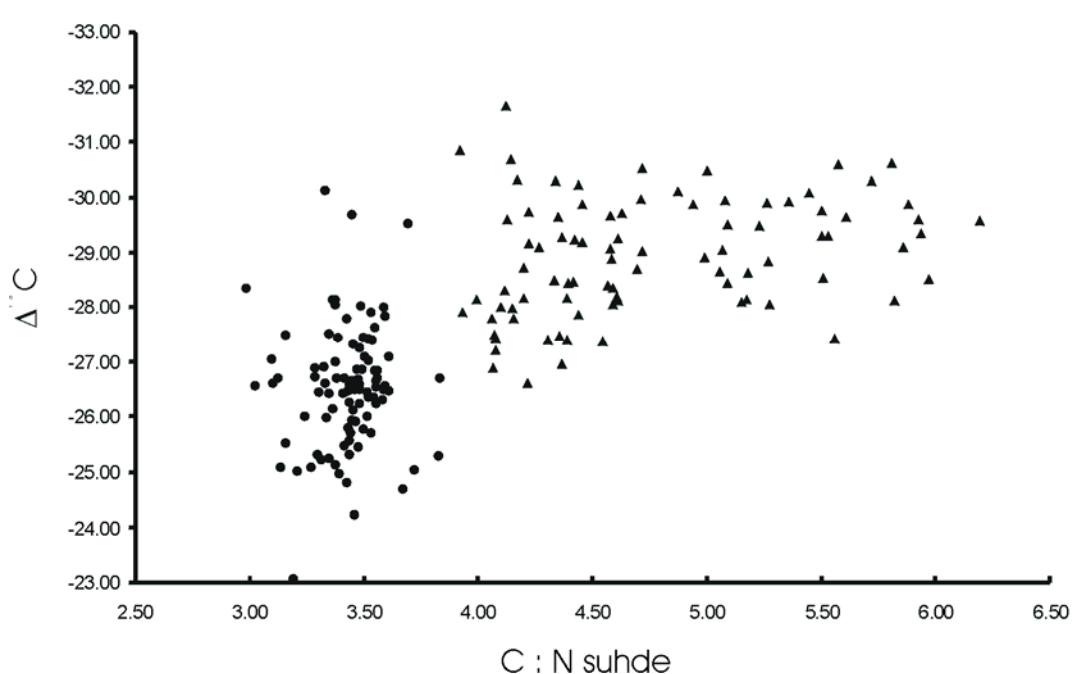
Kuva 2. Vesiperhosten (●) ja lohien jokipoikasten (▲) $\delta^{13}\text{C}$ ja $\delta^{15}\text{N}$ isotooppiarvot (‰) Tornionjoen vesistöalueen latvaosissa (Könkämäenon Kattilakoski; violetti) ja alajuoksulla (Tornionjoen Oravainen, sininen).

4.2. Maksa ja evänäytteiden erot

Kuonomerkattujen vaelluspoikasten maksanäytteet olivat isotooppisuhteiltaan köyhtyneitä sekä $\delta^{13}\text{C}$ että $\delta^{15}\text{N}$ osalta evänäytteisiin verrattuna koko Tornionjoen vesistöalueella (Kuva 3). Erot maksa- ja evänäytteiden välillä olivat samansuuruisia Tornionjoen vesistön eri alueiden välillä $\delta^{13}\text{C}$ osalta (ANOVA; $F_{5,81} = 0,275$, $P = 0,925$). Erot näiden kahden kudoksen $\delta^{15}\text{N}$ arvoissa olivat myös varsin samansuuruisia jokialueiden välillä, joskin Kōnkämäenon ja Muonionjoen keskipoikkeamat erosivatkin tilastollisesti toisistaan (ANOVA; $F_{5,81} = 3,6695$, $P = 0,005$). Maksanäytteiden $\delta^{13}\text{C}$ ja $\delta^{15}\text{N}$ isotooppisuhteiden vakiomääräiset erot evänäytteisiin verrattuna Tornionjoen vesistön jokaisella tutkitulla jokialueella viittaavat näiden kahden kudostyyppin välillä olevaan perustavanlaatuisen (rakenteelliseen) erilaisuuteen eikä ero siten indikoi merkittävää vaelluksenaikaista uuden isotooppileiman assimilaatiota maksakudoksessa. Erityisesti $\delta^{13}\text{C}$ osalta ero maksa ja evänäytteiden välillä on pikemminkin seurausta näiden kudosten erilaisesta rasvapitoisuudesta, joka käy ilmi kudosten C:N suhteesta (kuva 4).



Kuva 3. Vaelluspoikaspyydyksellä kiinnisaatujen kuonomerkattujen vaelluspoikasten evä ja maksakudoksen $\delta^{13}\text{C}$ ja $\delta^{15}\text{N}$ isotooppien suhde. Katkoviiva osoittaa 1 : 1 suhteen, ja katkoviivan alapuolella olevat havaintopisteet osoittavat maksanäytteiden isotooppisuhteen suhteellista köyhtymistä evänäytteiden isotooppisuhteisiin verrattuna.



Kuva 4. Vaelluspoikaspyydyksellä kiinnisaatujen kuonomerkkattujen vaelluspoikasten evä (●) ja maksakudoksen (▲) C:N suhteen (ts. rasvapitoisuuden) erot ja vaikutus $\delta^{13}\text{C}$ arvoihin.

4.3. Jokipoikasnäytteiden vuosien välinen vaihtelu

Lohen jokipoikasten kasvualueen isotooppileiman vaihtelevuutta vuosien välillä voitiin tarkastella seitsemällä koalueella joilta isotooppinäytteitä oltiin kerätty eri vuosina. $\Delta\delta^{13}\text{C}$ oli tilastollisesti merkitsevää kolmella erillisellä koalueella (Taulukko 3). $\delta^{13}\text{C}$ isotooppisuhteen muuttumista havaittuun suuntaan voidaan pitää tutkimuksen päämäärän kannalta merkityksettömänä kaikkien muiden paitsi Tornionjoen Vuennonkosken osalta. Vuennonkosken $\delta^{13}\text{C}$ isotooppisuhteen rikastuminen vuonna 2009 analysoiduissa näytteissä voi aiheuttaa tämän koalueen tyypillisen isotooppileiman sekoittumista Muonionjoen alaosien näytteiden kanssa (ks. Kuva 5). $\Delta\delta^{15}\text{N}$ vuosien välillä on satunnaisesta tilastollisesta merkitsevyydestään huolimatta merkityksetöntä tutkimuksen tavoitteiden saavuttamisen kannalta havaitussa mittakaavassa.

Taulukko 3. $\delta^{13}\text{C}$ ja $\delta^{15}\text{N}$ isotooppisuhteiden vuosien väliset eroavaisuudet lohien jokipoikailla Tornionjoen vesistön eri koealueilla Sarake N osoittaa näytekoon kunakin analysoituna vuotena, jotka on havainnollistettu Vuodet sarakkeessa. Taulukkoon on merkitty vuosien välillä olevat tilastollisesti merkitsevät erot siten että *, ** ja *** tarkoittavat eroja joiden merkitsevyystaso on $P < 0,05$, $P < 0,01$ ja $P < 0,001$, vastaavasti.

Jokialue	Koealue	$\Delta\delta^{13}\text{C}$	$\Delta\delta^{15}\text{N}$	N	Vuodet
Könkämäeno	Kattilakoski	1,63	0,51	5 / 10	2004 / 2005
Lainioälven	Kenttäkoski	1,16***	-0,72	5 / 9	2004 / 2005
Muonionjoki	Visantokoski	0,47	-0,12	5 / 10	2004 / 2005
Tornionjoki	Oravainen	0,60	-0,74*	8 / 10	2005 / 2009
Tornionjoki	Vähänärä	1,88*	-0,26	10 / 2	2007 / 2009
Tornionjoki	Vuennonkoski	2,02***	-0,82**	10 / 8	2005 / 2009
Tornionjoki	Jarhoinen	-0,10	0,49	4 / 3	2004 / 2005

4.4. Jokipoikasten ja kuonomerkattujen vaelluspoikasten isotooppiarvot

Hiili-isotooppisuhteissa havaittiin jokialueiden suhteelliseen kokoon perustuva jatkumo (Kuva 5). Könkämäenolta pääuomaa alavirtaan tultaessa $\delta^{13}\text{C}$ köyhtyi huomattavasti Muonionjoella. Lainionjoella $\delta^{13}\text{C}$ arvot eivät kuitenkaan muuttuneet pohjoisesta etelään siirryttäessä. $\delta^{13}\text{C}$ alkoi kuitenkin taas rikastua Lainionjoesta Torneälviin tultaessa, samoin kuin siirryttäessä Muonionjoesta Tornionjokeen. Tornionjoen ja Torneälvin $\delta^{13}\text{C}$ olivat hyvin samankaltaiset.

$\delta^{15}\text{N}$ suhteen oli havaittavissa selvä rikastuminen pohjoisesta etelään siirryttäessä (Kuva 5; Taulukot 4 - 6). Tämä tarkoittaa sitä että $\delta^{15}\text{N}$ arvot olivat hyvin samankaltaisia Lainioälvenin pohjoisosien Könkämäenon ja Lätäsenon välillä ja selvästi köyhtyneitä verrattuna $\delta^{15}\text{N}$ arvoihin Muonionjoella, Torneälvissä ja Tornionjoella.

Lohien jokipoikasten $\delta^{13}\text{C}$ ja $\delta^{15}\text{N}$ isotooppisuhteissa havaittiinkin tilastollisia eroja jokialueiden välillä (ANOVA; $P < 0,001$ molempien isotooppien osalta) siten että kaikki kuusi jokialuetta erottautuivat tilastollisesti yhdistämällä näiden kahden isotoopin tilastolliset erot (Taulukko 4).

Kuonomerkittyjen vaelluspoikasten jokialuekohtaiset erot $\delta^{13}\text{C}$ ja $\delta^{15}\text{N}$ isotooppisuhteissa olivat vähäisemmät kuin jokipoikasvaiheessa, joskin jokialueiden välillä oli eroja molempien isotooppien perusteella (ANOVA; $P < 0,001$ molempien isotooppien osalta; Taulukko 5). Erona jokipoikasiin kuitenkin oli että selkeitä eroja jokikohtaisissa keskiarvoissa voitiin sanoa olevan Könkämäeno-Lätäseno klusterin ja loppujen jokien välillä (Taulukko 5).

Taulukko 4. Keskimääräiset jokialuekohtaiset $\delta^{13}\text{C}$ ja $\delta^{15}\text{N}$ arvot lohen jokipoikasten eväku-
doksessa ja eri jokialueiden tilastollinen samankaltaisuus.

$\delta^{13}\text{C}$				$\delta^{15}\text{N}$				
Tilastollisesti samankaltaiset ryhmät				Tilastollisesti samankaltaiset ryhmät				
Jokialue	1	2	3	Jokialue	1	2	3	4
Muonionjoki	-27,17			Lätäseno	6,60			
Lainioälven	-27,00			Könkämäeno		7,49		
Tornionjoki	-26,94			Lainioälven		7,59		
Torneälven		-26,31		Muonionjoki			8,74	
Lätäseno		-26,06		Torneälven			9,19	9,19
Könkämäeno			-25,02	Tornionjoki				9,52

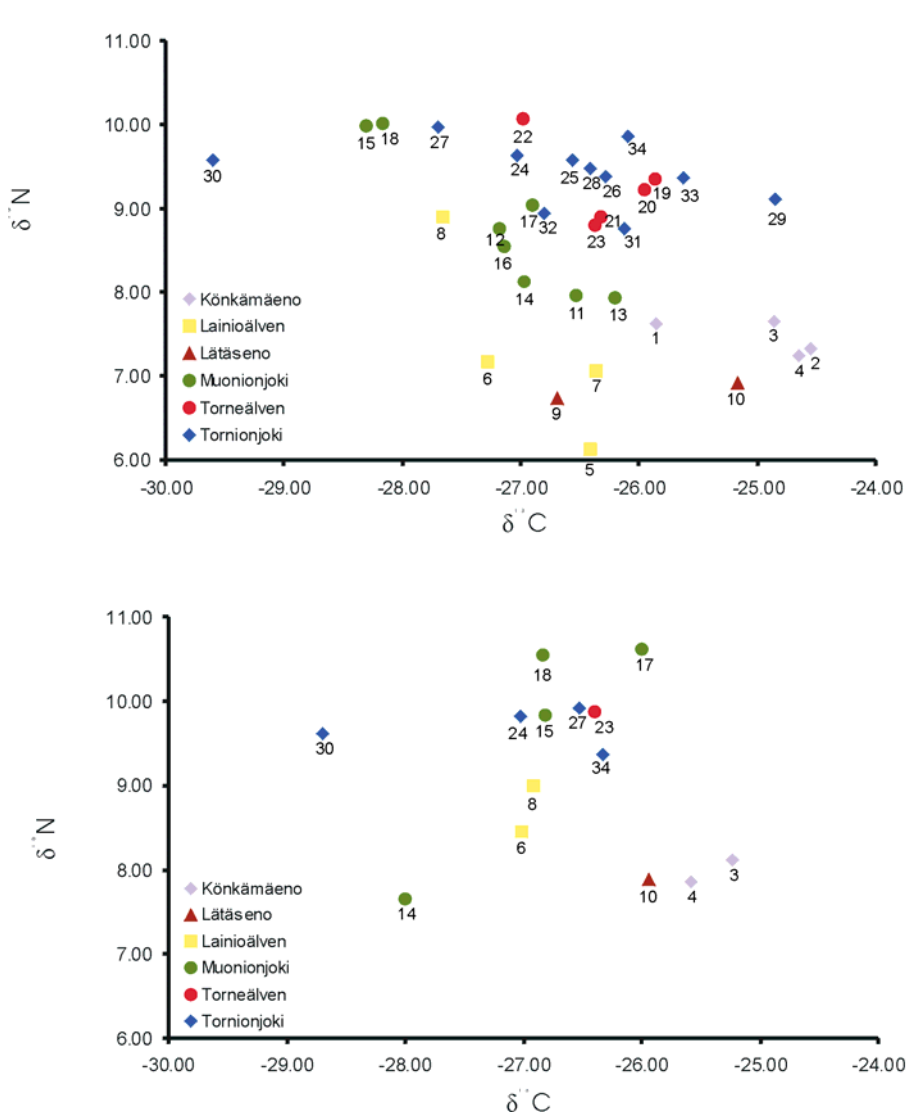
Taulukko 5. Keskimääräiset jokialuekohtaiset $\delta^{13}\text{C}$ ja $\delta^{15}\text{N}$ arvot kuonomerkattujen vaellus-
poikasten eväkuodoksessa ja eri jokialueiden tilastollinen samankaltaisuus.

$\delta^{13}\text{C}$				$\delta^{15}\text{N}$			
Tilastollisesti samankaltaiset ryhmät				Tilastollisesti samankaltaiset ryhmät			
Jokialue	1	2	3	Jokialue	1	2	3
Tornionjoki	-27,26			Lätäseno	7,89		
Lainioälven	-26,96	-26,96		Könkämäeno	7,94		
Muonionjoki	-26,85	-26,85		Lainioälven	8,77	8,77	
Torneälven	-26,40	-26,40	-26,40	Tornionjoki		9,67	9,67
Lätäseno		-25,93	-25,93	Muonionjoki			9,84
Könkämäeno			-25,46	Torneälven			9,89

Tarkasteltaessa jokipoikasten ja vastaavilta koaloilta peräisin olevien kuonomerkattujen vaelluspoikasten keskimääräisiä $\delta^{13}\text{C}$ ja $\delta^{15}\text{N}$ isotooppisuhteita, tilastollisesti merkitseviä eroja havaittiin useilla koaloilla (Taulukko 6). Muutoksen suunta oli kuitenkin kaikissa tilastollisesti merkitsevissä tapauksissa odotettavissa olevan mukainen siihen olettamukseen perustuen, että jos jokipoikasen isotooppileima muuttuu, sen tulee muuttua niiden alueiden isotooppileiman suuntaan joiden halki se joutuu merelle matkatessaan uimaan. Tästä johtuen koalakohtaisen muutoksen suunnan ei tulekaan olla vakiomääräinen tai –suuntainen vaan kunkin koalan muutos tulee suhteuttaa siihen millaisia alueita alavirtaan liikuttaessa on tarjolla.

Taulukko 6. Tutkimuksessa määritetyt jokipoikasten ja kuonumerkittyjen vaelluspoikasten keskimääräiset (keskihajonta) $\delta^{13}\text{C}$ ja $\delta^{15}\text{N}$ isotooppiarvot koaloittain. Sarake N osoittaa analyysissä käytetyn näyttekoon (jokipoikasta / vaelluspoikasta). Sarake # viittaa kuvassa 5 käytettyihin koelakohtaisiin tunnusnumeroihin. Taulukkoon on merkitty myös koelakohtaiset tilastolliset erot jokipoikasten ja kuonumerkittyjen vaelluspoikasten keskimääräisten isotooppiarvojen välillä siten että ** tarkoittaa eroa jonka merkitsevyytaso $P < 0,01$.

Jokialue	Koealue	#	Jokipoikanen		Vaelluspoikanen		N
			$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	
Könkämäeno	Vuokkasenniva	1	-25.85 (0.64)	7.62 (0.92)			12 / 0
	Kelottiluspa	2	-24.55 (0.57)	7.32 (0.62)			8 / 0
	Kattilakoski	3	-24.86 (1.01)	7.65 (0.70)	-25.23 (1.30)	8.12 (0.69)	15 / 7
	Rappaskoski	4	-24.65 (0.42)**	7.23 (0.58)	-25.58 (0.71)	7.86 (0.64)	10 / 14
Lainioälven	Liedakka	5	-26.41 (0.14)	6.13 (0.38)			11 / 0
	Kenttäkoski	6	-27.28 (0.68)	7.17 (0.60)**	-27.01 (0.77)	8.45 (0.94)	14 / 9
	Suunsaari	7	-26.37 (0.38)	7.05 (0.54)			20 / 0
Lätäseno	Sienikoski	8	-27.65 (0.33)	8.89 (0.41)	-26.91 (0.71)	9.01 (0.77)	15 / 12
	Kinnerpuska	9	-26.69 (0.36)	6.74 (0.80)			10 / 0
Muonionjoki	Vähäkurrkio yl.	10	-25.16(0.25)	6.92 (0.57)	-25.94 (0.70)	7.89 (0.54)	10 / 3
	Rappaskoski	11	-26.53 (0.22)	7.95 (0.31)			10 / 0
Torneälven	Jatuni	12	-27.18 (0.28)	8.76 (0.47)			10 / 0
	Ollisenniva	13	-26.21 (0.65)	7.92 (0.80)			9 / 0
	Visantokoski	14	-26.97 (0.57)	8.13 (0.32)	-28.00 (-)	7.65 (-)	15 / 1
	Saarikoski yl.	15	-28.31 (0.69)**	9.99 (0.97)	-26.82 (0.70)	9.83 (1.09)	10 / 8
	Vanha Kihlanki	16	-27.14(0.17)	8.56 (0.53)			10 / 0
	Mukkaskoski	17	-26.91 (0.57)	9.04 (0.98)	-26.00 (-)	10.62 (-)	9 / 1
	Ääverkoski	18	-28.16 (0.37)**	10.01 (0.30)	-26.84 (0.36)	10.55 (0.35)	10 / 2
	Navettatieva	19	-25.87 (0.44)	9.36 (0.47)			10 / 0
Tornionjoki	Pitkääkoski	20	-25.95 (0.24)	9.22 (0.68)			5 / 0
	Seiviöniemi	21	-26.32 (0.33)	8.90 (0.59)			18 / 0
	Kärykoski	22	-26.98 (0.31)	10.07 (1.08)			8 / 0
	Lappeakoski	23	-26.38 (0.51)	8.80 (0.69)**	-26.40 (0.54)	9.89 (0.56)	10 / 7
	Kaartisenniva	24	-27.03 (0.25)	9.63 (0.65)	-27.02 (-)	9.83 (-)	7 / 1
Tornionjoki	Jarhoinen	25	-26.57 (0.33)	9.58 (0.82)			7 / 0
	Korpikoski	26	-26.28 (0.50)	9.38 (0.33)			10 / 0
	Turtola	27	-27.70 (0.37)**	9.98 (0.50)	-26.53 (0.63)	9.91 (0.73)	8 / 7
	Kattilakoski	28	-26.41 (-)	9.48 (-)			1 / 0
	Kauvonsaari	29	-24.84 (0.67)	9.11 (0.45)			5 / 0
	Vuennonkoski	30	-29.60 (1.07)	9.58 (0.60)	-28.70 (1.10)	9.62 (1.08)	18 / 7
	Matkakoski	31	-26.12 (0.91)	8.77 (0.50)			2 / 0
	Kukkolankoski	32	-26.80 (0.77)	8.95 (0.53)			9 / 0
	Vähänärä	33	-25.62 (0.98)	9.36 (0.53)			12 / 0
	Oravainen	34	-26.09 (0.61)	9.86 (0.60)	-26.33 (0.97)	9.38 (0.60)	18 / 5



Kuva 5. Koelakohtaiset keskimääräiset $\delta^{13}\text{C}$ ja $\delta^{15}\text{N}$ arvot Tornionjoen vesistössä lohjen jokipoikasilla (yläkuva) ja takaisinpyydyillä kuonumerkatuilla vaelluspoikasilla. Kunkin symbolin alla oleva numero viittaa Taulukossa 6 raportoituuihin koelakoodeihin.

4.5. Isotooppileiman käyttökelpoisuus kasvualueen tunnistamiseksi

Lohen jokipoikasten ja kuonomerkittyjen vaelluspoikasten alkuperää yritettiin ennustaa erotteluanalyysin perusteella. Tutkimuksen tässä vaiheessa kalojen alkuperäalueen selittävinä muuttujina käytettiin vain $\delta^{13}\text{C}$ ja $\delta^{15}\text{N}$ isotooppisuhteita. Lisäksi kuonomerkattujen vaelluspoikasten alkuperäalueen tunnistuksessa sovellettiin myös vaellusajankohtaa (ks. alla). Analyysi tulee huomattavasti tarkentumaan kun vetyisotooppiaineisto saadaan käyttöön SIN-LAB:in laadunvarmistuksen jälkeen ja kun vaellusajankohdan sijaan sovelletaan vaelluksen-aikaisia biologisia muuttujia kuten veden lämpötilaa ja -korkeutta (ks. kohta 6. Tutkimuksen seuraavat vaiheet).

Lohen jokipoikasten alkuperää ennustettiin ensin jokialuetasolla. Kun ryhmittelytasona käytettiin kuutta pääjokea, erotteluanalyysi luokitteli lohien jokipoikasista oikein 44 % (Taulukko 7). Analyysi pystyi erottelamaan yli puolet kaloista oikealle kasvualueelle Könkämäenolla, Lätäsenolla ja Torneälvissä (Taulukko 7) kun taas huonoin luokittelutulos syntyi Lainioälvillä ja Tornionjoella (Taulukko 7). Tähän oli syynä Lainioälvenin Sienikosken koelan kalojen sekoittuminen Muonionjoen näytteisiin ja myöskin Lainioälvenin yläosien luokittelu Lätäsenolta peräisin oleviin näytteisiin. Tornionjoen huonoon luokittelumenestykseen vaikutti puolestaan Vuennonkosken näytteiden luokittelu Muonionjoen kaloiksi (ks. myös kohta 4.4 jokipoikasnäytteiden vuosien välinen vaihtelu) ja laaja isotooppileimojen päällekkäisyys Torneälvin näytteiden kanssa.

Taulukko 7. Erotteluanalyysin tulokset jokialuetasolla lohien jokipoikasille käyttäen $\delta^{13}\text{C}$ ja $\delta^{15}\text{N}$ isotooppisuhteita. Kultakin riviltä (ts. alkuperäiset jokialueet) on korostettu solu, jolta suurin osa lohien jokipoikasista ennustettiin olevan.

Jokialue	Ennustettu alkuperä (%)						Yht.	
	Könkämäeno	Lainioälven	Lätäseno	Muonionjoki	Torneälven	Tornionjoki		
Aito alkuperä	Könkämäeno	71,1	6,7	15,6	0,0	6,7	0,0	100,0
	Lainioälven	0,0	33,3	35,3	25,5	0,0	5,9	100,0
	Lätäseno	21,4	7,1	67,9	3,6	0,0	0,0	100,0
	Muonionjoki	4,8	21,4	4,8	36,9	6,0	26,2	100,0
	Torneälven	7,8	2,0	,0	15,7	51,0	23,5	100,0
	Tornionjoki	3,1	0,0	0,0	24,7	38,1	34,0	100,0

Parempi luokittelumenestys saavutettiin kun käytettiin lähinnä leveyspiiriin, joen koon ja koealakohtaisiin erityispiirteisiin perustuvaa luokittelua joka pohjautuu isotooppisuhteissa subjektiivisesti havaittuihin eroihin (ts. kuvaan 5 perustuen). Tässä luokittelussa jokipoikasten alkuperä yritettiin jaotella viiteen eri ryhmään:

- 1) Vesistön yläosat (Koealueet 1-7 ja 9-10; ks. koealojen numerointi taulukosta 3 ja kuvasta 5),
- 2) Muonionjoen yläosat (Koealueet 11-14),
- 3) Muonionjoen ja Lainioälvenin alaosat (Koealueet 8 ja 15-18)
- 4) Torneälven-Tornionjoki kokonaisuus (Koealueet 19-29 ja 31-34)
- 5) Tornionjoen Vuennonkoski erillisenä koealanaan koealakohtaisen spesifisen isotooppileimansa takia (Koealue 30).

Tätä ryhmittelyä käyttämällä erotteluanalyysi luokitteli 74,4 % lohen jokipoikasista oikealle kasvualueelle perustuen pelkästään hiilen ja typen isotooppisuhteisiin (Taulukko 8). Suurin virheluokittelu tapahtui osan Muonionjoen alaosien näytteiden sekoittuessa Muonionjoen yläosien kanssa (22,2 %).

Taulukko 8. Erotteluanalyysin tulokset lohen jokipoikasille käyttäen viittä alueellisiin erityispiirteisiin perustuvaa ryhmää ja käyttäen $\delta^{13}\text{C}$ ja $\delta^{15}\text{N}$ isotooppisuhteita selittävinä muuttujina. Kultakin riviltä (ts. alkuperäiset jokiryhmät) on korostettu solu, josta suurin osa lohen jokipoikasista ennustettiin olevan.

Jokialue	Ennustettu alkuperä (%)					Yht.
	Ryhmä 1	Ryhmä 2	Ryhmä 3	Ryhmä 4	Ryhmä 5	
Aito alkuperä Ryhmä 1	83,6	10,0	0,9	5,5	0,0	100,0
Ryhmä 2	13,6	70,5	11,4	4,5	0,0	100,0
Ryhmä 3	1,9	22,2	63,0	7,4	5,6	100,0
Ryhmä 4	1,5	11,5	14,6	72,3	0,0	100,0
Ryhmä 5	0,0	5,6	16,7	0,0	77,8	100,0

Lohen jokipoikasten alkuperää ennustettiin myös suhteessa DIDSON luotaimen ylä- ja alapuolisiin jokialueisiin (yläpuoliset alueet; koealat 1-27, alapuoliset alueet; koealat 28 – 34). Erotteluanalyysin selittäjinä käytettiin pelkästään $\delta^{13}\text{C}$ ja $\delta^{15}\text{N}$ isotooppisuhteita, vaikka koealojen väliset isotooppisuhteet varsinkin Tornionjoen ylä- ja alaosien ja Torneälven välillä ovatkin hyvin samankaltaiset. Kaloista 67,1 % luokiteltiin oikein, ja DIDSON luotaimen alapuolisilta osilta luokittelumenestys oli 76,9 % (Taulukko 9).

Taulukko 9. Erotteluanalyysin tulokset suhteessa DIDSON luotaimen ylä- ja alapuolisiin osiin lohien jokipoikasille käyttäen $\delta^{13}\text{C}$ ja $\delta^{15}\text{N}$ isotooppisuhteita.

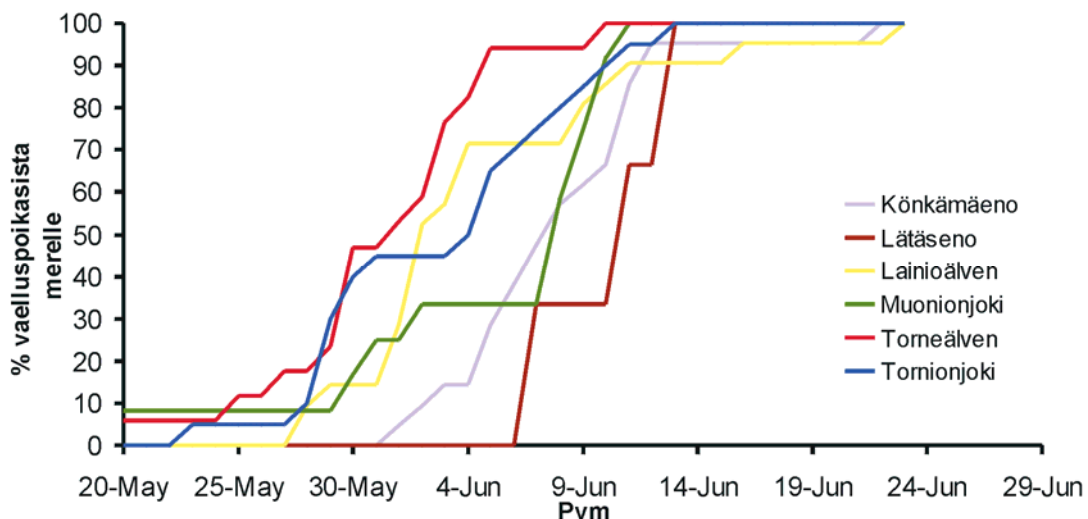
		Ennustettu alkuperä		
		DIDSON ylä	DIDSON ala	Yht.
Aito alkuperä	DIDSON ylä	64,9	35,1	100,0
	DIDSON ala	23,1	76,9	100,0

Kuonomerkittyjen vaelluspoikasten ryhmittelyssä jokialueitasolle käytettiin ensin vain hiilen- ja typen isotooppisuhteita jolloin 41,5 % kaloista ryhmiteltiin oikein (Taulukko 10). Huomionarvoista oli, että sekä Muonionjoen että Tornionjoen kaloja ryhmiteltiin laajalti Torneälvin ryhmään kuuluvaksi.

Taulukko 10. Erotteluanalyysin tulokset jokialueitasolla kuonomerkatuille vaelluspoikasille käyttäen $\delta^{13}\text{C}$ ja $\delta^{15}\text{N}$ isotooppisuhteita. Kultakin riviltä (ts. alkuperäiset jokialueet) on korostettu solu, jolta suurin osa lohien jokipoikasista ennustettiin olevan.

		Ennustettu alkuperä (%)						
Jokialue	Könkämäeno	Lainioälven	Lätäseno	Muonionjoki	Torneälven	Tornionjoki	Yht.	
Aito aluperä	Könkämäeno	61,9	9,5	28,6	0,0	0,0	0,0	100,0
	Lainioälven	0,0	38,1	19,0	4,8	19,0	19,0	100,0
	Lätäseno	33,3	0,0	66,7	0,0	0,0	0,0	100,0
	Muonionjoki	0,0	25,0	0,0	16,7	33,3	25,0	100,0
	Torneälven	5,9	11,8	0,0	29,4	47,1	5,9	100,0
	Tornionjoki	0,0	25,0	0,0	10,0	35,0	30,0	100,0

Kuonomerkkipalautusten perusteella voitiin kehittää karkea kumulatiivinen vaellusajankohtamalli (Kuva 6) jonka käyttöä koetettiin hyödyntää isotooppisuhteiden lisäksi jokialueen alkuperän selvittämisessä.



Kuva 6. Kuonumerkittyjen lohien vaelluspoikasten kumulatiivinen vaellusajankohta (ts. päivämäärä jolloin kala saatiin kiinni Tornion vaelluspoikaspyydöksessä). Alustavassa kumulatiivisessa mallissa käytettiin aineistoa kuonumerkkipalautuksista vuosilta 2006-2009 vaikkakin vaellusvuosi vuosien välillä vaihtelee ympäristömuuttujien arvoihin perustuen.

Kun tietoa kunkin jokialueen vaellusajankohdasta käytettiin isotooppiaineiston tukena, ryhmittelytulos parani ja vaelluspoikasista ryhmiteltiin oikein 51,1 % (Taulukko 11). Vaellusajankohdan hyväksikäyttö ryhmittelyssä auttoi varsinkin Muonionjoen osalta, joskin muidenkin jokialueiden ryhmittelytulos parani, Tornionjokea lukuun ottamatta.

Taulukko 11. Erotteluanalyysin tulokset jokialuetasolla kuonumerkatuille vaelluspoikasille käyttäen $\delta^{13}\text{C}$ ja $\delta^{15}\text{N}$ isotooppisuhteita sekä vaellusajankohdan kumulatiivista mallia. Kultakin riviltä (ts. alkuperäiset jokialueet) on korostettu solu, jolta suurin osa lohien jokipoikasista ennustettiin olevan.

		Ennustettu alkuperä (%)					
		Könkämäeno	Lainioälven	Lätäseno	Muonionjoki	Torneälven	Tornionjoki
Aito alkuperä	Könkämäeno	66,7	14,3	19,0	0,0	0,0	100,0
	Lainioälven	9,5	47,6	14,3	0,0	14,3	100,0
	Lätäseno	33,3	0,0	66,7	0,0	0,0	100,0
	Muonionjoki	0,0	25,0	0,0	50,0	16,7	100,0
	Torneälven	5,9	5,9	0,0	17,6	64,7	100,0
	Tornionjoki	0,0	30,0	0,0	15,0	30,0	100,0

Parempaan ryhmittelytulokseen päästään edelleen kuonomerkittyjen vaellupoikasierkin osalta jos käytetään leveyspiiriin, joen kokoon ja koealakohtaisiin erityispiirteisiin perustuvaa ryhmittelyä, vedyn isotooppeja ja vaellusajankohdan sijaan vaelluksen määräävien biologisten muuttujien arvoja (ks. Kohta 6. Tutkimuksen seuraavat vaiheet).

5. Tulosten tarkastelu

Isotooppianalyysillä pystyttiin tunnistamaan Tornionjoen eri vesistönsista peräisin olevien lohien vaelluspoikasten alkuperäisiä kasvualueita ja menetelmä todettiin käyttökelpoiseksi, joskin menetelmällä on myöskin omat rajoituksensa. Varsinkin vesistön yläosien poikasten erottelu alaosista näyttäisi olevan hyvinkin varmaa. Tornionjoen ja Torneälvin erotte- lu vain kahteen isotooppiin perustuen osoittautui vaikeaksi, mutta vedyn isotooppien tulosten tulkinta helpottanee näiden alueiden erittelyä (ks. 6. tutkimuksen seuraavat vaiheet). Isotooppianalyysillä pystyttiin selvittämään myös useita perusbiologisia seikkoja Tornionjoen vesistöalueeseen liittyen, ja lisäksi jo analysoidulla aineistolla pystytään vertailemaan esimerkiksi eri vesistönsien lohien jokipoikasten ja vaelluspoikasten rasvapitoisuuksissa (ja siten ehkä myös eloonjäännissä) mahdollisesti olevia eroja.

Samankaltainen ero vesiperhosten ja lohien jokipoikasten välillä $\delta^{15}\text{N}$ arvoissa joen ylä- ja alaosien välillä paljasti, että vaikka jokipoikasten $\delta^{15}\text{N}$ näytti keskimäärin rikastuvan ylä- juoksulta alaspäin tultaessa, rikastuminen ei ole seurausta esim. alajuoksun pidemmästä ra- vintoverkosta vaan pikemminkin maantieteellisestä $\delta^{15}\text{N}$ rikastumisesta Tornionjoen vesis- tössä pohjoisesta etelään tultaessa (esim. maankäytön eroista johtuen). Siten, lohien jokipo- kasten trofiataso vaikuttaa olevan sama koko Tornionjoen vesistössä. Samansuuruiset keski- poikkeamat vesiperhosten ja lohien jokipoikasten $\delta^{13}\text{C}$ ja $\delta^{15}\text{N}$ isotooppisuhteissa latvavesien ja joen alaosien välillä kertovat lisäksi ettei laajoja joen osa-alueiden välisiä liikkeitä joki- poikasvaiheessa tapahdu ja siten lohien jokipoikasten kudoksen isotooppileima kuvaa ravin- nosta assimiloitua isotooppisuhdetta kunkin kalan synnyinalueella. Erot $\delta^{13}\text{C}$ arvoissa vesi- perhosten ja lohien jokipoikasten välillä lienevät suoraa seurausta trofiatasolta toiselle siirryt- täessä tapahtuvasta isotooppien fraktioinnista, jossa painavamman isotoopin määrä lisääntyy suhteessa VPDB standardiin (McCutchan et al. 2003). Toisaalta, lohien jokipoikasten ruoka- valio koostuu luonnollisesti vain osin vesiperhosista ja koska Tornionjoen vesistön muiden pohjaeläinten isotooppiarvoja ei tunneta on mahdollista, että ravintona käytetään kohteita joiden $\delta^{13}\text{C}$ arvot ovat rikkaita suhteessa vesiperhosista mitattuihin arvoihin.

Vaelluspoikasten maksa- ja eväkudoksia vertailemalla havaittiin, että poikkeamat ku- dosten isotooppiarvojen välillä ovat hyvin samankaltaisia koko vesistössä. Kudosten iso- tooppiarvot eivät myöskään vastanneet toisiaan 1:1 suhteessa vaan maksan sekä $\delta^{13}\text{C}$ että $\delta^{15}\text{N}$ arvot olivat köyhtyneitä eviin verrattuna. $\delta^{13}\text{C}$ osalta tämä on suoraa seurausta maksan korkeammasta rasvapitoisuudesta, sillä rasvat ovat ^{13}C -köyhiä hiilihydraatteihin ja proteiini- neihin verrattuna (Post et al. 2007). C:N suhde kuvaa kudoksen rasvapitoisuutta siten, että jos kudoksen C:N suhde on alle 3,5, kudosta pidetään vähärasvaisena (< 5 % rasvaa), eikä rasvan määrä silloin vaikuta $\delta^{13}\text{C}$ suhteeseen (Post et al. 2007). Kun C:N suhde kasvaa, ku- doksen rasvapitoisuus nousee dramaattisesti ja joka puolestaan aikaansaa $\delta^{13}\text{C}$ suhteen köyh- tymisen suhteessa vähärasvaisen kudokseen. Koska C:N suhteen arvot noin 4 ja 6 välillä

vastaavat noin 1 – 3 ‰ $\delta^{13}\text{C}$ suhteen köyhtymistä, on selvää että erot $\delta^{13}\text{C}$ suhteessa evä- ja maksakudoksen välillä selittyvät näiden kudosten rasvapitoisuuden eroilla. Rasvapitoisuuden aiheuttaman $\delta^{13}\text{C}$ suhteen muutoksen korjaamiseksi on olemassa menetelmiä, mutta niiden soveltaminen tässä tutkimuksessa ei ole tarkoituksenmukaista, sillä kiinnostuksen kohteena eivät olleet absoluuttiset erot kudosten välillä sinänsä, vaan paremminkin onko muutos näiden kudosten isotooppisuhteista joen eri osa-alueiden välillä (ts. muuttuvatko isotooppisuhteet vaelluksen aikana). Koska isotooppisuhteiden ero kudosten välillä on samansuuruinen kaloilla joiden pitää vaeltaa satoja kilometrejä jokisuulle (latvaosien kalat) ja kaloilla jotka ovat valmiiksi lähellä jokisuuta (alajuoksun kalat), tulos kertoo, että smolttivaelluksenaikaista isotooppiassimilaatiota ei merkittävästi tapahdu. Kuonomerkittyjen vaelluspoikasten suomenäyteaineisto tukee tätä tulosta sillä kevään aikaista lisäkasvua oli havaittavissa ainoastaan kolmella kalalla (94:stä).

Minkä vuoksi isotooppisuhteissa havaittiin kuitenkin eroja tietyn alueen jokipoikasten ja samalta alueelta peräisin olevien kuonomerkittujen vaelluspoikasten välillä? On mahdollista että smolttituumisprosessi vaikuttaa kalan eväkudoksissa havaittuihin isotooppisuhteisiin (Jardine et al. 2004). Toinen mahdollisuus on, että Tornionjoen vesistön yläosissa tapahtuu ns. esismolttituumiseen liittyvää alavirtaan siirtymistä myöhään syksyllä. Linnansaari (2009) on havainnut tämänkaltaisia liikkeitä lohien esismolteilla hyvin alhaisissa veden lämpötiloissa. Isotooppikirjallisuudessa ei kuitenkaan ole olemassa lähteitä jotka tutkisivat lohien poikasten (tai minkään muidenkaan kalojen) kudosten isotooppiassimilaation nopeutta oloissa joissa kalojen ruokailu jatkuu, mutta jolloin somaattista kasvua ei kuitenkaan tapahdu useiden kuukausien aikana (ts. talvella). Isotooppitutkimukset ovat keskittyneet ravinnosta assimiloituvan isotooppileiman tutkimiseen aikana jolloin nopeaa somaattista kasvua tapahtuu, tai kalat eivät ruokaile lainkaan (Jardine et al. 2004). Esismolttiliikkeisiin, ja nimenomaan Tornionjoen vesistön yläosista alavirtaan suuntautuviin liikkeisiin viittaa jokipoikasvaelluspoikas isotooppisuhteen muutoksen suunta, joka oli loogisesti pääteltävissä (esim. Könkämäenon näytteet muuttuivat keskimäärin Muonionjoen isotooppileiman suuntaan, ja Muonionjoen näytteet puolestaan Tornionjoen näytteiden suuntaan) ja maksa-evä vertailut (ks. edellä) olivat osoittaneet, että muutos ei ole keväällä tapahtuvaa. Keskimääräinen $\delta^{15}\text{N}$ arvoissa havaittu rikastuminen jokipoikasten ja vaelluspoikasten välillä saattaa puolestaan olla seurausta siitä, että vaikka lohienpoikasten ruokailu talvella jatkuu (ja siten ehkä uuden isotooppileiman assimilaatio on mahdollista?), kalojen energiatasapaino on silti usein negatiivinen, ja lohienpoikaset saattavat menettää painoa. Tällöin kudoksissa olevat energiavarat mobilisoituvat joka saattaa puolestaan johtaa muihin kudostenvälisiin kemiallisiin prosesseihin. Esimerkiksi Doucett et al. (1999) havaitsi ^{15}N rikastumista aikuisten lohien maksakudoksessa talven aikana. Lisäksi Linnansaari (julkaisematon aineisto) on havainnut lohien jokipoikasten eväkudoksen $\delta^{15}\text{N}$ rikastumista noin 1,8 ‰ verran talven aikana Kanadalaisella lohijoella.

Jokipoikasten isotooppisuhteissa havaittiin eroja myös vuosien välillä. Nämä erot voivat aiheutua näytteenkeruuajankohdan eroista tai koealueilla (tai jopa jokialueilla) tapahtuneista isotooppiprosesseihin vaikuttavista muutoksista (esim. erilainen maankäyttö, muuttunut ihmistoiminnan aiheuttama kuormitus). Vaikka vuosien välisen isotooppisuhteiden muutos oli tämän tutkimuksen kannalta vähäinen, isotooppisuhteissa vuosien välillä tapahtuvat muutokset on kuitenkin syytä pitää mielessä, jos tavoitteena on (esimerkiksi myöhemmissä tutkimuksissa) koealuespesifisen (vrt. jokialuekohtainen) kasvialueen määrittäminen isotooppiarvoihin perustuen.

Kuonomerkittyjen vaelluspoikasten isotooppidataa tullaan käyttämään jokipoikasista saadun isotooppidatan ”korjaamiseen”. Toisin sanoen, jokipoikasdataa voidaan ”painottaa” kuonomerkittyjen vaelluspoikasten isotooppidatan ohjaamalla jokikohtaisilla kertoimilla, sillä vaelluspoikasten $\delta^{13}\text{C}$ ja $\delta^{15}\text{N}$ signaalissa tapahtunut keskimääräinen muutos oli pääsääntöisesti selitettävissä loogisella tavalla ja muuttui siihen suuntaan johon kalan uintireitin perusteella signaalin voisi olettaa muuttuvan (yksittäisiä tapauksia lukuunottamatta). Vaikkei muutoksen syytä pystytä olemassaolevalla tietämyksellä selvittämään (esim. smolttiutumisen ta johtuvat fysiologiset muutokset, talven aikaisesta nälkiintymisestä aiheutuvat muutokset tai syksyn aikana tapahtuva esismolttiutuminen, alavirtaan siirtyminen ja tästä aiheutuva $\delta^{13}\text{C}$ hidas muuntuminen ilman kalan lisäkasvua) aineisto on hyvin käyttökelpoinen tuntematonta alkuperää olevien vaelluspoikasten alkuperän selvittämisessä.

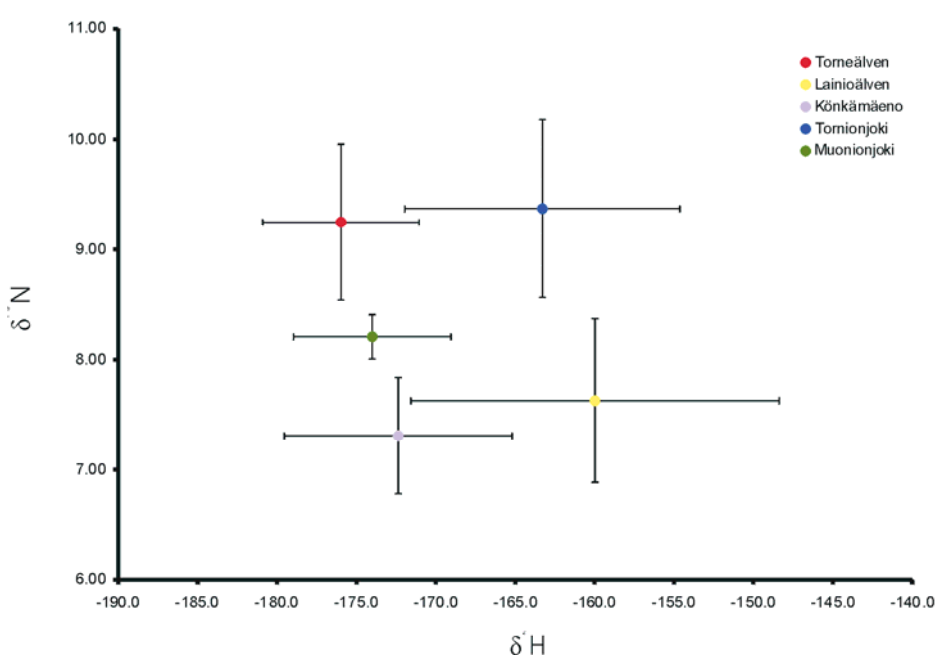
6. Tutkimuksen seuraavat vaiheet

Vetyisotooppisuhteet on analysoitu 66:lta kuonomerkatulta vaelluspoikaselta (Taulukko 1). Aineistoa ei ole vielä saatu käyttöön isotooppilaboratoriossa olevan laaduntarkastusjonon vuoksi (ts. laboratorio varmistaa analyysin onnistumisen ja tarkkuuden aina ennen aineiston lähettämistä tutkijoille). Kun aineisto saadaan käyttöön, vetyisotooppi lisätään erittelyanalyysiin kolmanneksi selittäväksi muuttujaksi. Vetyisotoopin sisällyttämisen erittelyanalyysiin tulee lisäämään alkuperäisten kasvualueiden tunnistustarkkuutta sillä alustavat tulokset antavat olettaa että lisätarkkuutta saavutetaan juuri niillä alueilla joilla $\delta^{13}\text{C}$ ja $\delta^{15}\text{N}$ arvot ovat antaneet huonoimmat tulokset (ts. eniten päällekkäisyyttä; Kuva 7).

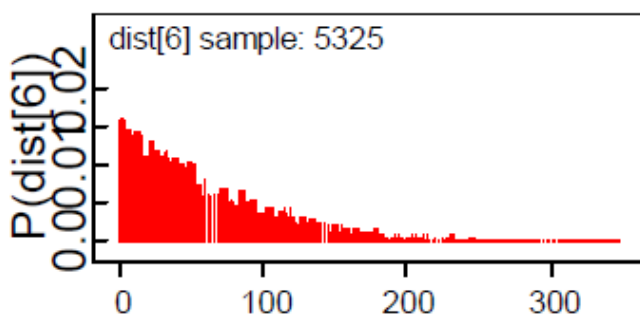
Vaelluspoikasten erittelyanalyysissä tullaan myös kokeilemaan veden lämpötilan, kumulatiivisen veden lämpötilan ja veden korkeuden ja vaelluspoikasen jokisuusta kiinnisaamisen yhteyden sisällyttämistä malliin. Kuonomerkittyjen vaelluspoikasten kiinnisaantijankohtien perusteella eri jokialueiden päävaellus voi ajoittua vaelluskauden eri kohtaan. Vuosien välillä ympäristöparametrit jotka määräävät vaelluksen ajankohdan lienevät parempia selittäjiä erittelyanalyysissä kuin absoluuttiseen vaelluspoikasen kiinnisaantijankohtaan perustuva kumulatiivinen malli.

Kun parhaiten jokipoikasia ryhmittelevät muuttujat on löydetty erittelyanalyysissä, jokipoikasten baseline-isotooppiaineistoa ”korjataan” vastaamaan kuonomerkattujen vaelluspoikasten isotooppiaineistoa. Tämän jälkeen voidaan tehdä ennusteita tuntematonta alkuperää olevien vaelluspoikasten alkuperäisten kasvualueiden tunnistamiseksi. $\delta^{13}\text{C}$ ja $\delta^{15}\text{N}$ ja $\delta^2\text{H}$ arvot on analysoitu noin 100:lta vuonna 2006 vaeltaneelta poikaselta. Analysoidut 100 vaelluspoikasta ovat edustava ja päävaellusajankohtaa suhteessa painottava otos koko vaelluspoikaspopulaatiosta ja siten analyysin tulokset voidaan yleistää kattamaan koko 2006 vaelluskautta. Lisäksi vuodelta 2005 on analysoitu lähes 60 vaelluspoikasta, jotta vuosien välistä vaihtelua eri jokialueiden vaellusosuuksissa pystytään vertailemaan.

Aineiston tarkempaan tilastolliseen analysointiin ja kasvualueihin ryhmittelyyn on lisäksi kehitteillä Bayesilaiseen päättelyyn perustuva malli, joka tuottaa todennäköisyysjakauman kunkin smoltin alkuperäalueen paikallistamiseksi (Kuva 8). Lopullinen Bayesilainen tilastomalli tulee hyödyntämään kaikkien kolmen isotoopin kasvualuekohtaista leimaa ja vaelluspoikasten vaellusajankohtaa.



Kuva 7. Alustava kaavio Tornionjoen vesistön eri jokialueiden $\delta^2\text{H}$ isotooppisuhteista. Huomionarvoista on Tornionjoen ja Torneälvin erottuminen $\delta^2\text{H}$ arvoihin perustuen, sillä juuri näiden kahden jokialueen isotooppisuhteiden päällekkäisyys on suurinta $\delta^{13}\text{C}$ ja $\delta^{15}\text{N}$ arvoihin perustuen.



Kuva 8. Esimerkkitulostus kehitteillä olevasta Bayesiläiseen päättelyyn perustuvasta todennäköisyysmallista. X-akseli kuvaa etäisyyttä Tornionjoen suulta ja Y-akseli isotooppiarvoihin perustuvaa todennäköisyyttä jolla kala on kultakin alueelta.

Rajajokikomisiolle tullaan toimittamaan Riista- ja Kalatalouden tutkimuslaitoksen Selvityksiä –sarjaan kirjoitettava raportti sen valmistuttua. Tämä selvitys tulee sisältämään tutkimuksen kaikki lopulliset tulokset ja päätelmät. Selvityksiä-sarjan raportin lisäksi Rajajokikomisiolle toimitetaan kansainvälisessä tieteellisessä sarjassa julkaistava englanninkielinen tutkimusartikkeli sen valmistuttua.

Kiitokset

Kiitämme suuresti Suomalais-Ruotsalaista Rajajokikomissiota, joka rahoitti tutkimuksen. Kiitokset myös Riista- ja Kalatalouden tutkimuslaitoksen Matti Ankkuriniemelle ja Kari Pulkkiselle sekä Fiskeriverketin Markku Kilpalalle avustuksesta näytteenotossa ja RKTL:n Hanna Iivarille ja Erkki Jokikokolle näytteiden valmistelusta ja lähetyksestä.

Viitteet

- Doucett, R.R., Booth R.K., Power, G. & McKinley, R.S. 1999. Effects of the spawning migration on the nutritional status of anadromous Atlantic salmon (*Salmo salar*): insights from stable isotope analysis. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 56, 2172-2180.
- Dysenius, M. & Nilsson, C. 1994. Fragmentation and flow regulation of river systems in the northern third of the world. *Science* 266, 753-762.
- Fry, B. 2006. *Stable isotope ecology*. Springer, New York, USA. 308 pp.
- ICES 2009.
- Jardine, T., S.A. McGeachy, C.M. Paton, M. Savoie, and R.A. Cunjak. 2003. Stable isotopes in aquatic systems: sample preparation, analysis and interpretation. *Can. Manusc. Rep. Fish. Aquat. Sci.* 2656: 39p.
- Jardine, T.D., MacLatchy, D.L., Fairchild, W.L., Cunjak, R.A. & Brown, S.B. 2004. Rapid carbon turnover during growth of Atlantic salmon (*Salmo salar*) smolts in sea water, and evidence for reduced food consumption by growth-stunts. *Hydrobiologia* 527, 63-75.
- Linnansaari, T. 2009. Effects of ice conditions on behaviour and population dynamics of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) parr. Väitöskirja, University of New Brunswick, Biology Department. 308 pp
- McCutchan J.H. Jr., Lewis, W.M. Jr., Kendall, C. & McGrath, C.C. 2003. Variation in trophic hift for stable isotope ratios of carbon, nitrogen, and sulfur. *Oikos* 102, 378-390.
- Peterson, B.J. & Fry, B. 1987. Stable isotopes in ecosystem studies. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 18, 293-320.
- Post, D.M., Layman, C.A., Arrington, D.A., Takimoto, G., Quattrochi, J. & Montana, C.G. 2007. Getting to the fat of the matter: models, methods and assumptions for dealing with lipids in stable isotope analyses. *Oecologia* 152, 179-189.
- Sinnatamby, R.N., Dempson, J.B. & Power, M. 2008. A comparison of muscle- and scale-derived $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ across three life-history stages of Atlantic salmon, *Salmo salar*. *Rapid Communications in Mass Spectrometry* 22, 2773-2778.
- Solomon, C.T., Cole, J.J., Doucett, R.R., Pace, M.L., Preston, N.D., Smith, L.E. & Weidel, B.C. 2009. The influence of environmental water on the hydrogen stable isotope ratio in aquatic consumers. *Oecologia* 161, 313-324.
- Vannote R.L., Minshall G.W., Cummins K. W., Sedell J.R. & Cushing C.E. 1980. The river continuum concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 37,130-137.