

■ Siken (*Coregonus lavaretus* L., 1758):

et artskompleks med en spennende evolusjonær historie og forvaltningmessige utfordringer

KJARTAN ØSTBYE

Artikkelen er fagfellevurdert.



Foto: Kjartan Østbye

SAMMENDRAG

Siken varierer mye i utseende innen og mellom vann. Her oppsummerer jeg egen, og til dels annen, relevant litteratur, for å reflektere rundt hvordan sikens utseende kan være påvirket av slektskap og tilpasninger til ulike forhold i innsjøen, og hvilke forvaltningmessige konsekvenser dette kan ha. Tre genetiske hovedlinjer (basert på mitokondrie-DNA (mtDNA)), som sannsynligvis overlevde i ulike refugier gjennom siste istid, har kolonisert nordlige deler av Europa. Også innen innsjøer kan ulikt utseendemessige sikbestander være delvis genetisk adskilt. Slike

bestander har en form for ufullstendig adferdsbarriere mot å parre seg med hverandre. Basert bare på utseendemessig variasjon kan nesten hver sikbestand beskrives innen binær nomenklatur til å være ulike taxonomiske arter, men dette er ikke hensiktsmessig av ulike årsaker. En viktig grunn her er at bestander som ikke er nært beslektet kan ha utviklet utseendemessige karaktertrekk gjennom parallell evolusjon. Det betyr at de uavhengig har utviklet seg mot samme form fordi de har levd under samme forhold, der karaktertrekk er strukturert av naturlig seleksjon. Like eller ulike karaktertrekk hos sik innen og mellom innsjøer kan oppstå via fenotypisk plastisitet (der den samme genotypen gir ulikt fenotypisk uttrykk i ulike miljøer) og naturlig seleksjon der morfene som er mest tilpasset et gitt miljø, får flest avkom. Mekanismene bak oppsplitting i genetikk og utseende innen- og mellom vann kan være bestemt av ulike faktorer. Den evolusjonære historien om hvor forfedrene kom fra med sine gener, er grunnleggende. Naturlig seleksjon plukker ut hvilke genkombinasjoner og karaktertrekk som går videre i neste generasjon gitt tilpasningsdyktighet utfra eksisterende variasjon. For mange arter og populasjoner kan oppvekstforholdene påvirke utseende og livshistorien ved at de er fenotypisk plastiske. Genetisk struktur og assosierte karaktertrekk kan også bli påvirket av tilfeldig genetisk drift og genflyt mellom populasjoner.

Mekanismen bak sympatrisk oppdeling i ulike former av sik innen ett og samme vann kan være økologisk nisje-delning, det vil si at de forekommende formene av siken er tilpasset til å utnytte de ulike delene av innsjøen forskjellig. Gitt tid og geografisk separasjon kan slike økologiske former være på vei til å bli gode biologiske arter via økologisk artsdannelse, noe våre data støtter. Det ser også ut til at flere innvandringer av ulikt utseende sik kan forekomme i samme vann via sekundær kontakt av allopatrisk utviklede (geografisk isolerte) mtDNA-linjer. Slike forhold gir forvaltningen utfordringer med identifisering av bestander, definering av enheter for bevaring, og høsting av denne evolusjonært interessante og gode matfisken. En kombinasjon av genetikk-, utseende- og livshistorieanalyser bør ligge til grunn for å foreslå og iverksette gode

forvaltningsenheter. I Norge har vi en stor sik-diversitet som vi må forvalte på en fornuftig og effektiv måte, slik at vi kan både høste av den og forske på den i framtiden.

BINÆR NOMENKLATUR OG TAXONOMI

Siken (*Coregonus lavaretus* L., 1758) ble beskrevet av den svenske vitenskapsmannen Carl Nilsson Linnæus (Carl von Linné) i året 1758. Forkortelsen L. viser til etternavnet til den personen som beskrev arten for første gang. Linné introduserte et nytt og godt egnet system for å klassifisere alle levende organismer i en binær nomenklatur. Det vil si å beskrive en organisme med kun to latinske navn der det første er et slektsnavn, og det andre er navnet på arten innen denne slekten. Her står *Coregonus* for slekten der flere arter forekommer, men der *lavaretus* er sikarten som forekom i vannet Linnæus hadde sitt eksemplar fra. I vår tid har dette systemet regler for hvordan man skal navngi nye arter i henhold til "Den internasjonale koden for zoologisk nomenklatur (ICZN)". Denne koden skal regulere hvordan vi forholder oss til beskrivelsen av en ny organisme når det gjelder (i) hvordan navn skal angis korrekt innen dette rammeverket, (ii) hvilket navn som skal brukes når det eksisterer konflikt mellom ulike navn (f.eks. hvis flere har beskrevet arten med hensyn til tid eller sted), og (iii) hvordan navn skal siteres i vitenskapelig litteratur. Dette settet av regler har blitt utviklet ved at vi setter navn på organismer utelukkende på grunnlag av organismens utseende (se en nylig revisjon av arter hos europeiske ferskvannsfisker i Freyhof og Kottelat (2007) basert på utseende). Det er imidlertid en rekke antagelser som ligger til grunn for at vi fortsatt velger å bruke dette systemet. En viktig antagelse her er at den utseendemessige forskjellen vi beskriver mellom for eksempel to arter, virkelig reflekterer den evolusjonære historien til artene, når det gjelder utviklingen og slektskapet til disse artene gjennom lang tid (det vil si over flere millioner år).

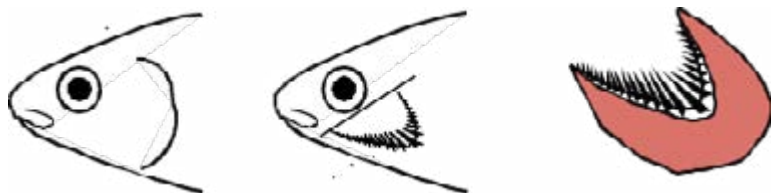
Det er i hovedsak fire mekanismer som gir opphav til forskjeller i utseende hos arter; (1) *naturlig seleksjon* (det vil si at de mest tilpasningsdyktige individer fører sitt avkom videre – naturlig seleksjon virker på

utseende gjennom det genetiske grunnlaget), (2) *mutasjoner* (det vil si tilfeldige endringer i basepar på arvestoffet (DNA) som kan føre til endringer i ulike trekk), (3) *genetisk drift* (det vil si tilfeldige hendelser i populasjonen på grunn av ytre krefter som for eksempel tilfeldig delvis uttørking av et vann der bare noen få individer overlever - og som da endrer den genetiske variasjonen i populasjonen), og (4) *fenotypisk plastisitet* (det vil si at utseendet til et individ avhenger av hvilket miljø det vokser opp i - slik at det vil ha ulikt utseende hvis det vokste opp i for eksempel to ulike vann). I tillegg har vi andre mekanismer som kan være med på å forme fordeling av trekk og utseendet av individer i en populasjon som *genflyt* (det vil si utveksling av genetisk materiale) mellom bestander innen arten (*intra-spesifikk*) og mellom arter (*inter-spesifikk*). Genflyt kan også beskrives som *hybridisering* (det vil si at bestander innen- og mellom arter utveksler genetisk materiale ved at de parrer seg med hverandre, men at første generasjon er levedyktig, men er normalt ikke reproduksjonsdyktig). Hvis slike intra- eller inter-spesifikke parringer forekommer, og avkommet også er levedyktig og reproduksjonsdyktig, kan *genomisk introgresjon* forekomme (det vil si at noe av arvestoffet kan utveksles og føres videre til de kommende generasjoner på kryss av bestander og arter). Mulighetene for endringer i utseende via ulike faktorer og mekanismer i naturen tilsier at det å benytte genetiske metoder i tillegg til morfologi kan, og vil, gi bedre informasjon når det gjelder å beskrive evolusjonære historier til forekommende arter, former, morfer og bestander.

ARTSKOMPLEKSET

Etter at Linné beskrev siken i 1758 (Linnaeus 1758) har mange studert denne arten i Eurasia og funnet at den varierer mye i utseende både innen og mellom vann. Dette kan være variable morfologiske trekk som for eksempel fiskens størrelse ved en gitt alder, kroppsform, antall finnestråler, farge, antall fiskeskjell, og formendringer i kroppsdelene og munn-deler (Berg 1948, Steinmann, 1950, Resethnikov 1968, Himberg & Lehtonen 1995, Svärdson 1998). Karakteristisk for siken er at det kan forekomme flere ulike utseendemessige typer (heretter kalt morfer) i samme vann, gjerne assosiert med ulike gyteplasser og/eller gytetider, eller med

forskjellig bruk av innsjøen i henholdsvis *littoralsonen* (i de strandnære grunne områder), *pelagialsonen* (åpne vannmasser langt fra land), og i *profundalsonen* (bunnområdet som er langt fra land) (Knudsen et al. 2003, Amundsen et al. 2004, Kahilainen & Østbye 2006).

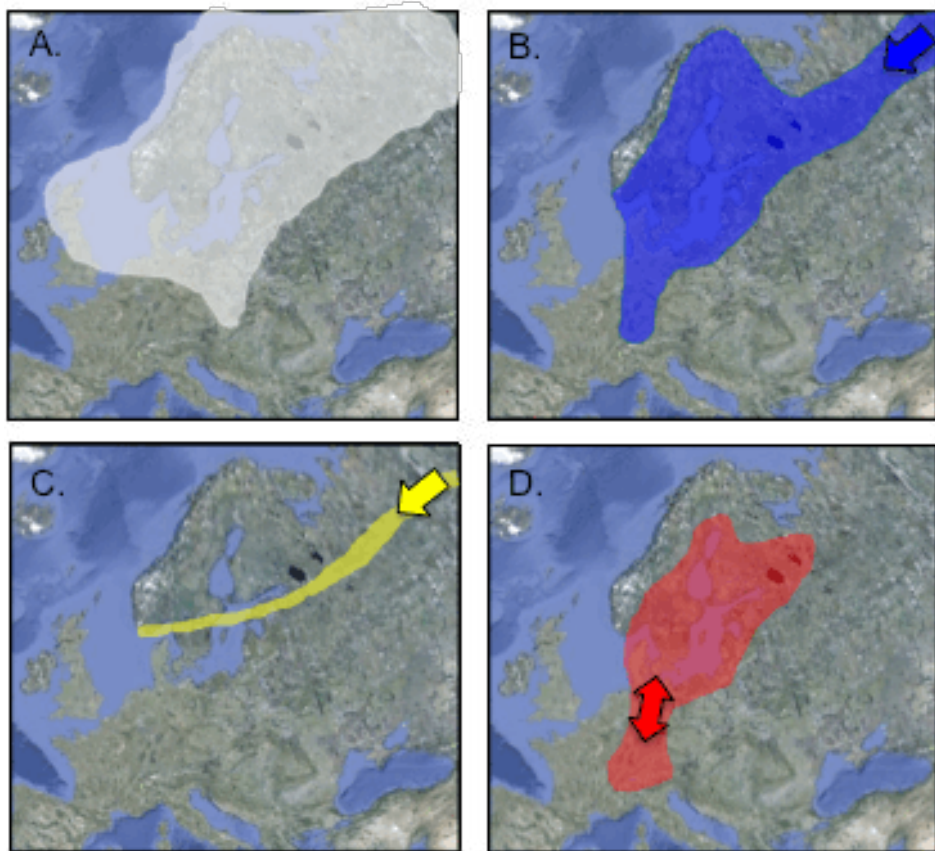


Figur 1. Sikhode, posisjon av gjellebuen, og gjellebuen med gjellestaver og lameller (rødt). Tegninger: Kjartan Østbye.

Tradisjonelt har antall gjellestaver (Figur 1), og i mindre grad lengden av gjellestavene, vært brukt til å gjenkjenne og navngi arter (Steinmann 1950, Himberg & Lehtonen 1995, Svärdson 1998), og etterhvert også former/morfer/bestander innen dette komplekset (Harrod et al. 2010, Siwertsson et al. 2010). Gjellestavene er ofte godt assosiert med næringsopptaket, der et tett gjellegitterapparat med lange gjellestaver ser ut til å være mer egnet for effektivt å spise små byttedyr som krepsdyr, mens et gjellestavapparat med korte- og få gjellestaver er bedre egnet for å spise større byttedyr som insekter og snegler (Kahilainen & Østbye 2006, Harrod et al. 2010). Arvbarheten til gjellestaver er relativt høy (se referanser i Svärdson 1970, 1998), noe som tilsier at fenotypisk plastisitet er relativt liten (det vil si i liten grad induert av miljøet). Imidlertid kan arvbarhet for et gitt trekk være forskjellig i ulike populasjoner på grunn av evolusjonær historie. Hvis en trofisk karakter er arvbar og er utsatt for naturlig seleksjon, så kan fordelingen av trekk i populasjonen endres over generasjoner gitt ulike selektive forhold der hvor fisken oppholder seg.

Variasjonen i livshistorie og morfologi har ført til taxonomisk forvirring da mer enn 200 arter av sik har vært beskrevet i Eurasia. Videre viser nye genetiske studier oppsplitting i både allopatriske og sympatriske morfer og populasjoner av sik (se for eksempel studier av Hudson

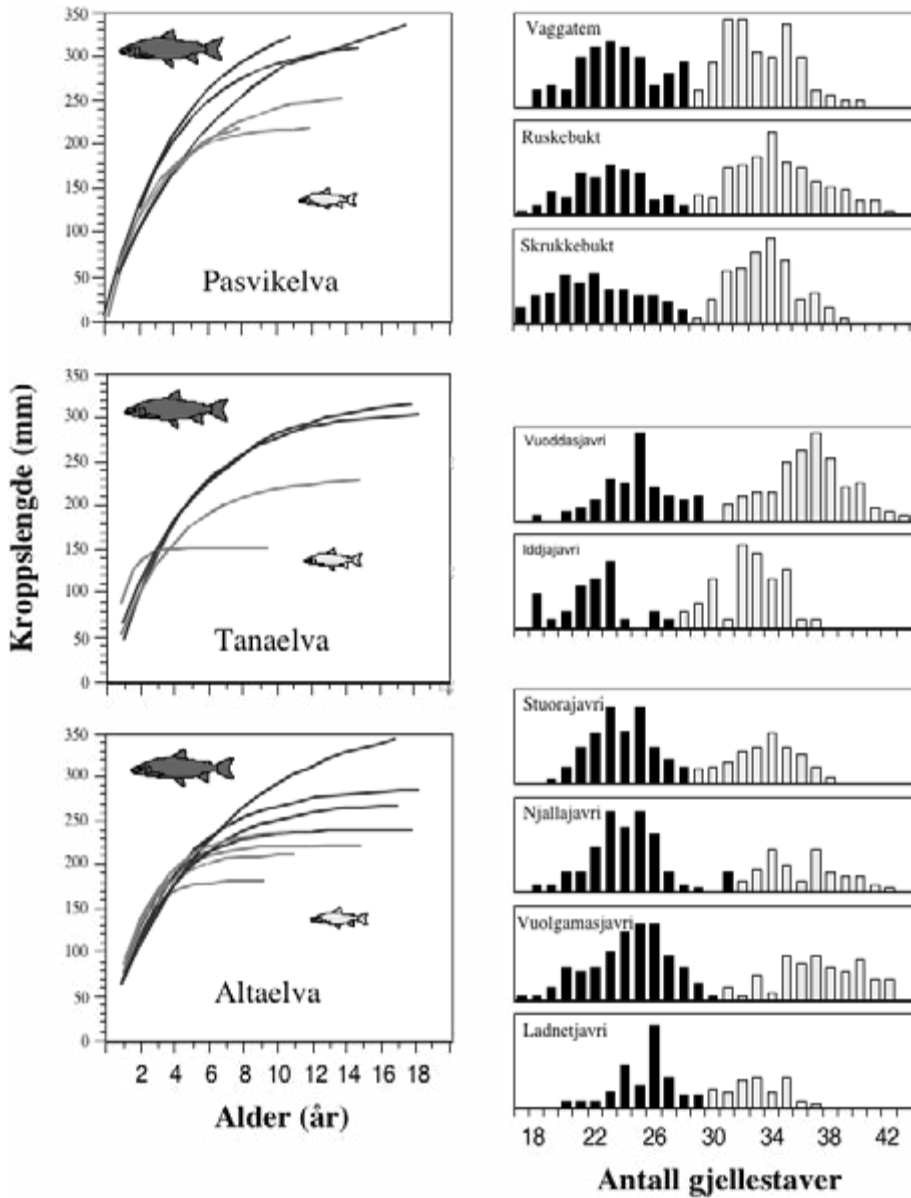
et al. 2007, Vonlanthen et al. 2009). En stor og nylig revisjon av Europas ferskvannsfisk beskriver et stort antall arter i *Coregonus* slekten basert på morfologiske karakterer (Freyhof og Kottelat 2007). Denne revisjonen har nå blitt tatt i bruk av noen forvaltningsmyndigheter i Europa, noe som sannsynligvis vil føre til at hvert eneste sik-vann kan/skal/bør forvaltes for seg, fordi hvert vann da etter denne revisjonen vil inneha minst en navngitt endemisk sik-art (dvs. en sik-art som kun finnes i dette vannet). Dette vil igjen få følger for høstingen av siken.



Figur 2. (A) Innlandsisens maksimale utstrekning i Nord-Europa ca. 20 000 år før nåtid (fritt avtegnet etter Mangerud et al. 2004). De tre genetiske hovedlinjer (basert på mtDNA clades) av sik som finnes i Nord-Europa: (B) den nord-europeiske linjen, (C) den sibirske linjen, og (D) den sør-europeiske linjen (basert på og fritt avtegnet etter Østbye et al. 2005a). Kartgrunnlag er hentet fra Google Earth programmet.

INNVANDRING AV SIK TIL NORD-EUROPA ETTER ISTIDEN

Basert på en genetisk markør (mitokondrie DNA (mtDNA)) som kun nedarves fra mor, kunne vi identifisere 3 genetiske hovedlinjer, med flere underlinjer, som har kolonisert Nord-Europa når vi analyserte mer enn 120 sik-populasjoner fra ulike vann (Østbye et al. 2005a) (Figur 2). De tre genetiske linjene (eller mtDNA clades) representerer mest sannsynlig opphold i tre glacielle refugier under siste istid i ulike geografiske områder med følgende utbredelse; (1) *Den nord-europeiske linjen* – hovedsakelig fra Nordvest-Russland til Danmark, men også helt ned til de sentral-europeiske alperegionene, (2) *Den sibirske linjen* – fra det arktiske havet til sørvestlige deler av Norge, og (3) *Den sør-europeiske linjen* – hovedsakelig fra Danmark til den europeiske alperegionen, men med utbredelse også i regionen rundt Østersjøen og de helt sørvestlige deler av Russland. Når vi talte antall gjellestaver på siken, eller benyttet data fra litteraturen fra de samme populasjonene, fant vi en stor variasjon. Denne variasjonen (13-48 staver) dekket mange tradisjonelle arter med hensyn til antall gjellestaver. Variasjonen i antall gjellestaver overlappet i stor grad, og så ut til å være like stor i to av de tre genetiske linjene (vi hadde få fisk fra den *sibirske linjen*). Vi fant ingen forbindelse mellom gjellestaver og genetisk identitet, noe som antyder at gjellestavene ikke reflekterer distinkte evolusjonære enheter som kan navngis i taxonomien. Antall gjellestaver kan sannsynligvis endres innen de genetiske linjene via naturlig seleksjon i innsjøene og vannforekomstene. Andre interessante funn her var at de tre genetiske linjene ble funnet i Drammensvassdraget, og at representanter fra den *sibirske linjen* hadde kommet seg helt ned i Sydvest-Norge til Orrevann på Jæren. Basert på våre og andres data (Bernatchez & Dodson 1994) ser det ut til at sik er representert i Sentral- til Nord-Europa med tre allopatrisk evolverte linjer (det vil si at de har utviklet seg i forskjellige geografiske områder), men at linjene også har sekundær kontakt (det vil si at genetiske linjer som har utviklet seg i ulike områder, etter hvert har fått kontakt etter istiden) i noen vann og vassdrag i Fennoskandia. Det ser også ut til at innen-sjø sympatrisk divergens (det vil si en genetisk oppsplitting i atskilte populasjoner fra ei morpopulasjon i vannet) i antall gjellestaver mellom populasjoner forekommer.



Figur 3. Gjellestavfordelinger i ni vann i Pasvikelva (3 vann), Tanaelva (2 vann) og Altaelva (4 vann) i Finnmark (basert på og fritt avtegnet etter Østbye et al. 2006). I det venstre panelet er lengde ved en gitt alder estimert for populasjonene av henholdsvis bentisk (mørk linje) og pelagisk sik (lys linje) for begge kjønn samlet innen morf x lokalitet. I det høyre panelet er gjellestavfordelingene for bentisk (mørk farge) og pelagisk sik (lys farge) i disse vannene for begge kjønn samlet innen morf x lokalitet gitt med frekvens på y-aksen og gjellestavantall på x-aksen.

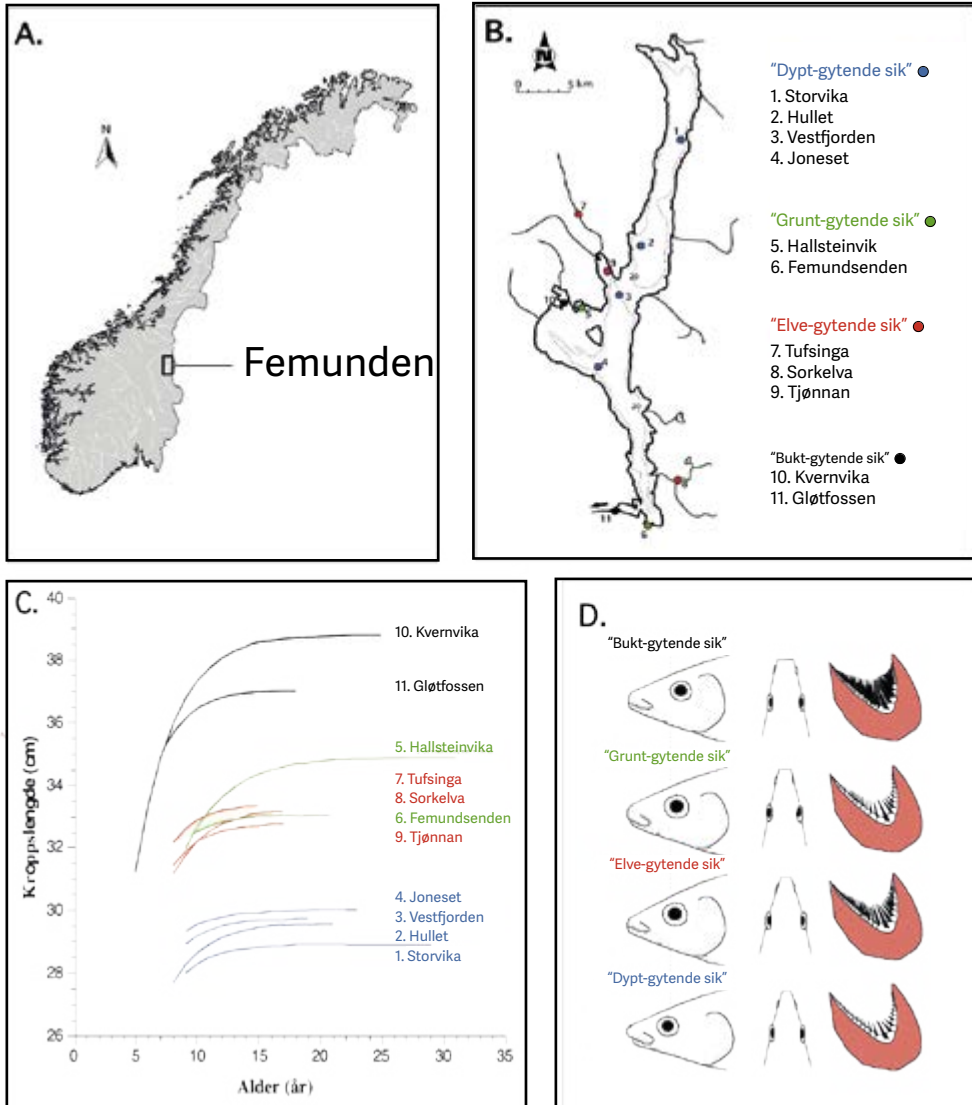
PARALLELL EVOLUSJON AV ØKO-MORFOLOGISKE KARAKTERER HOS SIK

For å undersøke om likhet i morfologi kunne skyldes parallell evolusjon i ulike vann på grunn av utnyttelsen av "like nisjer" med påfølgende likt seleksjonstrykk fra naturlig seleksjon (og tilnærmet like effekter av fenotypisk plastisitet), sammenlignet vi ni vann i tre elvesystemer i Finnmark (Østbye et al. 2006). I Pasvik-, Tana- og Altaelva undersøkte vi vann som hadde to samlevende bestander av sik; dette var en storvokst form som vesentlig levde i strand- og bunn-nære områder (heretter kalt bentisk/littoral morf), og en småvokst form som levde pelagisk (kalt pelagisk morf). Her fisket vi i littoralen og pelagialen og registrerte alder og lengde og talte antall gjellestaver. Mageprøver ble også analysert for å finne byttedyr-preferanser. Til slutt analyserte vi mtDNA sekvenser (som er nedarvet kun fra mor) og mikrosatellitter (som er utsatt for rekombinasjon; dvs. får genetisk bidrag både fra mor og far som avspeiles i avkommet, og slik viser en annen/nyere bestandsdifferensiering enn mtDNA på grunn av ulike mutasjonsrater). Resultatene viste at veksten (lengde ved en gitt alder) var forskjellig mellom pelagisk og bentisk sik, at disse hadde forskjellig gjellestavantall, der pelagisk sik hadde lengre og flere gjellestaver (ca. 30-42) enn bentisk sik (ca. 16-29) (Figur 3). Videre hadde de forskjellig diett og habitatbruk, der pelagisk sik var pelagisk og bentisk sik var bentisk/littoral. Den pelagiske siken ble kjønnsmoden ved en mindre lengde og alder enn bentisk sik. Mønsteret var likt når man sammenlignet innen de to morfene mellom de ni vannene. Når man så grupperte fisk basert på alle trekkene samlet, var resultatet at alle de pelagiske morfene utgjorde en gruppe, mens bentiske morfer utgjorde en annen gruppe. Dette resultatet kunne tilsi at vi faktisk hadde med to distinkte sik-arter å gjøre. Mikrosatellitene viste at samlevende pelagiske og bentiske morfer i hvert vann var delvis reproduktivt isolert (det vil si at individer parret seg med hverandre i mindre grad mellom morfer enn innen morfer i vannet). Videre, når alle fiskene fra de ni vannene i den samme genetiske analysen (mikrosatellitter) ble sammenliknet, ga resultatene støtte for at pelagisk og bentisk sik hadde utviklet seg uavhengig

i flere av disse vannene. Dette vil si at pelagisk og bentisk sik innen et vann er mer i slekt enn det like morfer faktisk er mellom vann. Basert på mtDNA var alle de undersøkte bestandene representanter for den *nord-europeiske linjen*. Dataene viste at vi har sympatrisk oppsplitting i henhold til to ulike nisjer, littoral og pelagisk nisje, og at tiden etter istiden kan ha vært lang nok for at de der kan ha utviklet seg til ulike arter/former/morfer. Dette betyr at de lokale forholdene er viktige for utviklingen av slike samlevende sikmorfer.

SYMPATRISK OPPSPLITTING AV SIKBESTANDER INNEN FEMUNDEN

Lokale fiskere i Femunden har lenge kjent til ulike morfer av sik som blir fanget på forskjellige steder i innsjøen, ulike habitater (littoralt og pelagialt) og som gyter til ulik tid og sted. Det ble derfor samlet inn 11 gytebestander som ble videre analysert morfologisk og genetisk (mtDNA og mikrosatellitter) (Østbye et al. 2005b). De 11 bestandene utgjorde to geografiske replikater av "bukst-gytende sik" (med gytetid november-desember), tre replikater av "elve-gytende sik" (september-oktober), fire replikater av "dypt-gytende sik" (november-desember) og to replikater av "grunt-gytende sik" (oktober-november) (Figur 4). I tillegg ble det samlet inn syv sikbestander i seks sjøer fra fire elvesystemer for å finne den mest sannsynlige immigrasjonsruten hos siken inn til Femunden etter istiden. Den morfologiske analysen omfattet 20 karakterer hvorav antall og lengde på gjellestavene var to av disse. Sikens alder og lengde i Femunden ble registrert slik at vi kunne beregne alder og lengde ved kjønnsmodning, samt den maksimale lengden (L_{oo}), i de 11 populasjonene. Resultatene viste at det var 3-4 morfologiske morfer av sik i Femunden, der disse sammenfalt godt med gytekategoriene (Figur 4). Det viste seg også at alle de tre "elve-gytende sik"-bestandene faktisk var morfologisk mye mer like hverandre enn med de andre gytekategoriene. Det samme resultatet gjaldt også for de tre andre kategoriene. De viktigste morfologiske karakterene som differensierte de fire gytekategoriene, var antall gjellestaver og gjellestavlengde. Fiskelengden ved en gitt alder var minst for alle "dypt-gytende sik" og størst for alle "bukst-gytende sik", mens den lå imellom disse to kategoriene når det gjaldt "elve-gytende sik" og "grunt-gytende sik".



Figur 4. (A) Femunden (kart laget av NINA, Trondheim), (B) de 11 undersøkte gyttepopulasjonene av siken i Femunden; to bestander av "bukt-gytende siken" (svarte sirkler)" (med gytetid november-desember), tre bestander av "elve-gytende siken" (røde sirkler)" (september-oktober), fire bestander av "dypt-gytende siken" (blå sirkler)" (november-desember) og to bestander av "grunt-gytende siken" (grønne sirkler)" (figuren er modifisert fra Næsje et al. 1992), (C) lengde ved en gitt alder estimert for de 11 gyttepopulasjonene (samme fargekode som for (B) over) (basert på og fritt avtegnet etter Østbye et al. 2005b), (D) grafisk tolkning av likheter og forskjeller i hodeform og gjellestavstruktur hos de fire gyttekategoriene hos siken i Femunden (fargekode som i (B, C)) (basert på og fritt avtegnet etter Østbye et al. 2005b).

Alder på siken i Femunden varierte mellom 5 - 28 år. Alder og lengde ved kjønnsmodning, den maksimale lengden (Loo), varierte også mellom populasjoner og morfer. Her var alder ved kjønnsmodning størst for "dypt-gytende sik" og minst for "bukst-gytende sik", mens lengde ved kjønnsmodning viste et omvendt mønster, der "bukst-gytende sik" var større ved kjønnsmodning enn "dypt-gytende sik". Den maksimale lengden i populasjonen (Loo) var større for "bukst-gytende sik" enn for "dypt-gytende sik". For disse tre populasjonsmålene lå "elve-gytende sik" og "grunt-gytende sik" mellom tallene for "bukst-gytende sik" og "dypt-gytende sik". Det er helt klart at disse sikmorfene har ulike livshistorier basert på disse målene.

Den morfologiske likheten mellom replikater bestander innen samme gytekategori tilsier at naturlig seleksjon og/eller fenotypisk plastisitet var lik innen kategorier, men ulike mellom kategoriene. I en analyse testet vi om dette mønsteret kunne "forklares" av naturlig seleksjon eller genetisk drift ved å sammenligne grad av reproduktiv isolasjon og grad av morfologisk forskjell. Kort sagt så fant vi støtte for en hypotese om at naturlig seleksjon på gjellstaver hadde vært viktig. Når det gjaldt genetisk struktur, fant vi at det var liten grad av parring mellom "elve-gytende sik" og de andre kategoriene. For "dypt-gytende sik" og "grunt-gytende sik" var det mer genflyt mellom disse, men liten genflyt til de andre kategoriene. De mest differensierte bestandene var "bukst-gytende sik" som hadde liten genflyt med de tre andre kategoriene. Selv om de to bestandene av "bukst-gytende sik" var meget like i livshistorie og morfologi, så var de meget sterkt genetisk differensierte og parret seg i meget liten grad med hverandre. Når det gjelder koloniseringen av Femund etter istiden, fant vi ved en kombinert morfologisk og genetisk analyse at Trysil-Klarälven var den mest sannsynlige innvandringsveien, men at Femunden også kan ha blitt kolonisert flere ganger. Resultatene antyder at tilpasning og oppsplitting av bestander kan ha skjedd etter koloniseringen, og således utgjør siken i Femunden et mulig eksempel på sympatrisk artsdannelse. Huitfeldt-Kaas (1918) mente imidlertid at siken i Femunden ble kolonisert gjennom Österdalsälven i Sverige via Vurrusjøen og Drevsjøen.

HYBRIDISERING OG GENOMISK INTROGRESSJON HOS COREGONUS

Ulike sikbestander innen vann kan reprodusere seg i mellom og sannsynligvis få levedyktig og fertilt avkom. Da er det betimelig å spørre seg om også dette kan foregå mellom ulike *Coregonus* arter. Derfor studerte vi (Kahilainen et al. 2011) et vann i Finland der det opprinnelig bare fantes sik. Der ble det satt ut lagesild (*Coregonus albula*) flere ganger på åttitallet, noe som førte til at arten etablerte seg der. Siken regnes for å være en generalist og utnytter alle innsjøhabitater, mens lagesilda er en pelagisk spesialist på små krepsdyr. Vi forventet derfor at de to artene hadde ulike nisjer (leveområder) i vannet. Videre forventet vi at inter-spesifikke hybrider skulle ha en morfologi som var intermediær og at hybrider skulle ha problemer med nisjebruk, da de ikke ville være tilpasset noen av nisjene basert på morfologi og eventuelt fysiologi. Vi undersøkte lengde ved alder og morfologi ved å måle karakterer, talte gjellestaver og målte lengden på gjellestavene, undersøkte mageprøver (og to stabile isotoper (Karbon (C; $d_{13}C$), Nitrogen (N; $d_{15}N$)); dvs. en kjemisk analyse av hva fisken har spist det siste leveåret) og parasitter, og det ble også registrert hvor siken ble fanget (pelagisk, littoralt, profundalt). Den av oss med størst kjennskap til fisken i området, definerte etter fangsten om fisken var sik, lagesild og hybrid basert på generelle ytre trekk. Etterpå brukte vi mtDNA og mikrosatellitter for å differensiere mellom sik, lagesild og hybrider. Vi kunne sortere alle individene til seks kategorier basert på mikrosatellitene; (1) "genetisk ren" sik, (2) "genetisk ren" lagesild, (3) F1 (det vil si første generasjon av sik x lagesild), (4) F2 (det vil si første generasjon av kun F1 individer sammen), (5) tilbakekrysning av F1 til lagesild, og (6) tilbakekrysning av F1 til sik. Resultatene viste at fem av de seks genetiske kategoriene var til stede i vannet (vi fant imidlertid ikke F2). Det var et meget godt samsvar med det vi kategoriserte som sik, lagesild eller hybrider i felt, basert på utseende og det vi fant i laboratoriet når det gjaldt genetiske kategorier. Videre så vi på retningen av genetisk introgressjon ved å bruke mtDNA og mikrosatellitter sammen. Her var de fleste tilbakekrysningene fra F1 til sik (bare halvparten av dette var fra F1 til lagesild). Genflyt og den genetiske

introgresjonen var større fra lagesilda til siken enn omvendt. Morfologisk var hybridklassene (3, 5, 6) intermediære til de rene foreldre-kategoriene (1, 2). Gjellestavantallet viste her et forventet mønster med de genetiske kategoriene på mikrosatellitter. Dette er interessant da det ser ut til at arvbarheten til gjellestaver er høy, og at gjellestavantallet kan endres ved det genetiske bidraget fra ulike bestander og morfer til avkommet. Det viser videre at det å kun bruke gjellestavantall som en taksonomisk karakter, sannsynligvis ikke holder mål. Dette har vært tradisjonen i blant annet Sverige i lang tid. Alle de fem genetiske kategoriene brukte like deler av vannet, spiste stort sett samme byttedyr, men hadde litt ulik forekomst av parasitter. Veksten for hybridene var ikke dårligere enn for de rene foreldre-kategoriene. Vi fant ingen indikasjoner på at det var økologisk seleksjon mot hybridene. Våre data viser faktisk at genflyt kan foregå mellom gode arter innen *Coregonus* slekten (i hvert fall mellom sik og lagesild), og at genflyt på kryss av arter kan ha vært medvirkende for å skape den store fenotypiske variasjonen vi kan finne hos *Coregonus lavaretus* bestander i dag.

ØKOLOGISK ARTSDANNELSE HOS POSTGLACIAL SIK – ET GENERELT FENOMEN?

Økologisk artsdannelse skjer når en populasjon splitter seg opp i to enheter på grunn av bruk av ulike nisjer som for eksempel i et vann der noen individer utnytter bentiske områder og andre benytter pelagiske områder (Bernatchez et al. 2010). Gitt tid og naturlig seleksjon over generasjoner så kan individer bli morfologisk forskjellige, populasjonene bli tilpasset til hver sin økologiske nisje, og genetisk differensiering mellom populasjoner kan oppstå sekundært.

Et nyere studie av til dels de samme populasjonene som ble analysert i Østbye et al. (2005a, b og 2006) har vist seg å frembringe noen interessante resultater. Her sammenlignet Præbel et al. (2013) tre lokaliteter som hver hadde tre morfer av sik; bentisk/littoral, pelagisk og profundal morf. Disse 9 gruppene ble sammenlignet med hensyn på 17 mikrosatellitter, og to stabile isotoper (Karbon (C; $d_{13}C$), Nitrogen (N; $d_{15}N$)) for å

kvantifisere de ulike morfenes nisjebruk. Målet var å kvantifisere genetisk slektskap, forskjeller i gjellestaver, samt å vurdere om forskjellene i gjellestaver kunne skyldes naturlig seleksjon ved sammenligning med den nøytrale genetiske differensieringen. Resultatene viste at siken differensierte adaptivt langs to ressurs-akser; (1) littoral-pelagisk akse, og (2) en mer variabel littoral-profundal akse. Videre foreslo resultatene at den profunde morfene hadde oppstått flere ganger fra den opprinnelige bentisk/littorale siken, mens den pelagiske siken derimot så ut til å ha kun en evolusjonær opprinnelse og kun en innvandring som koloniserte alle de tre innsjøene. Resultatene foreslo også at det var sterk naturlig seleksjon som lå bak dannelsen av det observerte mønsteret av gjellestaver i de ulike morfene assosiert med de tre innsjø-ressurs-aksene. Samlet støttet resultatene et relativt komplekst evolusjonært scenario av sympatrisk økologisk artsdannelse (oppsplitting i adaptive morfer innen innsjøen etter innvandring), men der også allopatriske divergensprosesser (utvikling i ulike glacielle refugier eller geografiske områder) var viktige. Det er fortsatt uklart om den bentisk/littorale og pelagiske morfene koloniserte vannene samtidig eller om det var en tidsforskyvning mellom innvandringene (noe som vil bli studert videre). Andre studier utenfor Skandinavia støtter våre funn, men det er også funnet ulikheter. Hvis man sammenligner resultatene i Præbel et al. (2013) med tidligere resultater i mine studier, ser man at man får økt kunnskap med innsats og bruk av nye metoder og systemer. En slik jevnlig oppgradering og bruk av kunnskap bør benyttes av våre forvaltningsmyndigheter.

HVORDAN FINNE FORNUFTIGE FORVALTNINGSENHETER FOR SIKBESTANDER?

Dagens forvaltning av sik i Norge har ikke definert noen bestemte enheter som er underlagt et spesielt forvaltningsregime. I så henseende ser det ut til at sik nå forvaltes som en art i Norge, selv om det er mange bestander med ulikt utseende som er til dels reproduktivt isolert. Hos andre arter av ferskvannsfisk forvalter man bestander som ofte er definert som geografiske enheter. Et overordnet mål for forvaltningen (av ferskvannsfisk og

deres bestander) bør være å sikre at vi ikke påvirker naturlige prosesser unødvendig for at bestandene kan fortsette å utvikle seg. Dette vil sikre at de har sin egen uforstyrrede dynamikk, og at vi kan ha disse ressursene bevart og høste av dem i lang tid framover. Gitt de begrensede økonomiske ressursene til biodiversitetsbevaring og forvaltningstiltak generelt, bør man prioritere de viktigste *evolusjonære enhetene* (se diskusjon under) og ønskelige høstbare ressurser. Bevaring av evolusjonære enheter og høsting må innarbeides i forvaltningen slik at begge mål kan oppnås samtidig (hvis mulig?). For å oppnå dette må man ha grunnleggende kunnskap om fiskebestandene når det gjelder bestandsdefinering, bestandsstørrelse, populasjonsstruktur, populasjondynamikk og eventuelle effekter av høsting. En ny måte å tenke på her er *adaptiv forvaltning* der man fortløpende tar i bruk ny kunnskap fra forskningen for på best mulig måte å sikre levedyktigheten til bestander for framtiden. Det er flere steg for å nå dette idealet. Først må man identifisere hvilken art man undersøker, dette kan være problematisk når det gjelder sik hvis man bare bruker morfologisk definerte arter, som vi har diskutert tidligere. Deretter må man undersøke populasjonsstrukturen for å identifisere unike bestander, dvs. finne reproduktivt isolerte enheter. Neste steg vil være å vurdere hvilke former/morfer/bestander/egenskaper som utgjør de viktigste evolusjonære enhetene. Dette er ikke liketil, men det finnes metoder og angrepsvinkler. Et meget viktig moment er bestandsstørrelsen, dvs. om de er store, små eller i ferd med å dø ut (jfr. rødlista DN). Med dagens nye genetiske metoder er det faktisk mulig å gi egnede estimater på flere av disse viktige momentene for forvaltningen.

En måte å vurdere slike enheter for forvaltningen er via konseptet om "*Evolusjonære Signifikante Enheter* (heretter kalt ESU)" (Waples 1995). Dette rammeverket brukes i USA for å finne enheter når det gjelder å definere og velge hvilke enheter som skal prioriteres under "*Endangered Species Act*". Sistnevnte er et lovverk for å liste opp enheter som skal tas vare på i forvaltningen. Dette er ofte sårbare eller truede arter, men ESU-er brukes også mye for vanlige arter der man finner variasjon under artsnivået; det vil si mellom populasjoner. Det er også mulig å bruke ESU på høstbare ressurser der vi ønsker å ta vare på bestemte trekk for menneskelig konsum

(som for eksempel høy vekstrate i en gitt bestand). Et annet konsept er "Forvaltningsenheter (management units; heretter MU)", dette kan brukes sammen med ESU-er for å definere prioriterte enheter for forvaltningen under ESU-nivået (Moritz et al. 1995). Generelt kan man vektlegge forskjellige trekk når det gjelder å prioritere bestander som skal forvaltes spesielt. Genetiske metoder er godt egnet for dette formålet (med eller uten tilleggsinformasjon om morfologi, livshistorie, fysiologi, gener og andre tilpasningstrekk), fordi man ofte kan få god informasjon om populasjonene uten å ta livet av individene. En populasjon må tilfredsstille to kriterier for å være en ESU; (1) må være reproduktivt isolert (mitokondrielt – ha ulike mtDNA sekvenser) fra andre populasjonsenheter av samme art, og (2) må være en viktig komponent i den evolusjonære "arven" hos arten (hvordan vi nå skal definere dette). Videre, for at en populasjon skal være en MU, så må populasjonen ha signifikante forskjeller i allelfrekvenser (må ha ulik fordeling av genetiske varianter (som kan være like) ved et eller flere locus) på nukleære eller mitokondrielle lokus. Her reflekterer mtDNA generelt en eldre evolusjonær historie (ESU) enn det mikrosatelitter (MU) gjør. Metoden er i kontrast til den tradisjonelle morfologiske metoden som brukes innen binær nomenklatur og taxonomi, ved at den også ser på den genetiske historien til populasjonene i tillegg til utseendet. Det beste er sannsynligvis å benytte all relevant tilgjengelig informasjon.

Hvordan passer så siken inn i dette foreslåtte EUS-MU-rammeverket med hensyn til utseende, livshistorie, taxonomi og de genetiske dataene? Hvis man strengt fulgte retningslinjer fra Freyhof og Kottelat (2007) ved å sette binære navn på morfologisk divergente sikbestander, så antar jeg at vi kan definere en eller flere sikarter i hvert eneste vann vi undersøker. Dette er imidlertid lite hensiktsmessig, og en slik metode er basert på relativt lite informasjon. Følgene av å bruke en slik navnssetting av arter er at vi vil få store begrensninger med å fiske i disse vannene, fordi de etter definisjonen vil inneholde endemiske arter (som er fredet/sårbare eller lignende). Denne navnssettingen er også lite hensiktsmessig fordi den ikke tar hensyn til fenotypisk plastisitet og parallell evolusjon. Det er mer hensiktsmessig å bruke morfologi og økologisk nisjebruk i sammenheng med genetiske mål på både identitet og genflyt. Et annet relevant problem er

relatert til de to samlevende sikmorfene i de studerte Finnmarksvannene, hvor replikater av samme morf er like mellom vann. Hvis det er riktig (basert på våre genetiske metoder) at samme morf har oppstått uavhengig, så har de ulik evolusjonær historie (i hvert fall basert på mikrosatelitter). Hvis de er morfologisk like, skal de morfologisk grupperes innen samme binære nomenklatur, dvs. de skal gis samme latinske navn. Dette er problematisk da morfologisk likhet ikke samsvarer med evolusjonære historie. Her vil man da ha to likt utseende fisker som faktisk kunne ha hatt to ulike latinske navn - der den eneste måten å finne ut dette på er å bruke genetiske markører.

Hvis vi videre ser på innvandringen av siken til Norge, finner vi tre genetiske hovedlinjer (dvs. med flere underlinjer) – slik sett kan vi definere tre ESU-er, nemlig de tre genetiske -glaciale linjene; (1) *Den nord-europeiske linjen* – fra Nordvest-Russland til Danmark, (2) *Den sibirske linjen* – fra arktiske havet til sørvestlige deler av Norge, og (3) *Den sør-europeiske linjen* – fra Danmark til den europeiske alperregionen. Når vi ser på differensiering på regional skala, så har vi flere MU-er innen Finnmarkspopulasjonene og Femunden, men alle består av (1) *Den nord-europeiske linjen* og kan da betraktes som en ESU samlet. Slik sett skal hver av de pelagiske og bentiske morfene i de ni Finnmarksvannene forvaltes som opptil 18 ulike MU-er. Dette betyr at f.eks. to pelagiske morfer fra to vann skal forvaltes som to forskjellige MU-er, selv om de er meget like når det gjelder morfologi og livshistorie. Innen Femunden kan man videre definere 3-4 MU-er, gytekategoriene ”buktt-gytende sik”, ”elvet-gytende sik”, ”dypt-gytende sik” og ”grunt-gytende sik”. Det er imidlertid usikkert om det skal være tre eller fire MU-er basert på observert genflyt mellom ”dypt-gytende” og ”grunt-gytende sik”. Hvis vi tar for oss resultater fra Præbel et al. (2013), så kan vi foreslå at de tre vannene hver har 3 MU-er (bentisk/littoral, pelagisk og profundal sikmorf), men der den pelagiske siken ser ut til å ha kun ett opphav. Opprinnelsen til de profunde morfene ser imidlertid ut til å være betinget av tilstedværelsen av den bentiske morfene, en økologisk prosess som har skjedd tre ganger. Det er her innlysende at man i forvaltningen ikke kan bevare morfer helt uavhengig

av det miljø de faktisk har oppstått i, eller å bevare sik kun i ett miljø – da dette sannsynligvis vil hindre den videre evolusjonen av tilpasningsdyktige morfer og populasjoner for framtiden.

Det er også andre aspekter som er meget viktige å vurdere når det gjelder å påvise egnede forvaltningsenheter, og hvordan man faktisk skal forvalte slike enheter under ulike typer av forstyrrelser som skjer ved for eksempel høsting av ressurser og menneskelige påvirkninger. De genetiske analysene skal ideelt reflektere den ”nøytrale evolusjonære historien”, dvs. at de genetiske markørene vi bruker ikke er under seleksjon. Hvis markørene er under seleksjon, så kan man tenke seg at for eksempel to populasjoner i ulike vann er like genetisk, men ikke på grunn av gammel ”nøytral” evolusjonær historie, men på grunn av likt seleksjonstrykk. Et annet viktig moment er at man med nøytrale markører ikke direkte kan se hendelsene av naturlig seleksjon. Da bør man anvende genetiske markører for viktige gener innen for eksempel fysiologi (et eksempel her kan være tilpasninger til kaldt/varmt vann, vekstrate). Det er kanskje akkurat slike adaptive varianter vi også ønsker å bevare ut fra et menneskelig synspunkt (god vekst hos fisk?). Hvis sikbestander kan splittes opp innen vann på relativt kort tid (i alle fall etter istiden), og at polymorfe bestander ikke finnes i ethvert vann, så tilsier dette at vannene er ulike når det gjelder muligheten for en adaptiv oppsplitting og da videre økologisk artsdannelse. Dermed kan ikke miljøet fisken vokser opp i unntas i forvaltningen, fordi dette sannsynligvis vil medføre at det ikke er grobunn for den variasjon vi har oppdaget, hvis man endrer miljøet for fisken. Når det gjelder mer høstingsrelaterede spørsmål, kan man spørre seg om det kan ha effekter på populasjonsdynamikken til sikmorfer, og da bevaringen av biologisk diversitet hos siken ved ulike høstingsregimer. Hvis det er slik at to sikmorfer eksisterer i samme vann fordi de har ulike økologiske nisjer, og at relativ frekvens av morfene er styrt av interaksjoner (frekvensavhengig eller tetthetsavhengig fitness (den evolusjonære gevinsten ved at et individ får barn)) mellom morfene, så kan man få endrede forhold hvis man høster kun på den ene morfen. Et annet og meget relevant spørsmål er hvordan man skal forholde seg

til populasjoner som består av representanter fra flere enn én ESU eller MU, som for eksempel under sekundær kontakt av allopatriske linjer eller bestandsmigrasjoner, eller til individer som har en såkalt "blandet genetisk bakgrunn" fra hybridisering og/eller genomisk introgresjon. Dette er relativt komplekse forhold, og det er ikke noe enkelt svar på de skisserte spørsmålene, annet enn at man bør studere i detalj og vurdere forhold i hvert tilfelle.

For å konkludere kan man si at siken vår viser meget stor diversitet når det gjelder utseende, livshistorie, innvandringshistorie, genetisk struktur, samlevende former og deres evolusjonære opprinnelse. Siken kan gi grunnlag for et meget godt modell-system til forskningen, og for å foreslå forvaltningsenheter under artsnivået for forvaltningen. Det finnes i dag metoder for å svare på en rekke av de spørsmålene som bør ligge til grunn for å prioritere hvilke enheter som skal gis spesiell forvaltning. Her vil det være viktig å benytte all relevant informasjon som for eksempel morfologi, livshistorie, selekterte trekk og genetiske markører (selekterte og nøytrale). Siken er meget godt egnet for å belyse generelle utfordringer og løsninger for å påvise, foreslå og iverksette egnede tiltak i en forskningsbasert forvaltning.

TAKK TIL

Eivind Østbye for gode råd og korrekturlesning, Torstein Storaas og Kjell Langdal for initiativ til å lage denne boka samt korrekturlesning og til medforfatterene på sikartiklene.

REFERANSER

- Amundsen, P. A., R. Knudsen, A. Klemetsen, and R. Kristoffersen. 2004. Resource competition and interactive segregation between sympatric whitefish morphs. *Annales Zoologici Fennici* 41: 301-307.
- Berg, L. S. 1948. Freshwater fishes of the U.S.S.R. and adjacent countries. Zoological institute academy Nauk Moskow USSR 1, volume 1 (In Russian). English translation, 1962: Office of technical services, department of commerce, Washington, DC.

- Bernatchez, L., and Dodson, J. J. 1994. Phylogenetic relationships among Palearctic and Nearctic whitefish (*Coregonus* sp.) populations as revealed by mtDNA variation. *Canadian Journal of the Fisheries and Aquatic Sciences* 51: 240-251.
- Bernatchez, L., S. Renaut, A. R. Whiteley, D. Campbell, N. Derome, J. Jeukens, L. Landry, G. Lu, A. W. Nolte, K. Østbye, S. M. Rogers, and J. St-Cyr. 2010. On the origins of species: insights from the ecological genomics of whitefish. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 365: 1783-1800.
- Harrod, C., J. Mallela, and K. K. Kahilainen. 2010. Phenotype-environment correlations and character displacement in a putative fish radiation. *Journal of Animal Ecology* 79: 1057-1068.
- Himberg, M. K. J., and H. Lehtonen H. 1995. Systematics and nomenclature of coregonid fishes, particularly in Northwest Europe. *Archiw fûr Hydrobiologie* 46: 39-47.
- Hudson, A. G., P. Vonlanthen, R. Müller, and O. Seehausen. 2007. Review: The geography of speciation and adaptive radiation of coregonines. *Archiv für Hydrobiologie, Special Issues of Advanced Limnology* 60: 111-146.
- Huitfeldt-Kaas, H. 1918. Ferskvandsfiskenes utbredelse og innvandring i Norge. Centraltrykkeriet, Kristiania.
- Kahilainen, K., and K. Østbye. 2006. Morphological differentiation and resource polymorphism in three sympatric whitefish *Coregonus lavaretus* (L.) forms in a subarctic lake. *Journal of Fish Biology* 68: 63-79.
- Kahilainen, K. K., K. Østbye, C. Harrod, T. Shikano, T. Malinen, and J. Merilä. 2011. Species introduction promotes hybridization and introgression in *Coregonus*: is there sign of selection against hybrids? *Molecular Ecology* 20: 3838-3855.
- Knudsen, R., P.-A. Amundsen, and A. Klemetsen. 2003. Inter- and intra-morph patterns in helminth communities of sympatric whitefish morphs. *Journal Fish Biology* 62: 847-859.

- Kottelat, M, and J. Freyhof. 2007. Handbook of European Freshwater Fishes. Published by the authors.
- Linnaeus, C. 1758. Systema Naturae. Impensis direct. Laurentii salvii, Stockholm.
- Mangerud, J., M. Jakobsson, H. Alexanderson, V. Astakhovd, G. K. C. Clarke, M. Henriksen, C. Hjort, G. Krinner, J.-P. Lunkkag, P. Møller, A. Murray, O. Nikolskaya, M. Saarnisto, and J. I. Svendsen. 2004. Ice-dammed lakes and rerouting of the drainage of northern Eurasia during the last glaciation. Quaternary Science Reviews 23: 1313-1332.
- Moritz, C., S. Lavery, and R. Slade. 1995. Using allele frequency and phylogeny to define units for conservation and management. American Fisheries Society symposium 17: 249-262.
- Næsje, T. F., O. T. Sandlund, and R. Saksgård. 1992. Siken i Femund: effekter og anbefalinger etter ti års næringsfiske NINA, oppdragsmelding 146.
- Præbel, K., R. Knudsen, A. Siwertsson, M. Karhunen, K. K. Kahilainen, O. Ovaskainen, K. Østbye, S. Peruzzi, S.-E. Fevolden, and P.-A. Amundsen. 2013. Ecological speciation in postglacial European whitefish: rapid adaptive radiations into the littoral, pelagic, and profundal lake habitats. Ecology and Evolution 3: 4970-4986.
- Resethnikov, Y. S. 1968. Coregonid fishes in recent conditions. Finnish Fisheries Research 9: 11-16.
- Siwertsson, A., R. Knudsen, K. K. Kahilainen, K. Præbel, R. Primicerio, and P.-A. Amundsen. 2010. Sympatric diversification as influenced by ecological opportunity and historical contingency in a young species lineage of whitefish. Evolutionary Ecology Research 12: 929-947.
- Steinmann, P. 1950. Monographie der Schweizerischen Koregonen. Beitrag zum problem der entstehung neue arten. Spezieller Teil. Schweizer Zeitschrift für Hydrobiologie 12: 340-491.

- Svårdson, G. 1970. Significance of introgression in coregonid evolution. In: *Biology of Coregonid Fishes* (eds Lindsey CC, Woods CS), pp. 33-59. University of Manitoba Press, Winnipeg, Canada.
- Svårdson, G. 1998. Postglacial dispersal and reticulate evolution of Nordic Coregonids. *Nordic journal of Freshwater Research* 74: 3-32.
- Vonlanthen, P., D. Roy, A. G. Hudson, C. R. Largiader, D. Bittner, and O. Seehausen. 2009. Divergence along a steep ecological gradient in lake whitefish (*Coregonus* sp.). *Journal of Evolutionary Biology* 22: 498-514.
- Waples, R. S. 1995. Evolutionary significant units and the conservation of biological diversity under the endangered species act. *American Fisheries Society symposium* 17: 8-27.
- Østbye K, L. Bernatchez, T. F. Næsje, M. Himberg, and K. Hindar. 2005a. The evolutionary history of European whitefish (*Coregonus lavaretus* L.) as inferred from mtDNA phylogeography and gillraker numbers. *Molecular Ecology* 14: 4371-4387.
- Østbye, K., T. F. Næsje, L. Bernatchez, O. T. Sandlund, and K. Hindar. 2005b. Morphological divergence and origin of sympatric populations of European whitefish (*Coregonus lavaretus* L.) in Lake Femund, Norway. *Journal of Evolutionary Biology* 18: 683-702.
- Østbye, K., P.-A. Amundsen, L. Bernatchez, A. Klemetsen, R. Knudsen, R. Kristoffersen, T. F. Næsje, and K. Hindar. 2006. Parallel evolution of ecomorphological traits in the European whitefish *Coregonus lavaretus* (L.) species complex during postglacial times. *Molecular Ecology* 15: 3983-4001.