

Pro gradu -tutkielma

Jokihelmisimpukkapopulaatioiden (*Margaritifera margaritifera* L.) isäntäspesifisyys

Jarno Turunen



Jyväskylän yliopisto

Bio- ja ympäristötieteiden laitos

Akvaattiset tieteet

14.2.2013

JYVÄSKYLÄN YLIOPISTO, Matemaattis-luonnontieteellinen tiedekunta

Bio- ja ympäristötieteiden laitos

Akvaattiset tieteet

TURUNEN JARNO, T.: Jokihelmisimpukkapopulaatioiden (*Margaritifera margaritifera* L.) isäntäspesifisyys

Pro gradu: 43 s. + liitteet 2 s.

Työn ohjaajat: Prof. Jouni Taskinen, FM Jouni Salonen

Tarkastajat: Prof. Jouni Taskinen, Dos. Anssi Karvonen

February 2013

Hakusanat: lohi, paikallinen sopeutuminen, puronieriä, raakku, *Salmo salar*, *Salmo trutta*, *Salvelinus fontinalis*, taimen, yhteisevoluutio

TIIVISTELMÄ

Jokihelmisimpukka (*Margaritifera margaritifera* L.) eli raakku on yksi kaikkein uhanalaisimmista akvaattisista lajeista Euroopassa. Raakku loisii osan elinkierrostaan lohikaloissa, ja tästä syystä yksityiskohtaista tietoa lajin isäntäspesifisyydestä tarvitaan lajin suojelua varten. Tässä tutkimuksessa tutkittiin kalojen sumputuskokeilla sekä laboratorioaltistuksella, onko raakku sopeutunut eri populaatioissa eri isäntäkaloihin ja onko populaatioissa sopeutumista paikalliseen isäntäpopulaatioon. Lisäksi tutkittiin vierasperäisen puronieriän (*Salvelinus fontinalis* Mitchill) soveltuvuutta raakkujen isännäksi. Tutkimuspopulaatioiksi valittiin Livojoen raakkupopulaatio, jonka alueella on ennen vesistö rakentamista tavattu lohta (*Salmo salar* L.) sekä 5 puron raakkupopulaatiot, joiden isäntäkala on luultavasti aina ollut taimen (*Salmo trutta* L.). Tutkimuspopulaatiot sijaitsevat Iijoen vesistöalueella. Neljässä viidestä taimenpurosta taimenkannat olivat glokidium-toukkamäärillä mitattuna lohta soveltuvampia isäntiä raakulle. Yhdessä purossa merkitsevää eroa lohen ja taimenkantojen välillä ei ollut. Livojoella lohi osoittautui soveltuvammaksi isännäksi kuin mikään kokeilluista taimenkannoista. Paikallinen taimenkanta ei osoittautunut raakkupopulaatioille muita taimenkantoja paremmaksi isännäksi. Toisin kuin oletettiin, paikallinen taimen osoittautui kahdessa neljästä taimenpurosta muita taimenkantoja huonommaksi isännäksi. Tämä voi viitata siihen, että näissä puroissa isäntä onkin sopeutunut paikalliseen raakkuun eikä päinvastoin. Puronieriä ei osoittautunut soveltuvaksi isännäksi tutkituille raakkupopulaatioille. Tämän tutkimuksen tulokset viittaavat siihen, että eri raakkupopulaatiot voivat olla sopeutuneita eri isäntäkalalajeihin, mikä tulee huomioida raakun suojelutyössä ja populaatioiden elvytyksessä.

UNIVERSITY OF JYVÄSKYLÄ, Faculty of Science

Department of Biological and Environmental Science

Aquatic Sciences

TURUNEN JARNO, T.: Host specificity of the freshwater pearl mussel (*Margaritifera margaritifera* L.) populations

Master of Science Thesis: 43 p. + ap. 2 p.

Supervisors: Prof. Jouni Taskinen, MSc Jouni Salonen

Inspectors: Prof. Jouni Taskinen, PhD Anssi Karvonen

February 2013

Key Words: Atlantic salmon, brook trout, brown trout, coevolution, freshwater pearl mussel, local adaptation, *salmo salar*, *salmo trutta*, *salvelinus fontinalis*

ABSTRACT

Freshwater pearl mussel (*Margaritifera margaritifera* L.) is one of the most endangered aquatic animals in Europe. Freshwater pearl mussel lives part of its life as a parasite on the salmonid fish, so detailed knowledge of the host specificity of this species is needed for conservation actions. The aim of this study was to investigate host specificity differences and patterns of local adaptation between freshwater pearl mussel populations. I also studied suitability of the introduced brook trout (*Salvelinus fontinalis* Mitchill) as a host for freshwater pearl mussel. Studied mussel populations were from river Iijoki catchment area; River Livojoki which used to inhabit Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) population prior to construction of water powerplants and 5 tributaries in which the host has probably always been brown trout (*Salmo trutta* L.). Methods included cage experiments in the field and a laboratory exposure experiment. In 4 of the 5 small streams different trout strains were more suitable hosts for freshwater pearl mussels than salmon (measured as abundance of glochidia), while in one stream salmon did not differ from the trout strains. In river Livojoki salmon was more suitable host for mussels than any of the tested trout strains. Local trout strain was not more suitable host for mussel populations than other trout strains. In two streams local trout strain was even less suitable host than non-local strains, which may indicate local adaptation by the host rather than by the parasite. Brook trout was not suitable host for studied freshwater pearl mussel populations. The results suggest that different freshwater pearl mussel populations could be adapted to different host species. These results thus have important implications for management and conservation of the freshwater pearl mussel populations. The possibility that different freshwater pearl mussel populations are adapted to different host species should be better recognised in management and conservation plans.

Sisältö

1. JOHDANTO	5
2. TUTKIMUKSEN TAUSTAA	6
2.1. Isäntäspesifisyys lois-isäntäsuhteissa	6
2.2. Jokihelmissimpukan ekologia	8
3. AINEISTO JA MENETELMÄT	11
3.1. Vuoden 2011 kokeet Iijoen vesistöalueella	11
3.2. Vuoden 2012 kokeet Iijoen vesistöalueella	13
3.3. Laboratoriokoe	14
3.4. Tutkimusaineiston tilastolliset analyysit	15
4. TULOKSET	17
4.1. Vuoden 2011 kokeet Iijoen vesistöalueella.....	17
4.1.1. A-puro.....	17
4.1.2. B-puro	18
4.1.3. Livojoki	19
4.2. Vuoden 2012 kokeet Iijoen vesistöalueella.....	21
4.2.1. C-puro	21
4.2.2. D-puro.....	22
4.2.3. Livojoki	23
4.3. Laboratoriokoe	25
5. TULOSTEN TARKASTELU	26
5.1. Taimenpurojen tarkastelu	26
5.2. Livojoen tarkastelu	30
5.3. Puronieriän soveltuvuus raakun isännäksi	31
5.4. Tulosten tulkintaan vaikuttavat seikat	33
5.5. Tutkimuksen sovellukset raakun suojeluun	34
5.6. Tulevaisuuden tutkimusehdotukset	35
5.7. Yhteenvedo.....	36
Kiitokset	36
Kirjallisuus	36

1. JOHDANTO

Jokihelmisimpukka (*Margaritifera margaritifera* L.) eli raakku loisii osan elinkierrostaan ns. glokidium-toukkana lohen (*Salmo salar* L.) tai taimenen (*Salmo trutta* L.) kiduksilla (Ziuganov ym. 1994, Skinner ym. 2003). Yleisesti näitä kahta *Salmo*-suvun lajia pidetään raakun pääasiallisina isäntinä (Young & Williams 1984b, Bauer 1987b), mutta Pohjois-Amerikan raakkupopulaatioissa loisinnan sanotaan onnistuvan lohen lisäksi myös puronieriässä (*Salvelinus fontinalis* Mitchill) (Smith 1976, Ziuganov ym. 1994). Bauer (1987b) on todennut puronieriän selkeästi huonommaksi isännäksi Keski-Eurooppalaisille raakuille kuin lohen ja taimenen, muttei täysin vastustuskykyiseksi. Raakun loisinnan on esitetty onnistuvan Tonavan vesistöalueella myös tonavanjokiloheissa (*Hucho hucho* L.) (Bauer 1987b, Bauer 1998, Taeubert ym. 2010), ja nieriää (*Salvelinus alpinus* L.) eli rautua on ehdotettu potentiaaliseksi raakun isännäksi (Bauer 1998, Thomas 2011). Loisinnan onnistuminen muissa isäntäkalloissa kuin loheissa ja taimenissa on kuitenkin epävarmaa, koska loisinnan kehitystä glokidium-toukasta juveniiliksi raakuksi asti ei ole tutkimuksissa seurattu.

Hastie & Young (2001) ovat todenneet lohen alttiimmaksi glokidium-toukkien infektiolle kuin taimenen joissakin Skotlannin raakkujoissa, missä lajit esiintyvät yhdessä, mikä voi viitata lajien soveltuvuuseroihin raakun isänniksi. Toisaalta ero voi johtua myös lajien käyttäytymiseroista (Hastie & Young 2001). Norjassa on tehty havainto, että vesistöissä, joissa esiintyy pääasiassa lohta, ei taimen sovi kyseisen vesistön raakuille isännäksi ja vastaavasti taimenvesistöissä lohi olisi vesistön raakuille soveltumaton isäntä (Larsen 2006, Degerman ym. 2009). Koska lohi suosii jokisysteemissä kutualueinaan usein pääuomia ja taimen pienempiä sivujokia (Elliot 1994, Ötstergren 2006), voi olla, että eri raakkupopulaatiot ovat sopeutuneet eri isäntäkaloihin sen mukaan miten yleisiä ne populaation alueella ovat. Suomen raakkujoista muun muassa Luttojoelle ei ole noussut lohta vesivoimarakentamisen takia vuosikymmeniin (Oulasvirta 2006b). Tästä syystä Suomen puoleisen Luttojoen raakkupopulaation vähäiseen lisääntymiseen on voinut vaikuttaa soveltuvan isännän häviäminen, mikäli populaatio on sopeutunut käyttämään lohta isäntänään (Oulasvirta 2006b).

Taeubert ym. (2010) havaitsivat tutkimuksessaan, että raakkujen levinneisyysalueelta peräisin ollut taimenkanta oli soveltuvampi isäntä kuin muut taimenkannat, jotka olivat peräisin raakun levinneisyysalueen ulkopuolelta. Toisaalta Larsen (2009) havaitsi kokeessaan raakkupopulaatiolle sympatrisen eli samassa joessa esiintyvän taimenkannan huonoiten soveltuvaksi isännäksi kyseisen populaation raakuille. Simpukoiden paikallisesta sopeutumisesta sympatriseen isäntäpopulaatioon on saatu kuitenkin viitteitä muilla loisivilla simpukoilla. *Epioblasma florentina walkeri* -lajin yksilöt tuottivat enemmän juveniileja simpukoita populaatiolle sympatrisissa nuoliahvenissa (*Etheostoma flabellare* Rafinesque) kuin kyseisen kalalajin simpukkapopulaatiolle allopatrisissa, eli vierasperäisissä yksilöissä (Rogers ym. 2001). On myös arveltu, että ristiriitaiset tulokset kivisimpun (*Cottus gobio* L.) soveltuvuudesta vuollejokisimpukan (*Unio crassus* Philipsson) isännäksi voivat selittyä sillä, että eri kivisimpukannat eroavat soveltuvuudessa tietyille vuollejokisimpukkapopulaatioille (Taeubert ym. 2012). Loisivilla simpukoilla voi siis olla sopeumia paikalliseen isäntäpopulaatioon.

Raakku on luokiteltu uhanalaiseksi nilviäiseksi koko levinneisyysalueellaan (Mollusc Specialist Group 1996), vaikka elinvoimaisia populaatioitakin esiintyy (Young ym. 2001). Tästä syystä tutkimustieto raakun isäntäspesifisyydestä ja mahdollisista populaatioiden välisistä isäntäspesifisyyden eroista on paitsi tieteellisesti mielenkiintoista, niin myös oleellista

raakun suojelun ja populaatioiden elvytyksen kannalta. Puronieriän alkuperäistä levinneisyysaluetta on Pohjois-Amerikan itäosa (Tuunainen 1984), mutta laji on levinnyt Pohjois-Amerikasta muun muassa Suomeen istutusten myötä ja on muodostanut luontaisesti lisääntyviä sekä elinvoimaisia kantoja useisiin virtavesiin maassamme (Korsu ym. 2007). Puronieriän on todettu paikoin syrjäyttävän taimenen, erityisesti latvapuroilla, kilpailussa ravinnosta ja elintilasta (Korsu ym. 2007). Tästä syystä puronieriän leviäminen raakkupuroihin voi olla uhka raakulle, mikäli laji on soveltumaton raakun isännäksi.

Tämän tutkimuksen tarkoituksena oli selvittää, (1) ovatko Iijoen vesistöalueella elävät raakkupopulaatiot sopeutuneet käyttämään eri isäntäkalalajeja, ja (2) ovatko purojen raakkupopulaatiot sopeutuneet paikalliseen taimenkantaan. Lisäksi tutkittiin (3) soveltuuko puronieriä raakun isännäksi. Tutkimus suoritettiin Iijoen vesistöalueella. Tutkimukseen valittiin 5 Iijoen vesistöalueella olevaa puroa, joiden ainut soveltuva isäntälaji purojen raakuille on todennäköisesti aina ollut taimen sekä Livojoen raakkupopulaatio, jonka alueelle on ennen Iijoen patoamista noussut lohta kudulle. Tutkimus suoritettiin asettamalla eri kalalajeja ja -kantoja sumppuihin glokidium-toukkien parveilun aikaan sekä infektoimalla kaloja laboratoriossa raakkujen glokidium-toukilla. Laboratorioaltistuskoe tehtiin, koska haluttiin kokeilla paitsi laboratorioinfektioon onnistumista, myös testata ovatko laboratoriossa tehdyn altistuskokeen tulokset linjassa maastokokeiden tulosten kanssa.

Hypoteesina oli, että raakkupopulaatiot ovat sopeutuneet käyttämään alueelle ylesimpiä isäntiä. Tästä syystä odotin, että puroissa, joiden ainoa isäntäkala on taimen, glokidium-toukkien määrä olisi suurempi raakkupopulaatiolle sympatrisessa taimenkannassa kuin muissa taimenkannoissa, lohessa tai puronieriässä. Vastaavasti oletin, että Livojoella glokidium-toukkien määrä olisi suurempi lohessa kuin eri taimenkannoissa. Lisäksi oletin, että puronieriä olisi huonoiten soveltuva tai soveltumaton isäntä raakuille.

2. TUTKIMUKSEN TAUSTAA

2.1. Isäntäspesifisyys lois-isäntäsuhteissa

Loisen isäntäspesifisyys määritellään yksinkertaisesti siten, kuinka montaa isäntälajia loinen voi käyttää. Mitä vähemmän isäntiä, sen isäntäspesifisempi loinen (Poulin 2007). Lisäksi on kehitetty erilaisia isäntäspesifisyysindeksejä, jotka huomioivat myös loisen käyttämien isäntien fylogeneettiset suhteet, loisen isäntiin jakautumisen ja niissä lisääntymisen (Holmes 1982, Poulin & Mouillot 2002, Poulin 2007). Mitä fylogeneettisesti läheisempää sukua isännät ovat, mitä epätasaisemmin loinen on jakautunut isäntiin ja mitä pienemmässä osassa isäntiä loinen lisääntyy merkittävästi, sen isäntäspesifisemmästä loisesta on kyse (Poulin 2007).

Loisinfektion syntymiseen liittyy kaksi merkittävää vuorovaikutusta loisen ja isännän välillä. Ensimmäiseksi loisen ja isännän tulee kohdata elinympäristöissään, jotta infektiota voi syntyä. Isäntä voi olla loiselle sopiva, mutta infektiota ei luonnossa esiinny, koska loinen ja isäntä eivät kohta (Combes 2001). Isäntä ja loinen joko elävät eri maantieteellisillä alueilla tai käyttäytymispiirteiden takia niiden elinkierrat eivät kohta (Combes 2001). Kohtaamisen lisäksi loisen tulee olla isäntään yhteensopiva. Jos loinen ei saa tarvittavia resursseja isännästä, tai infektiota rajoittavat isännän morfologiset, fysiologiset tai immunologiset ominaisuudet, infektiota ei synny (Combes 2001, Poulin 2007). Loisinfektion epäonnistuminen ja

isäntäspesifisyys eivät välttämättä ole seurausta pelkästään edellä kuvatuista isännän ominaisuuksista, vaan se voi olla seurausta myös loisen erikoistumisesta tiettyyn isäntälajiin (Antonovics ym. 2012).

Loisen ja potentiaalisen isännän kohtaaminen voi olla merkittävä tekijä loisen isäntäspesifisyyden evoluutiossa. Vaikka loisen tunnettuja isäntiä olisikin useita, voi loisen eri populaatiot sopeutua käyttämään eri isäntiä sen mukaan, miten yleisiä tietyt isännät populaation alueella ovat (Holmes 1982, Thompson 2005, Loot ym. 2006, Poulin 2007). Loinen voi siis paikallisella tasolla ilmentää huomattavasti korkeampaa isäntäspesifisyyttä kuin mitä tunnettujen isäntien määrän perusteella voisi olettaa (Thompson 2005). Esimerkiksi hihnamatopopulaatioista (*Ligula intestinalis* L.) on saatu viitteitä siitä, että eri populaatiot ovat sopeutuneet käyttämään populaation alueelle yleisimpiä isäntiä (Loot ym. 2001, Loot ym. 2006, Bouzid ym. 2008). Myös väkäkärämadoilla (*Acanthocephala*) on todettu sopeutumista paikallisesti yleisiin katkalajeihin (Westram ym. 2011)

Tällainen paikallinen sopeutuminen voi ilmetä myös sopeutumisena tietyn lajin paikalliseen populaatioon (Thompson 2005, Poulin 2007). Loisilla ajatellaan usein olevan isännän ja loisen välisessä yhteisevoluutiossa korkeampi evoluutiopotentiaali niiden suuremman populaatiokoon, suuremman migraation, lyhyemmän sukupolvien välin ja korkeamman mutaationopeuden takia (Hamilton ym. 1990, Kaltz & Shykoff 1998, Gandon 2002, Gandon & Michalakis 2002). Tästä syystä loisia pidetään enemmän paikallisesti sopeutuneina niiden sympatriisiin isäntäpopulaatioihin, kuin isäntiä niiden sympatriisiin loisiin (Kaltz & Shykoff 1998, Lively & Dybdahl 2000, Gandon & Michalakis 2002). Isännän ja loisen välisestä yhteisevoluutiosta voi olla seurauksena aikaviiveellinen genotyyppien frekvenssistä riippuva valinta, missä loisella valinta suosii loisgenotyyppijä, jotka kykenevät infektoimaan yleisimpiä isäntägenotyyppijä (Hamilton ym. 1990, Kaltz & Shykoff 1998). Tästä on seurauksena lois- ja isäntägenotyyppien sykli, missä harvinaiset isäntägenotyyppit yleistyvät populaatiossa valinnan myötä, koska valtaosa loisista infektoi yleisiä isäntägenotyyppijä (Lively 1996, Dybdahl & Lively 1998, Lively ym. 2004). Kun harvinainen isäntägenotyyppi alkaa yleistyä isäntäpopulaatiossa, niin loisilla valinta alkaa suosia niitä loisgenotyyppijä, jotka kykenevät infektoimaan uutta yleistynyttä isäntägenotyyppiä, ja sykli alkaa alusta. Loiset pyrkivät siis seuraamaan yleisintä isäntägenotyyppiä (Dybdahl & Lively 1998, Lively & Dybdahl 2000, Koskella & Lively 2009, Wolinska & Spaak 2009). Tämän yleisimmän isäntägenotyyppin seuraamisen seurauksena oletetaan, että loinen on sopeutunut paikalliseen isäntäpopulaatioon (Kaltz & Shykoff 1998, Lively & Dybdahl 2000, Dybdahl & Storfer 2003).

Kokeellisia tutkimuksia, joissa loisen paikallisesta sopeutumisesta on saatu viitteitä, on runsaasti (Parker 1985, Lively 1989, Ballabeni & Ward 1993, Ebert 1994, Morand ym. 1996, McCoy ym. 2002, Thrall ym. 2002, Laine 2005, Saarinen & Taskinen 2005, Voutilainen ym. 2009, Landis ym. 2012). Toisaalta on myös tutkimuksia, missä loisen kelpoisuus on ollut korkeampi allopatrisessa isäntäpopulaatiossa kuin sympatrisessa (Kaltz ym. 1999, Oppliger ym. 1999, Roth ym. 2012), eli isäntä on paikallisesti sopeutunut loiseen. Lisäksi on tuloksia, missä paikallisesta sopeutumisesta ei ole saatu viitteitä (Dufva 1996, Mutikainen ym. 2000).

Erilaiset tulokset voivat selittyä monilla eri tekijöillä. Teoreettisissa mallinuksissa ja kokeellisissa tutkimuksissa on saatu tuloksia, että se osapuoli, jolla lois-isäntäsuhteessa on enemmän migraatiota populaatioiden välillä, on usein paikallisesti sopeutunut (Gandon ym. 1996, Lively 1999, Gandon 2002, Morgan ym. 2005, Greischar & Koskella 2007). Tätä on

selitetty sillä, että migraatio tuo uutta geneettistä materiaalia missä valinta voi toimia (Gandon ym. 1996, Lively 1999, Gandon 2002, Gandon & Michalakis 2002, Hoeksema & Forde 2008). Migraatiota ei kuitenkaan saa olla liikaa, koska se hävittää populaatioiden geneettiset erot (Lively 1999, Gandon & Michalakis 2002, Kawecki & Ebert 2004). Myös korkean virulenssin arvellaan suosivan loisen paikallista sopeutumista, sillä hyvin virulentti loinen on merkittävä valintaa ohjaava tekijä isännälle, ja siten arvellaan voimakkaammin geneettisesti eriyttävän eri isäntäpopulaatioita ja johtavan loisen paikalliseen sopeutumiseen (Lively 1999). Toisaalta jos isäntäpopulaatiolla on korkeampi evoluutiopotentiaali, esimerkiksi enemmän migraatiota kuin loisella, voi loisen korkea virulenssi vahvistaa isännän paikallista sopeutumista loiseen (Gandon 2002). Isäntäspesifisyydellä uskotaan myös olevan vaikutusta loisen paikalliseen sopeutumiseen. Hyvin isäntäspesifisen loisen ja isännän välinen yhteisevoluutio on voimakkaampaa kuin generalistisen loisen ja isännän, ja loisen korkean isäntäspesifisyyden arvellaan siten lisäävän loisen paikallista sopeutumista (Gandon 2002, Lajeunesse & Forbes 2002, Thompson 2005). Loisten usein lyhyemmät sukupolvien välit voivat lisätä loisten evoluutiopotentiaalia isäntiin nähden, mutta yleisestä käsityksestä poiketen tämä piirre ei ole välttämätön loisen paikalliselle sopeutumiselle (Lively 1999, Gandon & Michalakis 2002).

2.2. Jokihelmisimpukan ekologia

Jokihelmisimpukka eli raakku (*Margaritifera margaritifera* L.) on makean veden suursimpukoiden lahkoon (*Unionoida*) ja helmisimpukoiden heimoon (*Margaritiferaeidae*) kuuluva nilviäinen. Jokihelmisimpukoiden suku (*Margaritifera*) on laajalle levinnyt ja suvun edustajia tavataan Kaukoidässä, Euroopassa, sekä Pohjois-Amerikan länsi- ja itärannikolla (Ziuganov ym. 1994, Smith 2001). Suku käsittää useita eri lajeja ja alalajeja, joskin suvun taksonomia ja lajimäärä on hyvin kiistanalaista populaatioiden välillä esiintyvien morfologisten piirteiden muuntelun takia, mikä on voinut johtaa lajimäärän yliarviointiin (Ziuganov ym. 1994, Smith 2001, Geist 2010). Suku on hyvin vanha, esimerkiksi Pohjois-Amerikan länsirannikolla tavattavaa *Margaritifera falcata* -simpukkaa, tai hyvin sen kaltaista lajia, on fossiilaineiston perusteella esiintynyt jo noin 50 miljoonaa vuotta ja jokihelmisimpukkaa noin 8 miljoonaa vuotta (Ziuganov ym. 1994). Toisaalta Bauer (1998) ehdottaa, että raakku on suvun vanhin kantalaji ja *M. falcata* kehittyi vasta kun osa nykyisen Atlantin lohien kehityslinjan kantamuodoista levisi Tyynellemerelle ja lajituui lukuisiksi Tyynenmeren lohiksi (*Oncorhynchus*).

Raakku esiintyy Pohjois- ja Keski-Euroopassa, Brittein saarilla sekä paikoin läntisessä Manner-Euroopassa ja Iberian niemimaalla (Bauer 1986, Ziuganov ym. 1994, Young ym. 2001). Lajia tavataan myös Pohjois-Amerikan itärannikon joissa (Ziuganov ym. 1994, Smith 2001). Laji suosii elinympäristönään kylmiä, karuja ja vuolaita jokia, joiden vesi on pehmeää (Bauer ym. 1991, Ziuganov ym. 1994, Skinner ym. 2003). Raakku kaivautuu osittain tai kokonaan joen pohjasedimenttiin ja suosii habitaattinaan alueita joilta löytyy suuria kiviä sekä raekooltaan vaihtelevia ja vakaita sorapohjia (Hastie ym. 2000, Geist & Auerswald 2007). Raakkuja tavataan usein useiden yksilöiden ryhmittyminä joen pohjasedimentissä (Hastie ym. 2000), mikä voi johtua soveltuvan habitaatin laikuttaisuudesta (Hastie ym. 2000) ja isäntäkalojen vaihtelevasta esiintymisestä (Ranta 2010). Raakku suodattaa ravintonsa virtaavasta vedestä ja käyttää ravintonaan vedessä ajelehtivia leviä, kuolleita kasvinosia ja eläinplanktonia (Ziuganov ym. 1994). Myös bakteerit ja liennut orgaaninen aines (DOM), voivat olla merkittäviä ravinnonlähteitä helmisimpukoille (Strayer ym. 2004). Suurina määrinä esiintyessään simpukat voivat suodattaa ja siten puhdistaa valtavan määrän vettä (Ziuganov

ym. 1994). On arvioitu, että Kuolanniemi-maalla sijaitsevan Varzuga-joen maailman suurin raakkupopulaatio, yli 100 miljoonaa yksilöä, suodattaa keskimäärin 2,3 miljoonaa tonnia vettä vuodessa (Ziuganov ym. 1994). Ziuganov ym. (1994) esittävät, että raakkujen veden suodatus olisi hyödyllistä isäntäkaloina toimiville lohelle ja taimenelle ja valtavat raakkutiheydet Varzuga-joessa selittävät sen huomattavasti suuremman lohenpoikasten tuoton lähialueen jokiin nähden. Lisäksi raakkujen ulosteet ja kuoren pinnalla kasvava perifyton tarjoavat ravintoa vesihyönteisten toukille ja siten myös lohen poikasille (Ziuganov ym. 1994). Makean veden simpukoilla on yleisestikin merkittävä rooli virtavesiekosysteemien toiminnalle, sillä niiden orgaanisen aineksen suodatus siirtää hiiltä ja ravinteita vedestä sedimenttiin (Vaughn & Hakenkamp 2001). Tällä prosessilla taas voi olla huomattava vaikutus muuhun virtavesieliöyhteisön rakenteeseen (Howard & Cuffey 2006, Spooner & Vaughn 2006).

Raakku on tunnettu pitkäikäisyydestään ja lajin yksilöt voivat yleisesti saavuttaa 100 vuoden iän ja kasvaa noin 15 cm pituisiksi (Bauer 1992, Ziuganov ym. 1994). Joissakin pohjoisissa populaatioissa raakku voi saavuttaa jopa yli 200 vuoden iän (Mutwei & Westermark 2001, Helema & Valovirta 2008) ja Ruotsissa onkin määritetty erään raakun iäksi peräti 280 vuotta (Söderberg ym. 2008). Raakku kasvaa muihin makean veden simpukoihin nähden hitaasti (Bauer ym. 1991, Bauer 1992), mutta populaatioiden välinen vaihtelu kasvunopeudessa, maksimikoossa ja -iässä on suurta ja sen arvellaan johtuvan kasvuolosuhteista ennemmin kuin populaatioiden välisistä geneettisistä eroista ominaisuuksien suhteen (Bauer 1992). Yleisesti ottaen kylmien ja karujen vesien raakut elävät pidempään ja kasvavat hitaammin, mutta suuremmiksi kuin lämpimien ja rehevämpien vesien raakut (Bauer 1992). Bauer (1992) arvelee, että tämä johtuu kylmissä vesissä elävien raakkujen hitaammasta aineenvaihdunnasta, mikä lisää raakkujen elinikää. Raakkujen yleisesti hidasta aineenvaihduntaa pidetään sopeumana karuihin kasvuolosuhteisiin (Bauer ym. 1991).

Raakuilla on yleensä selkeät kaksi sukupuolta, mutta erityisesti pienissä populaatioissa osa naaraista voi muuttua hermafrodiiteiksi, eli yksilöiksi, jotka tuottavat molempien sukupuolien sukusoluja (Bauer 1987a). Raakut saavuttavat sukukypsyyden noin 12–20 vuoden iässä (Young & Williams 1984a, Bauer 1987a, Bauer 1988, Ziuganov ym. 1994). Sukukypsyyden saavutettuaan raakku voi lisääntyä loppuelämänsä ajan, joskin osa naaraista ei välttämättä lisäännä vuosittain (Young & William 1984a, Bauer 1987a). Populaatiosta riippuen simpukoiden lisääntyminen alkaa kesä–elokuussa (Hastie & Young 2003b, Oulasvirta 2006a), jolloin koirassimpukat laskevat siittiönsä veteen ja hedelmöittävät siittiöitä suodattavat naaraat (Ziuganov ym. 1994). Naaraan munasolut kehittyvät simpukan neljän kiduslehden sikiökammioissa, joissa niistä syntyy glokidium-toukkia (Ziuganov ym. 1994). Naaras simpukka vapauttaa glokidium-toukat virtaan heinä–syyskuun aikana (Young & Williams 1984a, Ziuganov ym. 1994, Hastie & Young 2003b, Ranta 2010). Ajankohdassa on vaihtelua populaatioiden sisällä eri vuosina ja populaatioiden välillä (Young & Williams 1984a, Ziuganov ym. 1994). Laukaisevana tekijänä glokidium-toukkien vapautumiselle pidetään äkillistä veden lämpötilan tai korkeuden muutosta (Hastie & Young 2003b). Toukkien vapautuminen on hyvin synkronisoitu tapahtuma ja valtaosa toukista vapautuu muutaman päivän (Hastie & Young 2003b) tai viikon sisällä (Young & Williams 1984a). Yksi naaras voi vapauttaa useita miljoonia glokidium-toukkia lisääntymisjakson aikana (Young & Williams 1984a, Bauer 1987a). Kypsä glokidium-toukka on halkaisijaltaan noin 50–80 µm (Young & Williams 1984a, Ziuganov ym. 1994) ja ne ovat pieniä monien muiden makean veden simpukoiden glokidium-toukkiin nähden (Bauer 1994). Raakun glokidium-toukilta puuttuu esimerkiksi järvisimpukoiden (*Anodonta*) glokidium-toukille tyypilliset tarttumiselimenä

toimivat hampaat, joten ne voivat tarttua isäntäkalaan vain kidusten pehmeään kudokseen (Bauer 1994, Ziuganov ym. 1994). Virrassa ajeessa olevat glokidium-toukat voivat elää noin 6 vuorokautta, minkä aikana niiden tulee päätyä isäntäkalaan (Ziuganov ym. 1994). Ajeessa olevat toukat ”napsuttelevat” kuorenpuoliskojaan ja tunnustelevat ympäristöään (Ziuganov ym. 1994, Young & Williams 1984b). Kalan kidusepiteeliä lähestyessä ne aistivat ympäröivän veden suolapitoisuuden kasvun, lyövät kuorensa kiinni ja pyrkivät tarttumaan isäntäkalan kiduksille (Ziuganov ym. 1994, Young & Williams 1984b). Onnistuneen tarttumisen jälkeen kalan kidusepiteelistä kuroutuu kysti glokidium-toukan ympärille (Arey 1932), ja tämän kystin sisällä raakun glokidium-toukka on koko loisintavaiheen ajan.

Raakun glokidium-toukat voivat tarttua monien eri kalalajien kiduksille (Young & Williams 1984b, Bauer 1987a), mutta varmistettuja soveltuvia isäntiä, joissa muodonmuutos toukasta juveniiliksi simpukaksi onnistuu, ovat lohi ja taimen (Young & Williams 1984b, Bauer 1987a). Pohjois-Amerikassa puronierian arvellaan olevan paikallisille raakuilla soveltuva isäntä (Smith 1976, Ziuganov ym. 1994). Korkean isäntäspesifisyyden arvellaan johtuvan glokidium-toukkien pienestä koosta ja siitä seuraavasta pitkästä loisintajaksosta isäntäkalaan, mikä on lisännyt valintapainetta erikoistumiseen (Bauer 1994). Päädyttyään kalaan glokidium-toukka kasvaa isäntäkalan kiduksilla noin 0,4 mm kokoon (Ziuganov ym. 1994, Young & Williams 1984b), ja loisintavaihe kalojen kiduksilla kestää 9–11 kuukautta veden lämpötilasta riippuen (Young & Williams 1984b, Ziuganov ym. 1994, Hastie & Young 2001, Oulasvirta 2006a, Ranta 2010). Lämpimässä vedessä toukkien kehitys on nopeampaa (Säkkinen 2012). Loisintavaiheen jälkeen juveniili simpukka pudottautuu isäntäkalaan, kaivautuu joen pohjasoraan ja elää siellä kaivautuneena muutaman vuoden, ennen kuin nousee sedimentin pinnalle (Bauer 1988, Ziuganov ym. 1994). On tärkeää, että juveniili simpukka pudottautuu puhtaalle sorapohjalle, sillä runsaasti kiintoainesta sisältävä sora voi tukkiutua veden huuhtelulta ja olla hapeton, jolloin simpukka kuolee (Bauer 1988, Buddensiek ym. 1993). Kaiken kaikkiaan raakun lisääntymisstrategia on hyvin tehoton, sillä on arvioitu, että 99,9996 % ajeessa olevista glokidium-toukista ei päädy koskaan isäntäkalaan ja niistäkin jotka päätyvät isäntäkalaan ei 95 % selviydy loisintavaiheesta ja edelleen 95 % ei selviydy juveniilivaiheesta 5–8 vuoden ikään (Young & Williams 1984a). Suuri glokidium-toukkien tuotto ja simpukoiden pitkä ikä kuitenkin kompensoi valtavaa menetystä ja populaatioiden aikaisempi esiintymisen laajuus sekä yksilöiden määrä kertovat lisääntymisstrategian toimivuudesta (Bauer 1987a, Ziuganov ym. 1994). Suotuisissa olosuhteissa raakkupopulaatioiden tiheydet voivat olla valtavia, jopa 1000 yksilöä per neliömetri (Bauer 1987a). Raakuilla ei juuri ole luontaisia petoja. Pohjois-Amerikasta Eurooppaan tuodun piisamin (*Ondantra zibethicus* L.) on todettu saalistavan pieniä alle 75 millimetriä pitkiä raakkuja (Zahner-Meike & Hanson 2001). Raakuilta ei myöskään tunneta tauteja tai loisia (Ziuganov ym. 1994, Smith 2001).

Raakkupopulaatiot ovat pienentyneet dramaattisesti ja arvioidaan, että esimerkiksi Keski-Euroopan populaatiot ovat pienentyneet yli 90 % 1900-luvun alun tasosta (Bauer 1983, Bauer 1988). Suomessa raakku esiintyi vielä 1900-luvun alussa yli 200 joessa, mutta nykyään vain noin 70:ssä (Valovirta 2006a). Suurimmat elinvoimaiset raakkuesiintymät tavataan Norjassa ja Venäjällä, etenkin Kuolanniemimaalla (Valovirta 2006a). Suomessa valtaosa jäljellä olevista raakkupopulaatioista on Lapissa, erityisesti itäosissa, ja Pohjois-Pohjanmaalla Taivalkosken ja Pudasjärven alueella (Valovirta 2006a). Raakku rauhoitettiin Suomessa vuonna 1955 (Valovirta 2006b). Pääasiallisina syinä raakun uhanalaisuuteen pidetään vesistöjen rehevöitymistä, vesistörakentamista, jokiuomien perkauksia, metsä- ja suo-

ojituksia, vesistöjen happamoitumista, sekä isäntäkalakantojen romahduksia (Bauer 1986, Ziuganov ym. 1994, Young ym. 2001, Valovirta 2006b). Lisäksi helmenkalastus on paikoin ollut erittäin vahingollista raakkukannoille (Young & Williams 1983, Ziuganov ym. 1994, Valovirta 2006b). Erityisesti maankäytöstä aiheutuva vesistöjen rehevöityminen ja kiintoaineksen määrän kasvu on hyvin haitallista, sillä lisääntynyt orgaaninen aines tukkii joen sorapohjat veden virtaukselta ja lisää niiden respiraatiota, mikä voi tehdä sorapohjista hapettomia. Kokonaan soran sisään kaivautuvat juveniilit raakut ovat näille vaikutuksille hyvin alttiita ja tätä elinkierronvaihetta pidetään raakun toimivan lisääntymisen suhteen kaikkein kriittisimpänä (Bauer 1988, Buddensiek ym. 1993, Geist & Auerswald 2007). Aikuiset raakut kestävät rehevöitymistä paremmin, joskin niidenkin kuolleisuus kasvaa veden fosfori- ja nitraattipitoisuuksien kohotessa (Bauer 1983, Bauer 1988).

3. AINEISTO JA MENETELMÄT

3.1. Vuoden 2011 kokeet Iijoen vesistöalueella

Tutkimukset alkoivat Iijoen vesistöalueella syksyllä 2011. Iijoen vesistöalue on pinta-alaltaan noin 14 000 km² ja se oli ennen vesistöarakentamista yksi maamme merkittävimmistä vaelluskalavesistöistä (Louhi ym. 2010). Voimalaitosrakentaminen alkoi alueella vuonna 1956, ja ensimmäinen voimalaitos valmistui Pahkakoskelle vuonna 1961 (Luohi ym. 2010). Alueelta valittiin tutkimuskohteiksi Livojoki, joka oli ennen Iijoen patoamista lohen kutualuetta, sekä kaksi Taivalkosken alueella sijaitsevaa pienimuotoista puroa, joissa elää paikalliset taimenpopulaatiot. Purot ovat kapeita ja humuspitoisia vesistöalueen latvapuroja. Puroihin ei tiettävästi ole koskaan noussut lohta, sillä laji suosii kutualueinaan pääsääntöisesti jokisysteemien pääuomia ja taimen pienempiä sivujokia (Elliot 1994, Östergren 2006). Kaikissa kolmessa kohteessa on raakkupopulaatiot. Puroista käytän tästä eteenpäin nimityksiä A-puro ja B-puro. Purojen oikeita nimiä ei ole raakun suojelun takia lupa julkaista.

Tutkimus aloitettiin sähkökalastamalla A-purosta ja B-purosta paikallisia taimenia. Sähkökalastuksissa käytettiin akkukäyttöistä Paulsen FA 4 -sähkökalastuslaitetta. Käytetty jännite oli 1400 V ja virta 0,7 A. Sähkökalastukset suoritettiin Metsähallituksen väki elokuun aikana. Tarkoituksena oli ajoittaa sähkökalastus siten, ettei vanhemmissakaan kaloissa (> 0+) ollut edellisen syksyn glokidium-toukkia, ja toisaalta siten, ettei uusia toukkia ollut kaloihin vielä ilmaantunut. Tarkoituksena oli ottaa tutkimukseen pääsääntöisesti edellisen kevään poikasia (0+), sillä kalojen aiempien glokidium-infektioiden on todettu lisäävän isännän vastustuskykyä uusille infektioille (Bauer 1987c, Bauer & Vogel 1987, Dodd ym. 2006, Rogers-Lowery & Dimock 2006). Sähkökalastetut kalat vietiin odottamaan sumputuskokeiden alkamista Metsähallituksen Ylimaan tukikohtaan, jossa niitä pidettiin kahdessa noin 3 m³ kokoisessa altaassa ja ruokittiin luonnosta pyydytyllä sääskiravinnolla. Vesi altaisiin tuli läheisestä lammesta. Lisäksi tutkimusta varten haettiin Iijoen meritaimenta, Kitkajoen Jyrävän yläpuolista taimenkantaa ja Rautalammin reitin taimenta Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitoksen (RKTL) Ohtaajan kalanviljelylaitokselta. Iijoen lohet haettiin Kalankasvatus Vääräniemi Oy:ltä. Kyseiset kalanviljelylaitokset sijaitsevat Taivalkoskella. Kalojen sumputukset aloitettiin syyskuussa viikolla 36.

A-puroon sumput kaloineen vietiin 5.9., B-puroon 6.9. ja Livojokeen 8.9.2011. A- ja B-puroissa sumppuihin laitettiin molempien purojen taimenta ristikkäin, lisäksi sumppuihin laitettiin Iijoen lohta ja meritaimenta. Puroissa oli molemmissa 9 sumppua siten, että lohta ja

eri taimenkantoja oli aina kahdessa eri sumpussa (Kuva 1 ja Liite 1). Lisäksi yksi sumppu toimi näytekalasumppuna, jonka kaloja tutkimalla saatiin tietoa siitä, milloin kalat olivat infektoituneet raakun glokidium-toukilla. Iijoen meritaimenta sisältävä näytekalasumppu oli aina sumppuasetelman perällä, mutta muuten sumppujen järjestys oli satunnainen (Kuva 1). Sumput aseteltiin purojen suvantoihin tai rauhallisemmin virtaaviin kohtiin lähelle tiedettyjä raakkuesiintymiä. Sumpun korkeus oli 250 mm ja halkaisija 490 mm. Sumppujen reikien halkaisija oli 5,7 mm. Sumppuihin aseteltiin erikokoisia kiviä sumppujen paikallaan pysymistä varten ja kalojen suojaksi. Livojoessa sumppuja oli myös 9 ja sumppuihin laitettiin Iijoen lohta ja meritaimenta sekä Kitkajoen Jyrävän yläpuolista taimenta ja Rautalammin reitin taimenta (Liite 1). Kaksi jälkimmäistä taimenkantaa valittiin kokeeseen siksi, että niitä käytetään Livojoen velvoiteistutuksissa, ja näin haluttiin tutkia niiden soveltuvuutta raakun isännäksi. Sumppukohtaiset kalamäärät löytyvät liitteestä 1.



Kuva 1. Sumput B-purolla. Virtaussuuntaan nähden perimmäisenä on näytekalasumppu. Sumppujen eteen oli rakennettu suiste, jotta virran mukana kulkevat lehdet eivät tukkisi sumppuja (Kuva: Jouni Salonen).

Näytekalasumppujen kaloista tutkittiin viikoittain milloin kalat olivat infektoituneet glokidium-toukilla. A-purolla ja B-purolla infektiota havaittiin 15.9.2011. Seuraavalla viikolla kalat haettiin sumpuista happipakkauksiin ja tuotiin Jyväskylän yliopiston bio- ja ympäristötieteiden laitoksen Konneveden tutkimusasemalle. Jokaisen sumpun kalat laitettiin omaan happipakkaukseen ja sumpun tiedot kirjattiin tussilla pakkauksen kylkeen. A-puron kalat noudettiin 20.9. ja B-puron kalat 21.9.2011. Jokaisesta sumpusta tutkittiin välittömästi 2–4 kalaa. Se kuinka monta kalaa tutkittiin, riippui siitä, kuinka monta kalaa sumpussa oli jäljellä, sillä osa kaloista oli kuollut, karannut tai tullut sumpussa mahdollisesti syödyksi. Mikäli kaloja oli sumpuissa vähän jäljellä, tutkittiin kaloja vähemmän. Elävät kalat kuljetettiin happipakkauksissa Konnevedelle, jossa jokaisen sumpun kalat laitettiin omaan 15 litran altaaseen, joihin vesi tuli Konnevedestä. Välittömästi tapetut kalat tutkittiin mikroskopoimalla kalojen kidukset lasilevyjen välissä. Glokidium-toukkien määrä laskettiin kiduksittain. Kaikki

glokidium-toukat pyrittiin laskemaan, mutta mikäli glokidium-toukkia oli hyvin runsaasti, laskettiin vain toisen puolen kiduslehtien glokidium-toukat, ja saatu tulos kerrottiin kahdella. Glokidium-toukkien määrää käytettiin kalalajin tai -kannan soveltuvuuden mittarina. Vastaavat toimenpiteet suoritettiin myös Livojoen sumpuissa olleille kaloille. Livojoelta kalat tuotiin Konnevedelle 11.10.2011. Ensimmäisten tutkimuskertojen jälkeen jokaisen paikan kaloja tutkittiin noin kahden viikon kuluttua siitä hetkestä, kun ne oli tuotu Konnevedelle. Siitä seuraavat tutkimuskerrat olivat kuukauden välein. Viimeiset A-puron ja B-puron kalat tutkittiin 12.12.2011 ja Livojoen kalat 4.1.2012.

Kaikista kokeissa olleista kaloista ei saatu laskettua glokidium-toukkamääriä, koska kokeen aikana kuoli lukuisia kaloja sekä sumpuissa, että laboratoriossa. Mahdollisia syitä kuolleisuuteen oli, että luonnosta peräisin olleet kalat eivät oppineet syömään altaissa keinorehua sekä suuret glokidium-toukkamäärät, sillä suurten glokidium-toukkamäärien on havaittu aiheuttavan kuolleisuutta kalanviljelylaitoksilla (Jouni Taskinen, suullinen tiedonanto). Tutkittujen kalojen tiedot löytyvät taulukosta 1. Kaloja myös siirrettiin kokeen aikana isompiin altaisiin, jotta kuolleisuus minimoituisi. Kalat ruokittiin päivittäin rehulla tutkimuksen ajan. Tutkimusta varten oli Pohjois-Pohjanmaan Ympäristökeskuksen myöntämä lupa (PPO-2008-L-709-254) raakkujen käsittelyyn sekä Eläinkoelautakunnan lupa kalojen käyttöön (ESLH-2008-06942/Ym-23 ja ESAVI/6759/04.1 0.03/2011).

Taulukko 1. Vuoden 2011 kokeissa tutkittujen kalojen määrä (N), kokonaispituuden keskiarvot, keskihajonnat (S.D.) ja vaihteluvälit.

Vesistö	Kala	N	Pituus (mm)	
			Keskiarvo \pm S.D.	Vaihteluväli
A-puro	Ijoen lohi	20	104 \pm 42	63–173
	Ijoen meritaimen	19	115 \pm 46	63–201
	A-puron taimen	23	85 \pm 14	55–105
	B-puron taimen	25	59 \pm 7	50–81
B-puro	Ijoen lohi	18	110 \pm 41	65–179
	Ijoen meritaimen	15	131 \pm 53	63–203
	A-puron taimen	23	67 \pm 18	47–119
	B-puron taimen	23	64 \pm 16	51–116
Livojoki	Ijoen lohi	40	91 \pm 22	64–163
	Ijoen meritaimen	35	77 \pm 16	59–134
	Jyrävän yläpuolinen taimen	34	62 \pm 6	50–78
	Rautalamminreitintaimen	39	85 \pm 8	65–101

3.2. Vuoden 2012 kokeet Ijoen vesistöalueella

Syksyn 2012 kokeet toteutettiin hieman eri tavalla edellä kuvattuun kokeeseen nähden. Kokeita tehtiin eri puroissa, sillä koevesistöiksi valittiin C-puro ja D-puro. Livojoki oli edellisen vuoden tapaan mukana kokeessa. Toisin kuin syksyllä 2011, Ijoen lohet ja meritaimenet laitettiin nyt samaan sumppuun ja tällaisia sumppuja oli kussakin vesistössä 4 kappaletta. Lisäksi jokaiseen vesistöön laitettiin 2 sumppuun Rautalammin reitin taimenta. C-

purossa oli edellä mainittujen kalojen lisäksi sekä C-puron taimenta, että puronieriää kahdessa sumpussa (Liite 2). C-purossa on luontaisesti lisääntyvä puronieriäkanta. Samoin D-purossa oli Iijoen lohen, meritaimenen ja Rautalammin reitin taimenen lisäksi puron omaa taimenkantaa 2 sumpussa. Livojoessa oli lisäksi Jyrävän yläpuolista taimenkantaa 2 sumpussa. Kalojen sumpukohtaiset määrät löytyvät liitteestä 2. C- ja D-puron taimenet sähkökalastettiin 15.8.–16.8. ja niiden säilytys ennen tutkimusvesistöihin vientiä toteutettiin vastaavalla tavalla kuin syksyllä 2011. Tutkimuksessa käytetyt Iijoen lohet, meritaimenet ja puronieriät olivat peräisin RKTL:n Ohtaajan kalanviljelylaitokselta. Sumput kaloineen vietiin C-puroon 27.8., D-puroon 28.8. ja Livojokeen 30.8.. Toisin kuin syksyllä 2011, kaloja ei tuotu Konneveden tutkimusaseman tiloihin, vaan kaikki kalat tutkittiin yhdellä kertaa välittömästi sumputuskokeiden purkamisen jälkeen. Koska edellisen vuoden kokeiden perusteella meillä oli tietoa glokidium-parveilun ajoittumisesta, sumput haettiin pois kun infektoita arveltiin olleen kaloissa riittävän kauan. C-puron kalat tutkittiin 15.10.–17.10., D-puron kalat 17.10.–18.10. ja Livojoen kalat 18.10.–19.10.. Koska osa kaloista oli kuollut tai karannut, kaikkia sumpuissa olleita kaloja (Liite 2) ei tutkittu. Tutkittujen kalojen tiedot löytyvät taulukosta 2. Tutkimusta varten oli Pohjois-Pohjanmaan Ympäristökeskuksen myöntämä lupa (PPO-2008-L-709-254) raakkujen käsittelyyn sekä Eläinlääketieteellisen tutkimuslaitoksen lupa kalojen käyttöön (ESAVI/6759/04.1 0.03/2011)

Taulukko 2. Vuoden 2012 kokeissa tutkittujen kalojen määrä (N), kokonaispituuden keskiarvot, keskihajonnat (S.D.) ja vaihteluvälit.

Vesistö	Kala	N	Pituus (mm)	
			Keskiarvo ± S.D.	Vaihteluväli
C-puro	Iijoen lohi	31	55 ± 4	48–67
	Iijoen taimen	57	60 ± 5	48–71
	C-puron taimen	10	112 ± 19	98–152
	Rautalammin reitin taimen	63	65 ± 5	55–75
	Puronieriä	32	68 ± 7	57–82
D-puro	Iijoen lohi	17	55 ± 3	46–60
	Iijoen meritaimen	43	62 ± 5	52–72
	D-puron taimen	55	68 ± 5	58–80
	Rautalammin reitin taimen	61	67 ± 5	55–80
Livojoki	Iijoen lohi	17	57 ± 5	50–65
	Iijoen meritaimen	54	60 ± 5	51–71
	Jyrävän yläpuolinen taimen	29	59 ± 4	49–68
	Rautalammin reitin taimen	60	68 ± 4	55–78

3.3. Laboratoriokoe

Laboratoriokoetta varten haettiin 100 yksilöä sekä Iijoen lohta, Iijoen meritaimenta, että puronieriää RKTL:n Ohtaajan kalanviljelylaitokselta, yhteensä siis 300 yksilöä. Kaikki kalat olivat ikäryhmää 0+. Kalat haettiin kalanviljelylaitokselta vuoden 2012 elokuussa viikolla 34 ja tuotiin Konneveden tutkimusasemalle. Kalat jaettiin kahteen 163 l:n altaaseen siten, että kumpaakin altaaseen tuli jokaista lajia 50 kappaletta. 27.8. haettiin E-puron raakuista

glokidium-toukkia. Glokidium-toukkia saatiin raakuista nostamalla raakkuja puron pohjalta hetkeksi kuivalle maalle. Tämä tehtiin siitä syystä, että hapen puutteesta aiheutuva stressi saa simpukat vapauttamaan glokidium-toukkia. Noin 15 minuutin kuivilla olon jälkeen simpukoita laitettiin 15:een purovedellä täytettyyn sankoon, joista 3 oli tilavuudeltaan 10 l ja loput 3 l. Sankojen vedessä naarassimpukat erittivät glokidium-toukkia sankojen veteen, minkä jälkeen sankojen vedet kaadettiin kahteen jätesäkkiin ja säkit laitettiin saaveihin, joissa oli kylmävaraajia. Jätesäkkeihin laitettiin myös hapettimet vesien kuljetuksen ajaksi. Kalojen infektiot glokidium-toukilla suoritettiin seuraavana päivänä 28.8.. Ennen infektointeja laskettiin arvio glokidium-toukkien kokonaislukumäärästä ottamalla kolme 5 ml näytettä glokidium-toukkia sisältäneestä vedestä ja laskemalla näistä keskiarvo. Konsentraatioarvioksi saatiin noin 584600 glokidium-toukkaa l⁻¹. Kalojen infektiot toteutettiin sulkemalla altaiden vedenkierto ja kaatamalla glokidium-toukkia sisältänyttä vettä molempiin altaisiin yhteensä 1 l. Ensin kaadettiin molempiin altaisiin 0,5 l vettä, minkä jälkeen kaadettiin molempiin altaisiin kahdesti 0,2 l vettä, ja edelleen molempiin altaisiin 0,1 l glokidium-toukkia sisältänyttä vettä. Samalla vettä sekoitettiin noin tunnin ajan glokidium-infektioiden varmistamiseksi. Annos kaadettiin altaisiin kolmessa osassa, jotta kalat infektoituisivat tasaisesti. Tämän jälkeen altaiden veden kierto palautettiin ja yksi meritaimen tutkittiin infektioiden todentamiseksi. Ensimmäiset kalat tutkittiin 11.9., jolloin tutkittiin jokaista lajia 10 kappaletta molemmista altaista, eli yhteensä 60 kalaa. 19.9. tutkittiin jälleen sama määrä kaloja. Molemmilla kerroilla glokidium-toukkien määrät laskettiin edellä kuvatulla tavalla. Kaikkia altaissa olleita kaloja ei tutkittu (Taulukko 3). Tutkimusta varten oli Pohjois-Pohjanmaan Ympäristökeskuksen myöntämä lupa (PPO-2008-L-709-254) raakkujen käsittelyyn sekä Eläinlääketieteellisen tutkimuskeskuksen lupa kalojen käyttöön (ESAVI/6759/04.1 0.03/2011).

Taulukko 3. Laboratoriokokeessa tutkittujen kalojen määrät (N) sekä kokonaispituuksien keskiarvot, keskihajonnat (S.D.) ja vaihteluvälit.

Kala	N	Pituus (mm)	
		Keskiarvo ± S.D.	Vaihteluväli
Iijoen lohi	40	52 ± 4,5	44–67
Iijoen meritaimen	40	57 ± 6,6	45–74
Puronierä	40	73 ± 10,8	47–99

3.4. Tutkimusaineiston tilastolliset analyysit

Tutkimuskalojen koossa oli varsinkin vuoden 2011 kokeissa huomattavaa vaihtelua. Suurilla kaloilla on suurempi kiduspinta-ala, jolla on vaikutusta glokidium-toukkien määriin kalojen kiduksilla (Young & Williams 1984b). Tämä havaittiin myös tutkimusaineistossa lineaarisella regressionanalyysillä, sillä glokidium-toukkamäärän positiivinen suhde kalan kokonaispituuden suhteen oli merkitsevä. Tästä syystä jouduttiin pituuden vaikutus glokidium-toukkamääriin huomioimaan pituuskorjauksella. Pituuskorjaus tehtiin jakamalla glokidium-toukkamäärä kalan kokonaispituuden (mm) neliöllä, mikä standardoi glokidium-toukkamäärät kiduspinta-alan suhteen vertailukelpoiksi. Tilastolliset testit tehtiin näillä standardoiduilla glokidium-toukkamäärillä. Koska A-purolla A-puron ja B-puron taimenten standardoitujen glokidium-toukkamäärien tulokset menivät vahvasti ristiin todellisiin glokidium-toukkamääriin nähden, mahdollisesti kalakantojen pituuserojen takia (Taulukko 1), analysoitiin näillä kaloilla tulokset myös standardoimattomilla glokidium-toukkamäärillä,

ottaen mukaan vain ne kokoluokat, joista taimenia löytyi molemmista kalakannoista, eli kokonaispituudeltaan alle 70 mm kalat.

Vuoden 2011 kokeessa alkuperäinen tarkoitus oli tutkia eri aikahetkillä, muuttuvatko glokidium-toukkamäärät kaloissa infektioiden aikana ja vertailla eri aikoina saatuja tuloksia. Kalojen korkean kuolleisuuden takia aineistoa oli kuitenkin vähän ja tällaisista vertailuista luovuttiin. Koska kaloja tutkittiin pidemmän aikajakson aikana, oli mahdollista, että glokidium-toukkia oli kokeen loppupuolella tutkituissa kaloissa vähemmän kuin kokeen alussa tutkituissa kaloissa. Parametristen testien oletusten voimassa olosta riippuen analysoitiin t-testillä tai Mann-Whitneyn U-testillä, erosivatko glokidium-toukkamäärät merkitsevästi kaloissa kokeen lopussa verrattuna kokeen alussa laskettuun määrään. Glokidium-toukkien vähentymistä ei havaittu, joten eri aikoina tutkittujen kalojen glokidium-toukkamäärät yhdistettiin kalalajien ja -kantojen välisiin vertailuihin.

Myös vuoden 2012 laboratorioskokeessa tutkittiin kaloja 2 ja 3 viikon päästä infektiotilasta, joten periaattessa oli mahdollista, että myös tutkimusajankohtien välillä olisi tapahtunut glokidium-toukkamäärien vähentymistä. Merkitsevää glokidium-toukkamäärien vähentymistä ei tässä tapauksessa havaittu, joten eri aikoina lasketut glokidium-toukkamäärät yhdistettiin kalalajien välisiä vertailuja varten.

Koska eri kalalajeja tai -kantoja oli useammassa sumpussa tai altaassa, testattiin oliko saman kalalajin tai -kannan sumpujen välillä tilastollisesti merkisevää eroa. Tämä tehtiin siitä syystä, että sumpun sijainti (Kuva 1) saattoi vaikuttaa kalojen altistumiseen glokidium-toukille. Myös laboratorioskokeessa saattoi esiintyä altaasta johtuvaa vaikutusta glokidium-toukkamääriin. Tilastollisena testinä käytettiin t-testiä, Mann-Whitneyn U-testiä ja Kruskal-Wallis testin riippuen siitä olivatko parametristen testien oletukset voimassa ja kuinka montaa sumpua verrattiin keskenään. Mikäli kalalajin tai -kannan glokidium-toukkamäärissä ei havaittu tilastollisesti merkisevää eroa sumpujen välillä, yhdistettiin niiden aineisto tilastollista vertailua varten. Merkitseviä eroja oli vuoden 2011 kokeissa B-purolla A-puron taimenta sisältäneiden sumpujen välillä ja Livojoella Rautalammin reitin taimenta sisältäneiden sumpujen välillä. Lisäksi vuoden 2012 kokeissa oli D-purolla Rautalammin reitin taimenta sisältäneiden sumpujen välillä merkitsevä ero. Tästä syystä näiden sumpujen kalat analysoitiin vertailuissa erikseen. Koska kalalajien ja -kantojen vertailussa varianssianalyysin oletuksia ei logaritimuunnoksista huolimatta saatu voimaan, eikä pituuskorjattuaineistokaan täyttänyt oletuksia, analysoitiin kalalajien ja -kantojen soveltuvuutta eri raakkupopulaatioille Kruskal-Wallis testillä. Mikäli tilastollisesti merkitseviä eroja oli, suoritettiin kalalajien ja -kantojen väliset parittaiset vertailut kullekin raakkupopulaatiolle Mann-Whitneyn U-testillä. Sumpuskokeiden monivertailuille tehtiin Bonferronin korjaus jakamalla merkitsevyyden rajana pidetty P:n arvo 0,05 parittaisten vertailujen määrällä. Tilastolliset testit tehtiin SPSS 19 ohjelmalla.



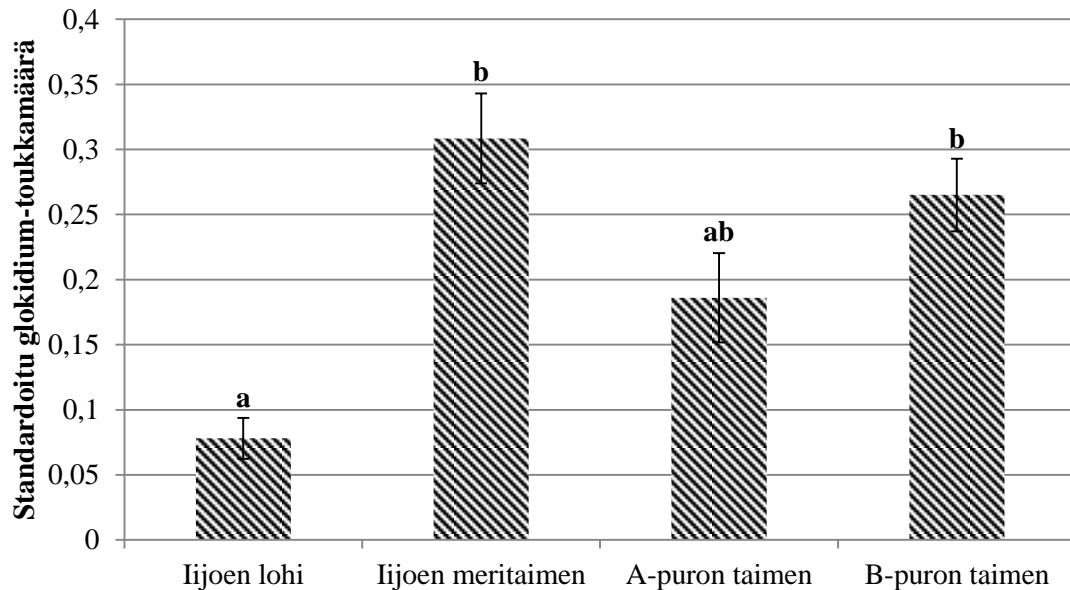
Kuva 2. Raakun glokidium-toukkia kiduslehdellä. (Kuva: Jouni Salonen).

4. TULOKSET

4.1. Vuoden 2011 kokeet Iijoen vesistöalueella

4.1.1. A-puro

A-purolla oli tilastollisesti merkitseviä eroja glokidium-toukkamäärissä kalaryhmien välillä (Kruskall-Wallis-testi, $\chi^2 = 24,949$, $df = 3$, $P < 0,001$) (Taulukko 4). Parittaisissa vertailuissa standardoitu glokidium-toukkamäärä oli lohissa merkitsevästi pienempi kaikkiin muihin taimenkantoihin, paitsi A-puron taimenkantaan nähden (Kuva 3 ja Taulukko 4). Taimenkantojen välillä ei ollut merkitsevää eroa (Kuva 3 ja Taulukko 4), tosin A-puron taimenissa oli keskimäärin vähemmän glokidium-toukkia kuin B-puron taimenissa, mutta merkitsevyys oli vain suuntaa antava (Taulukko 4). Verrattaessa A- ja B-puron kokonaispituudeltaan alle 70 mm taimenten standardoimattomia glokidium-toukkamääriä, havaittiin, että B-puron taimenissa oli merkitsevästi enemmän glokidium-toukkia kuin A-puron taimenissa (Mann-Whitney U-testi, $U = 11,000$, $Z = -2,389$, $P = 0,014$). Tämä vahvistaa sitä havaintoa, että A-puron taimen saattoi olla merkitsevästi B-puron taimenta huonompi isäntä A-purossa.



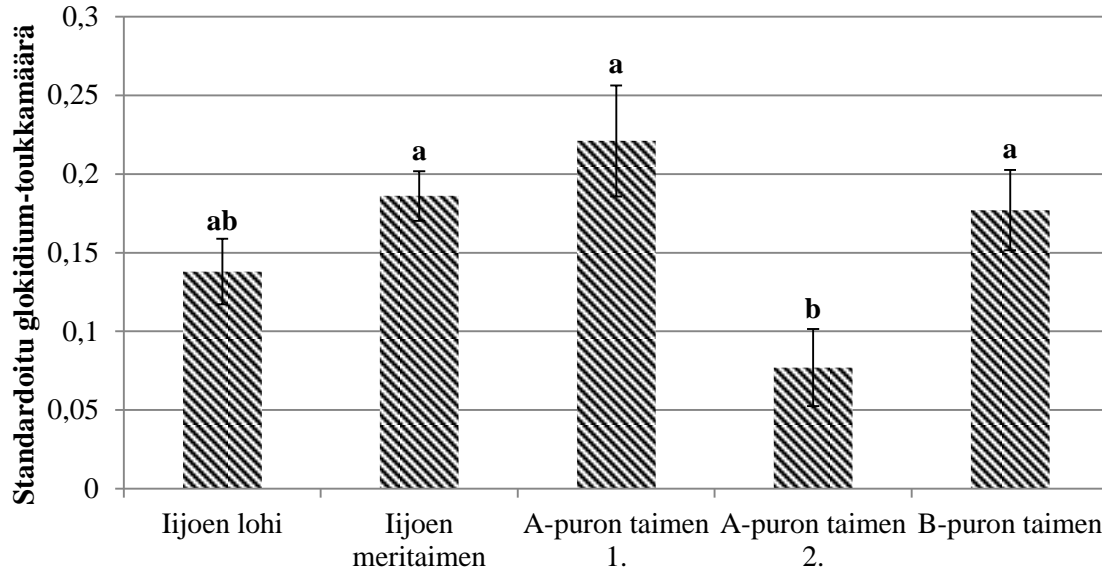
Kuva 3. Iijoen lohien ja eri taimenkantojen standardoitujen glockidium-toukkamäärien (glockidium-toukkamäärä / (kalan kokonaispituus (mm))²) keskiarvot ja keskiarvon keskivirheet A-purolla. Eri kirjaimin merkityt keskiarvot eroavat merkitsevästi toisistaan ($P < 0,008$).

Taulukko 4. A-puron kalalajien ja -kantojen väliset parittaiset vertailut (Mann-Whitneyn U-testi) ja vertailujen testisuureet. Tilastollisesti merkitseväksi eroksi määritettiin Bonferronin korjauksen jälkeen $0,05 / 6 = 0,008$. MI = Iijoen lohi, Mt = Iijoen meritaimen, At = A-puron taimen, Bt = B-puron taimen.

Testisuure	Parittaiset vertailut					
	MI vs. Mt	MI vs. At	MI vs. Bt	Mt vs. At	Mt vs. Bt	At vs. Bt
U	21,000	164,000	65,000	131,000	208,000	203,000
Z	-4,478	-1,607	-4,226	-2,211	-0,699	-1,744
P	<0,001	0,108	<0,001	0,027	0,485	0,081

4.1.2. B-puro

B-purolla oli A-puron taimenta sisältäneiden sumpujen välillä tilastollisesti merkitsevä ero (Mann-Whitneyn U-testi, $U = 20,000$, $Z = -2,709$, $P = 0,007$), joten ne analysoitiin erikseen. B-purolla oli merkitseviä eroja glockidium-toukkamäärissä kalaryhmien välillä (Kruskall-Wallis-testi, $\chi^2 = 17,220$, $df = 4$, $P = 0,002$) (Taulukko 5). Parittaisissa vertailuissa Iijoen lohien ja eri taimenkantojen välillä ei kuitenkaan ollut merkitseviä eroja (Kuva 4 ja Taulukko 5). Iijoen meritaimenissa ei ollut merkisevää eroa glockidium-toukkien määrissä A-puron 1. sumpun kaloihin nähden, mutta meritaimenissa oli merkitsevästi enemmän glockidium-toukkia kuin A-puron 2. sumpun taimenissa (Kuva 4). Meritaimenien ja B-puron taimenien välillä ei ollut merkitsevää eroa. A-puron 1. sumpun taimenissa ei ollut merkitsevää eroa glockidium-toukkamäärissä B-puron taimeniin nähden, kun taas A-puron 2. sumpun taimenissa oli merkitsevästi vähemmän glockidium-toukkia kuin B-puron taimenissa (Kuva 4).



Kuva 4. Iijoen lohien ja eri taimenkantojen standardoitujen glokidium-toukkamäärien (glokidium-toukkamäärä / (kalan kokonaispituus (mm))²) keskiarvot ja keskiarvon keskivirheet B-purolla. A-puron taimenilla oli sumppujen välillä tilastollisesti merkitsevä ero, joten eri sumppujen kalat analysoitiin erikseen. Eri kirjaimin merkityt keskiarvot eroavat merkitsevästi toisistaan ($P < 0,006$).

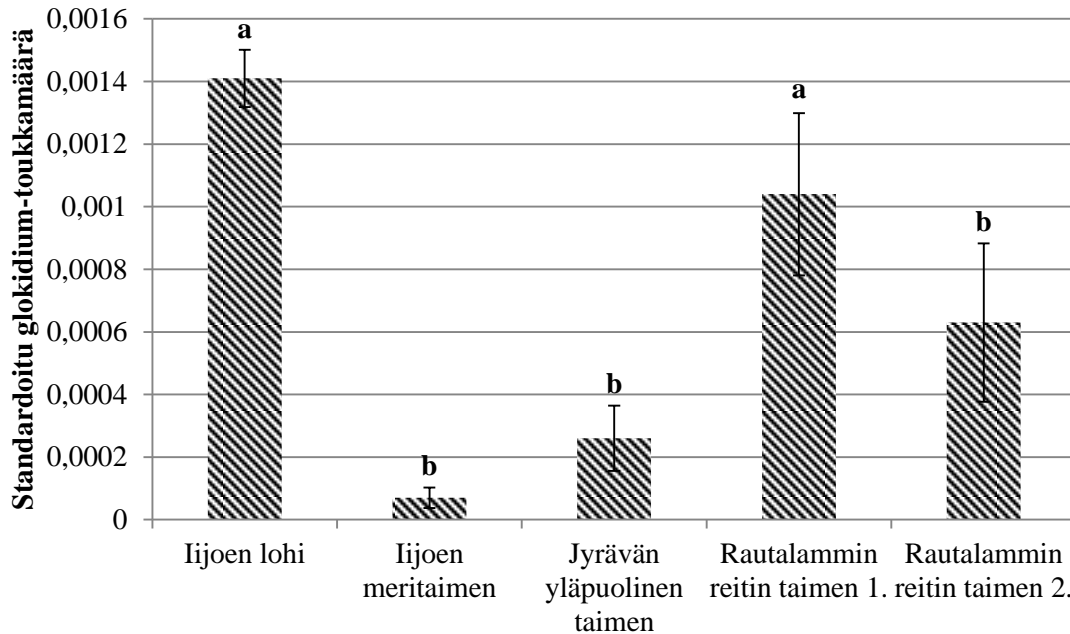
Taulukko 5. B-puron kalalajien ja -kantojen väliset parittaiset vertailut (Mann-Whitneyn U-testi) ja vertailujen testisuureet. A-puron taimenten sumppujen välillä oli tilastollisesti merkitsevä ero glokidium-toukkamäärissä, joten sumppujen taimenet analysoitiin erikseen (At1 ja At2). Tilastollisesti merkitseväksi eroksi määritettiin Bonferronin korjauksen jälkeen $0,05 / 9 = 0,006$. MI = Iijoen lohi, Mt = Iijoen meritaimen, At1 = A-puron taimen 1., At2 = A-puron taimen 2. ja Bt = B-puron taimen.

Testisuure	Parittaiset vertailut								
	MI vs. Mt	MI vs. At1	MI vs. At2	MI vs. Bt	Mt vs. At1	Mt vs. At2	Mt vs. Bt	At1 vs. Bt	At2 vs. Bt
U	83,000	40,000	65,000	171,000	47,000	21,500	148,000	77,000	74,000
Z	-1,880	-2,109	-2,318	-0,946	-1,223	-3,646	-0,732	-1,111	-2,725
P	0,060	0,035	0,020	0,344	0,221	<0,001	0,464	0,267	0,006

4.1.3. Livojoki

Livojoella oli Rautalammin reitin taimenta sisältäneiden sumppujen välillä tilastollisesti merkitsevä ero, joten ne analysoitiin erikseen (Mann-Whitneyn U-testi $U = 115,000$, $Z = -2,219$, $P = 0,026$). Livojoella oli kalaryhmien välillä merkitseviä eroja glokidium-toukkamäärissä (Kruskall-Wallis-testi, $\chi^2 = 76,628$, $df = 4$, $P < 0,001$) (Taulukko 6). Parittaisissa vertailuissa Iijoen lohissa oli merkitsevästi enemmän glokidium-toukkia kuin missään taimenkannassa, paitsi Rautalammin reitin 1. sumpun taimeniin nähden merkitsevyys oli suuntaa antava (Kuva 5 ja Taulukko 6). Iijoen meritaimenien ja Jyrävän yläpuolisten taimenien välillä ei ollut merkitsevää eroa glokidium-toukkamäärissä. Iijoen meritaimenissa oli keskimäärin vähemmän glokidium-toukkia kuin Rautalammin reitin 1. sumpun ja 2. sumpun taimenissa (Kuva 5), tosin jälkimmäisen välillä ero ei ollut aivan tilastollisesti

merkitsevä (Taulukko 6). Jyrävän yläpuolisissa taimenissa oli merkitsevästi vähemmän glokidium-toukkia kuin Rautalammin reitin 1. sumpun taimenissa, mutta eroa ei ollut 2. sumpun taimeniin nähden (Kuva 5 ja Taulukko 6).



Kuva 5. Iijoen lohen ja eri taimenkantojen standardoitujen glokidium-toukkamäärien (glokidium-toukkamäärä / (kokonaispituus (mm))²) keskiarvot ja keskiarvon keskivirheet Livojoella. Rautalammin reitin taimenilla oli sumppujen välillä tilastollisesti merkitsevä ero, joten eri sumppujen kalat analysoitiin erikseen. Eri kirjaimin merkityt keskiarvot eroavat merkitsevästi toisistaan ($P < 0,006$).

Taulukko 6. Livojoen kalalajien ja -kantojen väliset parittaiset vertailut (Mann-Whitneyn U-testi) ja vertailujen testisuureet. Rautalammin reitin taimenten sumppujen välillä oli tilastollisesti merkitsevä ero glokidium-toukkamäärissä, joten sumppujen taimenet analysoitiin erikseen (Rt1 ja Rt2). Tilastollisesti merkitseväksi eroksi määritettiin Bonferronin korjauksen jälkeen $0,05 / 9 = 0,006$. Mt = Iijoen lohi, Mt = Iijoen meritaimen, Jyp = Jyrävän yläpuolinen taimen, Rt1 = Rautalammin reitin taimen 1. ja Rt2 = Rautalammin reitin taimen 2..

Testisuure	Parittaiset vertailut								
	Mt vs. Mt	Mt vs. Jyp	Mt vs. Rt1	Mt vs. Rt2	Mt vs. Jyp	Mt vs. Rt1	Mt vs. Rt2	Jyp vs. Rt1	Jyp vs. Rt2
U	15,000	114,000	237,500	162,000	546,000	96,000	280,500	136,000	299,000
Z	-7,519	-6,294	-2,312	-3,756	-0,890	-4,945	-1,741	-3,878	-0,979
P	<0,001	<0,001	0,021	<0,001	0,373	<0,001	0,082	<0,001	0,327

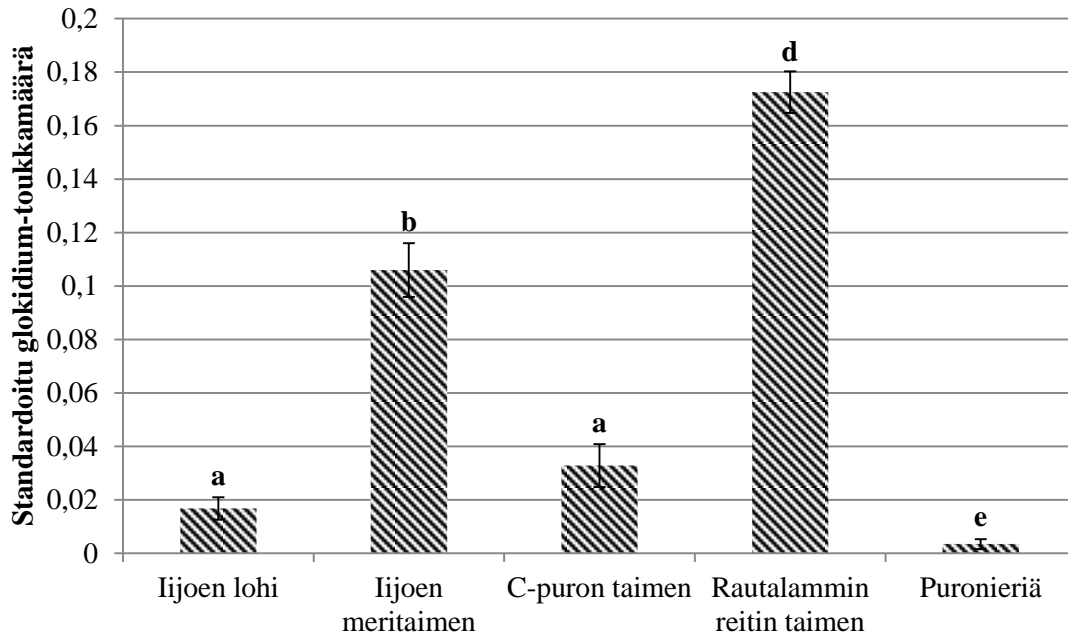
Taulukko 7. Vuoden 2011 Iijoen vesistöalueen kokeiden kalojen glokidium-infektioiden prevalenssi (%), glokidium-toukkamäärien keskiarvot, keskiarvon keskivirheet (S.E.) ja vaihteluvälit. Standardoitu keskiarvo on kalan kokonaispituuden (mm) neliöllä jaettujen glokidium-toukkamäärien keskiarvo. B-purolla oli A-puron taimenten sumppujen välillä tilastollisesti merkitsevä ero glokidium-toukkamäärissä, joten sumppujen taimenet analysoitiin erikseen. Samoin Livojoella Rautalammin reitin taimenta sisältäneiden sumppujen välillä oli merkitsevä ero glokidium-toukkamäärissä.

Vesistö	Kala	Glokidium-toukkamäärä				Standardoitu	
		Prevalenssi	Keskiarvo	S.E.	Vaihteluväli	Keskiarvo	S.E.
A-puro	Iijoen lohi	100	1003	302	8–5360	0,078	0,016
	Iijoen taimen	100	5245	1311	354–18036	0,31	0,035
	A-puron taimen	100	1463	294	1–4192	0,19	0,034
	B-puron taimen	100	959	105	52–1766	0,27	0,028
B-puro	Iijoen lohi	100	1833	427	130–6274	0,14	0,021
	Iijoen meritaimen	100	4057	821	238–10770	0,19	0,016
	A-puron taimen 1.	100	816	147	137–1464	0,22	0,035
	A-puron taimen 2.	100	277	76	1–1032	0,077	0,025
	B-puron taimen	100	767	148	95–3072	0,18	0,026
Livojoki	Iijoen lohi	100	14	2	2–63	$1,4 \cdot 10^{-3}$	$9,1 \cdot 10^{-5}$
	Iijoen taimen	14	0,4	0,2	0–6	$7,0 \cdot 10^{-5}$	$3,3 \cdot 10^{-5}$
	Jyrävän yläpuolinen taimen	21	1	0,5	0–13	$2,6 \cdot 10^{-4}$	$1,0 \cdot 10^{-4}$
	Rautalammin reitin taimen 1.	79	8	2	0–33	$1,0 \cdot 10^{-3}$	$2,6 \cdot 10^{-4}$
	Rautalammin reitin taimen 2.	30	5	2	0–30	$6,3 \cdot 10^{-4}$	$2,5 \cdot 10^{-4}$

4.2. Vuoden 2012 kokeet Iijoen vesistöalueella

4.2.1. C-puro

C-purolla oli tilastollisesti merkitseviä eroja glokidium-toukkamäärissä eri kalaryhmien välillä (Kruskall-Wallis-testi, $\chi^2 = 138,760$, $df = 4$, $P < 0,001$) (Taulukko 8). Parittaisten vertailujen mukaan lohissa oli merkitsevästi vähemmän glokidium-toukkia kuin missään taimenkannassa (Kuva 6 ja Taulukko 8), lukuun ottamatta C-puron taimenta, johon nähden ero oli suuntaa antava. Lohissa oli kuitenkin merkitsevästi enemmän glokidium-toukkia kuin puronieriöissä. Iijoen meritaimenissa oli merkitsevästi enemmän glokidium-toukkia kuin C-puron taimenissa ja puronieriöissä, mutta merkitsevästi vähemmän kuin Rautalammin reitin taimenissa (Kuva 6 ja Taulukko 8). C-puron taimenissa oli merkitsevästi vähemmän glokidium-toukkia kuin Rautalammin reitin taimenissa, mutta enemmän kuin puronieriöissä (Kuva 6 ja Taulukko 8). Rautalammin reitin taimenissa oli merkitsevästi enemmän glokidium-toukkia kuin puronieriöissä.



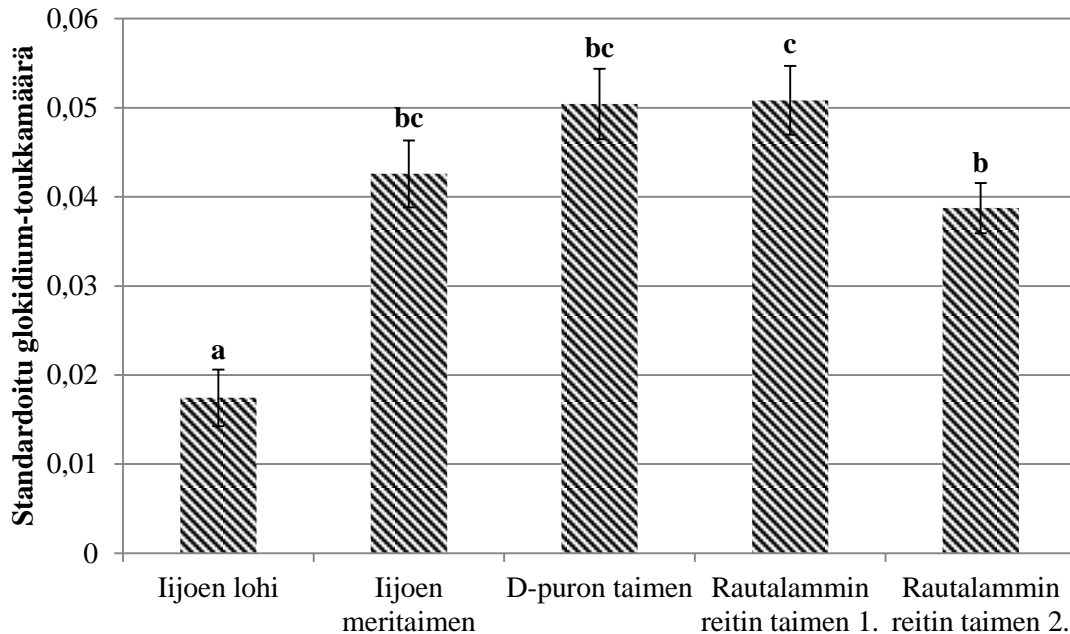
Kuva 6. Iijoen lohien, eri taimenkantojen ja puronierian standardoitujen glokidium-toukkamäärien (glokidium-toukkamäärä / kalan kokonaispituus (mm))² keskiarvot ja keskiarvon keskiarvot C-purolla. Eri kirjaimin merkityt keskiarvot eroavat merkitsevästi toisistaan ($P < 0,005$).

Taulukko 8. C-puron kalalajien ja -kantojen väliset parittaiset vertailut (Mann-Whitneyn U-testi) ja vertailujen testisuureet. Tilastollisesti merkitseväksi eroksi määritettiin Bonferronin korjauksen jälkeen $0,05 / 10 = 0,005$. MI = Iijoen lohi, Mt = Iijoen meritaimen, Ct = C-puron taimen, Rt = Rautalammin reitin taimen ja Pn = puronieriä.

Testisuure	Parittaiset vertailut									
	MI vs. Mt	MI vs. Ct	MI vs. Rt	MI vs. Pn	Mt vs. Ct	Mt vs. Rt	Mt vs. Pn	Ct vs. Rt	Ct vs. Pn	Rt vs. Pn
U	144,000	91,000	7,000	244,000	87,000	810,500	27,000	2,000	18,000	<0,001
Z	-6,467	-1,958	-7,807	-3,842	-3,485	-5,180	-7,664	-5,029	-4,801	-8,025
P	<0,001	0,050	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	0,001	<0,001

4.2.2. D-puro

D-purolla oli Rautalammin reitin taimenta sisältäneiden sumpujen välillä tilastollisesti merkitsevä ero, joten ne analysoitiin erikseen (Mann-Whitneyn U-testi, $U = 304,000$, $Z = -2,141$, $P = 0,032$). D-purolla oli merkitseviä eroja glokidium-toukkien määrissä eri kalaryhmien välillä (Kruskall-Wallis-testi, $\chi^2 = 30,378$, $df = 4$, $P < 0,001$) (Taulukko 9). Parittaisten vertailujen mukaan Iijoen lohissa oli merkitsevästi vähemmän glokidium-toukkia kuin missään taimenkannassa (Kuva 7 ja Taulukko 9). Taimenkantojen välillä ei ollut merkitsevää eroa (Kuva 7 ja Taulukko 9).



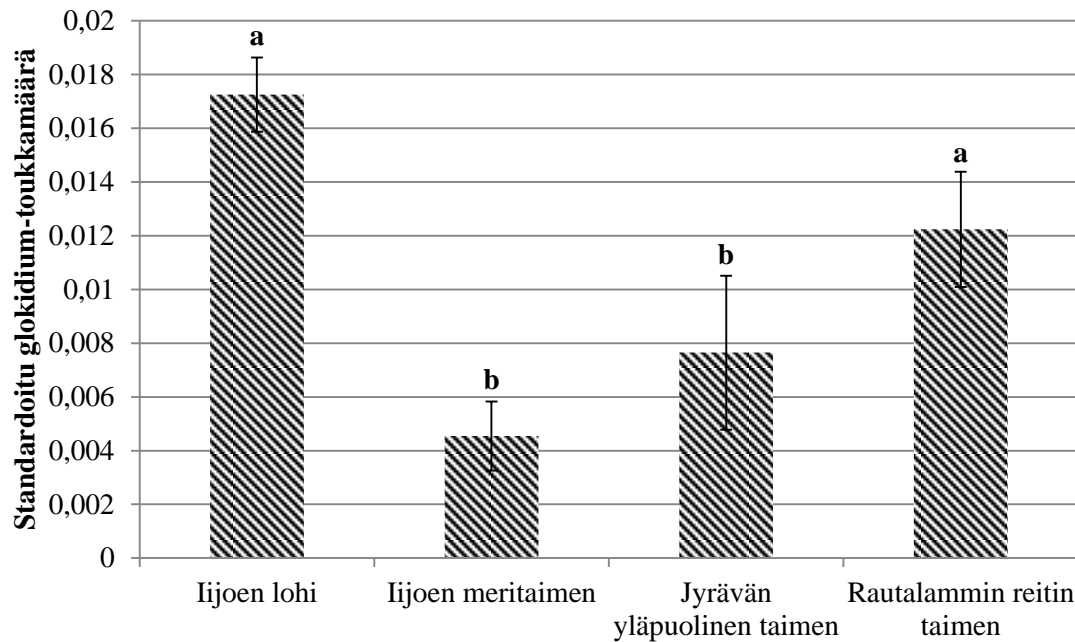
Kuva 7. Iijoen lohien ja eri taimenkantojen standardoitujen glokidium-toukkamäärien (glokidium-toukkamäärä / (kalan kokonaispituus (mm))²) keskiarvot ja keskiarvon keskivirheet D-purolla. Rautalammin reitin taimenilla oli sumppujen välillä tilastollisesti merkitsevä ero, joten eri sumppujen kalat analysoitiin erikseen. Eri kirjaimin merkityt keskiarvot eroavat merkitsevästi toisistaan ($P < 0,006$).

Taulukko 9. D-puron kalalajien ja -kantojen väliset parittaiset vertailut (Mann-Whitneyn U-testi) ja vertailujen testisuureet. Rautalammin reitin taimenten sumppujen välillä oli tilastollisesti merkitsevä ero glokidium-toukkamäärissä, joten sumppujen taimenet analysoitiin erikseen (Rt1 ja Rt2). Tilastollisesti merkitseväksi eroksi määritettiin Bonferronin korjauksen jälkeen $0,05 / 9 = 0,006$. MI = Iijoen lohi, Mt = Iijoen meritaimen, Dt = D-puron taimen, Rt1 = Rautalammin reitin taimen 1. ja Rt2 = Rautalammin reitin taimen 2..

Testisuure	Parittaiset vertailut								
	MI vs. Mt	MI vs. Dt	MI vs. Rt1	MI vs. Rt2	Mt vs. Dt	Mt vs. Rt1	Mt vs. Rt2	Dt vs. Rt1	Dt vs. Rt2
U	104,000	138,000	57,000	64,000	981,000	551,500	536,500	961,000	522,000
Z	-4,290	-4,369	-4,745	-3,805	-1,443	-2,190	-0,013	-0,235	-1,718
P	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	0,149	0,029	0,990	0,814	0,086

4.2.3. Livojoki

Livojoella oli tilastollisesti merkitseviä eroja kalaryhmien välillä glokidium-toukkien määrissä (Kruskall-Wallis-testi, $\chi^2 = 27,750$, $df = 3$, $P < 0,001$) (Taulukko 10). Parittaisissa vertailuissa lohissa oli merkitsevästi enemmän glokidium-toukkia kuin missään taimenkannassa (Kuva 8 ja Taulukko 10), lukuun ottamatta Rautalammin reitin taimenta, johon nähden ero oli suuntaa antava (Taulukko 10). Iijoen meritaimenien ja Jyrävän yläpuolisten taimenten välillä ei ollut merkitsevää eroa glokidium-toukkien määrissä. Sen sijaan Rautalammin reitin taimenissa oli merkitsevästi enemmän glokidium-toukkia kuin meritaimenissa ja Jyrävän yläpuolisissa taimenissa (Kuva 8 ja Taulukko 10).



Kuva 8. Iijoen lohen ja eri taimenkantojen standardoitujen glokidium-toukkamäärien (glokidium-toukkamäärä / (kalan kokonaispituus (mm))²) keskiarvot ja keskiarvon keskivirheet Livojoella. Eri kirjaimin merkityt keskiarvot eroavat merkitsevästi toisistaan ($P < 0,008$).

Taulukko 10. Livojoen kalalajien ja -kantojen väliset parittaiset vertailut (Mann-Whitneyn U-testi) ja vertailujen testisuureet. Tilastollisesti merkitseväksi eroksi määritettiin Bonferronin korjauksen jälkeen $0,05 / 6 = 0,008$. Ml = Iijoen lohi, Mt = Iijoen meritaimen, Jyp = Jyrävän yläpuolinen taimen ja Rt = Rautalammin reitin taimen.

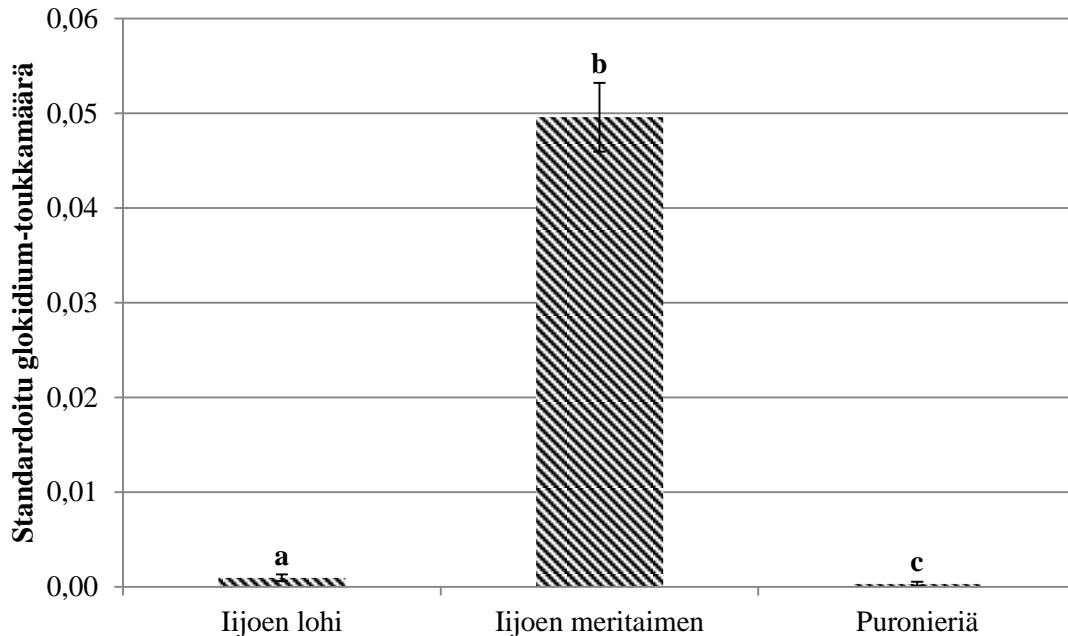
Testisuure	Parittaiset vertailut					
	Ml vs. Mt	Ml vs. Jyp	Ml vs. Rt	Mt vs. Jyp	Mt vs. Rt	Jyp vs. Rt
U	151,500	113,000	325,000	781,000	1015,500	568,000
Z	-4,443	-3,194	-2,289	-0,023	-3,617	-2,753
P	<0,001	<0,001	0,022	0,982	<0,001	0,006

Taulukko 11. Vuoden 2012 Iijoen vesistöalueen kokeiden kalojen glokidium-infektioiden prevalenssi (%), glokidium-toukkamäärien keskiarvot, keskiarvon keskivirheet (S.E.) ja vaihteluvälit. Standardoitu keskiarvo on kalan kokonaispituuden (mm) neliöllä jaettujen glokidium-toukkamäärien keskiarvo. D-purolla oli Rautalammin reitin taimenta sisältäneiden sumpujen välillä merkitsevä ero glokidium-toukkamäärissä, joten sumpujen taimenet analysoitiin erikseen.

Vesistö	Kala	Glokidium-toukkamäärä				Standardoitu	
		Prevalenssi	Keskiarvo	S.E.	Vaihteluväli	Keskiarvo	S.E.
C-puro	Iijoen lohi	77	52	14	0–295	0,017	0,0042
	Iijoen meritaimen	100	371	34	23–1228	0,11	0,096
	C-puron taimen	100	415	105	21–962	0,033	0,0080
	Rautalammin reitin taimen	100	730	33	278–1574	0,17	0,0077
	Puronieria	22	16	9	0–220	0,0034	0,0019
D-puro	Iijoen lohi	94	52	10	0–135	0,017	0,0032
	Iijoen meritaimen	100	165	15	41–588	0,043	0,0038
	D-puron taimen	100	231	19	35–783	0,050	0,0040
	Rautalammin reitin taimen 1.	100	223	18	58–652	0,051	0,0039
	Rautalammin reitin taimen 2.	100	173	13	71–280	0,039	0,0028
Livojoki	Iijoen lohi	94	56	5	0–99	0,017	0,0014
	Iijoen meritaimen	35	15	4	0–111	0,0045	0,0013
	Jyrävän yläpuolinen taimen	31	25	9	0–162	0,0076	0,0029
	Rautalammin reitin taimen	70	57	10	0–228	0,012	0,0021

4.3. Laboratoriokoe

Laboratoriokokeessa, jossa käytettiin E-puron raakun glokidium-toukkia, oli tilastollisesti merkitseviä eroja glokidium-toukkien määrissä kalaryhmien välillä (Kruskall-Wallis-testi, $\chi^2 = 90,075$, $df = 2$, $P < 0,001$) (Kuva 9). Meritaimenissa oli merkitsevästi enemmän glokidium-toukkia kuin lohissa (Mann-Whitneyn U-testi, $U = 29,000$, $Z = -7,625$, $P < 0,001$) ja puronierioissa (Mann-Whitneyn U-testi, $U = 23,500$, $Z = -7,872$, $P < 0,001$) (Kuva 9). Lohissa oli merkitsevästi enemmän glokidium-toukkia kuin puronierioissa (Mann-Whitneyn U-testi, $U = 660,000$, $Z = -1,981$, $P = 0,048$) (Kuva 9).



Kuva 9. Iijoen lohien, meritaimenen ja puronierian standardoitujen glokidium-toukkamäärien (glokidium-toukkamäärä / (kalan kokonaispituus (mm))²) keskiarvot ja keskiarvon keskivirheet laboratoriokokeessa. Eri kirjaimin merkityt keskiarvot eroavat merkitsevästi toisistaan.

Taulukko 12. Laboratoriokokeessa tutkittujen kalojen glokidium-infektioiden prevalenssi (%), glokidium-toukkamääriin keskiarvot, keskiarvon keskivirheet (S.E.) ja vaihteluvälit. Standardoitu keskiarvo on kalan kokonaispituuden (mm) neliöllä jaettujen glokidium-toukkamäärien keskiarvo.

Kala	Glokidium-toukkamäärä				Standardoitu	
	Prevalenssi	Keskiarvo	S.E.	Vaihteluväli	Keskiarvo	S.E.
Iijoen lohi	48	3	0,8	0-22	$9,7 \cdot 10^{-4}$	$3,5 \cdot 10^{-4}$
Iijoen meritaimen	98	161	12	0-324	$5,0 \cdot 10^{-2}$	$3,6 \cdot 10^{-3}$
Puronieria	15	2	1	0-57	$3,2 \cdot 10^{-4}$	$2,2 \cdot 10^{-4}$

5. TULOSTEN TARKASTELU

5.1. Taimenpurojen tarkastelu

Teorian mukaan loiset voivat ajan myötä sopeutua käyttämään parhaiten niitä isäntiä, joita ne ympäristössään useimmin kohtaavat (Holmes 1982, Loot ym. 2006, Poulin 2007). Tämän tutkimuksen perusteella vaikuttaisi siltä, että tämä pääsääntöisesti pätee lajitasolla myös raakkuun. Tulokset tukevat jossain määrin sitä näkemystä, että lohi toimii raakuille parempana isäntänä lohijoissa ja taimen taimenpuroissa (Larsen 2006, Söderberg 2008, Degerman ym. 2009). Tässä tutkimuksessa mukana olleen lohijoen, Livojoen, raakuille lohi oli parempi isäntä glokidium-toukkamäärillä mitattuna kuin mikään taimenkanta sekä vuoden 2011, että vuoden 2012 kokeissa, tosin Rautalammin reitin taimeniin nähden ero ei ollut aivan tilastollisesti merkitsevä. Taimenpuroissa puolestaan taimen oli yleisesti lohta soveltuvampi isäntä, tosin ero ei kaikissa puroissa ollut merkitsevä kaikkiin taimenkantoihin nähden. Purojen populaatioita tarkasteltaessa vaikuttaa siis siltä, että raakkupopulaatioiden välillä on

eroa siinä, miten vahvasti ne ovat sopeutuneet näissä puroissa taimeneen. Erityisesti B-purossa lohissakin oli melko runsaasti glokidium-toukkia taimeniin nähden. B-puro on pienehkö vesistöalueen latvapuro tai -joki, joka on kahden muun joen ja useamman pienen järvioltaan välityksellä yhteydessä Iijokeen. Koska lohi suosii kutualueinaan pääsääntöisesti jokisysteemin pääuomia ja taimen pienempiä sivujokia (Elliot 1994, Östergren 2006), en pidä todennäköisenä sitä, että lohien melko korkea soveltuvuus kyseisen puron raakuille johtuisi siitä, että puro olisi ennen ollut lohien kutualueita. Mahdollisesti soveltuvuus selittyy raakkupopulaatioiden geneettisillä eroilla. Raakkupopulaatioiden välillä voi olla huomattavaa geneettistä erilaistumista ja eroa populaatioiden geneettisessä monimuotoisuudessa saman vesistöalueen sisälläkin (Geist & Kuehn 2005, Geist & Kuehn 2008, Geist ym. 2010). Nämä erot voivat syntyä esimerkiksi populaatioiden välisistä migraatioeroista, geneettisestä ajautumisesta (perustajavaikutus, ”pullonkaulat”) tai valinnan myötä. Tästä syystä on mahdollista, että geneettisesti monimuotoisissa populaatioissa on säilynyt kyky infektoida lohta, vaikka populaatiolla olisi ollut pitkään aikaan vuorovaikutusta lohien kanssa. Vaikka A-purossa oli lohissa keskimäärin vähiten glokidium-toukkia kun toukkamäärien tarkasteluissa huomioitiin tutkittujen kalojen kokoero, niin silti lohissakin oli tässä purossa korkeimmillaan yli 5000 glokidium-toukkaa ja keskimäärin yli 1000. Täten todennäköisesti tämänkin puron raakut kykenevät käyttämään lohta isäntänään, vaikka taimen ehkä on soveltuvampi isäntä. Itseasiassa minkään taimenpuron raakut eivät osoittaneet, että niiltä puuttuisi kokonaan kyky infektoida lohia. Tässä mielessä näkemys siitä, että lohi olisi taimenpuroissa raakuille soveltumaton isäntä (Larsen 2006, Söderberg 2008, Degerman ym. 2009), ei tämän tutkimuksen perusteella saa tukea. Tosin laboratoriotutkimuksessa käytetyille E-puron raakuille Iijoen meritaimenkanta oli poikkeuksellisen selkeästi lohta soveltuvampi isäntä.

Loisia pidetään usein paikallisesti sopeutuneina niiden sympatrisiin eli samalla alueella eläviin isäntäpopulaatioihin (Kaltz & Shykoff 1998, Ebert 1994, Lively & Dybdahl 2000, Gandon & Michalakis 2002). Loisivilla simpukoilla tästä on esimerkkinä tutkimustulos, missä *Epioblasma florentina* walkeri -simpukalla loisinta onnistui parhaiten populaatiolle sympatrisen nuoliahvenpopulaation (*Etheostoma flabellare*) yksilöissä (Rogers ym. 2001). Taubert ym. (2010) havaitsivat raakkujen kanssa samalta alueelta peräisin olleen taimenkannan erään joen raakkupopulaatiolle parhaaksi isännäksi, mutta taimenkanta ei ollut samasta vesistöstä. Toisaalta Larsen (2009) havaitsi kokeessaan raakkupopulaatiolle sympatrisen taimenkannan kaikista kokeessa olleista taimenkannoista huonoiten soveltuvaksi kyseiselle raakkupopulaatiolle. Tässä tutkimuksessa ei saatu viitteitä raakun paikallisesta sopeutumisesta sympatriseen taimenkantaan Iijoen alueen taimenpuroissa. Itseasiassa jos näissä puroissa tarkastellaan eri taimenkantoja, niin havaitaan, että A- ja C-purossa purojen paikallinen taimen oli huonoiten soveltuva isäntä sympatrisille raakkupopulaatioille. Tulokset vastaavat siis osittain havaintoja siitä, että joen tai puron paikallinen taimenkanta voi olla huonommin soveltuva kuin muut taimenkannat (Larsen 2009). Yksi merkittävä tekijä paikallisessa sopeutumisessa on se, kummalla osapuolella lois-isäntäsuhteessa on enemmän migraatiota populaatioiden välillä. Mikäli loisella on enemmän migraatiota populaatioiden välillä kuin isännällä, on loinen usein paikallisesti sopeutunut isäntään (Gandon ym. 1996, Lively 1999, Gandon 2002, Morgan ym. 2005, Greischar & Koskella 2007). Vastaavasti jos isännällä on enemmän migraatiota populaatioiden välillä kuin loisella, on isäntä usein paikallisesti sopeutunut loiseen (Gandon ym. 1996, Oppliger ym. 1999, Gandon 2002, Roth ym. 2012). Se, että paikallinen taimen oli tässä tutkimuksessa yhtä hyvä tai huonompi isäntä

raakuille kuin vieraat taimenkannat, saattaa siis johtua siitä, että taimenella on purojen välillä enemmän migraatiota kuin raakulla ja siten paikallinen taimenpopulaatio on mahdollisesti sopeutunut vastustamaan paikallista raakua paremmin kuin vieraat taimenkannat. Taimen ja lohi ovat tunnettuja kyvystään vaeltaa takaisin synnyinjokeensa kutemaan. Tästä on seurauksena, että jokisysteemien sisällä on usein geneettisesti hyvin eriytyneitä taimen- ja lohipopulaatioita eri sivupuroissa ja -joissa (Vähä ym. 2007, Swatdipong ym. 2010), tai jopa saman jokiuoman sisällä (Carlsson ym. 1999, Carlsson & Nilsson 2000). Vaikka kyseiset kalat vaeltavatkin usein takaisin synnyinjokeensa, eksyvät ne joskus ”väärään” jokeen kudulle (Stabell 1984, Morán ym. 2005). Koska raakkujen migraatio joesta toiseen voi tapahtua käytännössä vain kyseisten kalojen välityksellä, oletan, että taimenpopulaatioiden välillä on enemmän migraatiota kuin raakkupopulaatioiden välillä. Geist & Kuehn (2008) vertailivat tutkimiansa jokien raaku- ja taimenpopulaatioiden geneettistä rakennetta ja totesivat raakkupopulaatiot vahvemmin geneettisesti eriytyneiksi kuin taimenpopulaatiot. Tämän he arvelivat ainakin osittain johtuvan siitä, että taimenpopulaatioiden välillä on enemmän migraatiota kuin raakkupopulaatioiden välillä.

Jos isännän korkeampi migraatio selittää tulokset A- ja C-purossa, niin miksi vastaavaa tulosta ei saatu B- ja D-purossa? Raakun ja muidenkin simpukoiden glokidium-toukkien virulenssia pidetään yleensä matalana (Wächtler ym. 2001, Treasurer & Turnbull 2000, Treasurer ym. 2006). Rogers ym. (2001) ehdottavatkin, että matalan virulenssin takia simpukat kohdistavat vähän valintapainetta kaloille torjua glokidium-toukkia kun taas simpukoihin kohdistuva valinta onnistua loisinnassa on suuri. Tästä syystä raakun ja taimenen suhde ei ehkä aina ole aidosti yhteisevoluutiosuhde, missä muutokset tapahtuvat vastavuoroisesti vuorovaikuttavien lajien välillä. Tällaisessa tilanteessa simpukkapopulaation geneettiset muutokset eivät ehkä aiheuta vastavuoroista muutosta isännässä, mutta isäntäpopulaation geneettiset muutokset voivat ohjata simpukoiden valintaa (Rogers ym. 2001). Kalat kuitenkin todistetusti reagoivat glokidium-infektioihin immuunipuolustuksen avulla (Bauer & Vogel 1987, O’Connel & Neves 1999, Dodd ym. 2006, Rogers-Lowery ym. 2007), ja myös glokidium-infektioiden aiheuttamaa kuolleisuutta kaloissa on raportoitu (Smith 1976, Howerth & Keller 2006, Söderberg ym. 2008). Tästä on havaintoja myös E-puron raakun kohdalla, missä erittäin voimakas glokidium-altistus aiheutti Iijoen taimenissa korkean kuolevuuden eräällä kalanviljelylaitoksella syksyllä 2012 (Jouni Taskinen, suullinen tiedonanto). Huomion arvoista on tässä tutkimuksessa havaittu erittäin korkea glokidium-toukkamäärä A-puron kaloissa. A-purossa olleita kaloja kuoli runsaasti kokeen aikana, mikä on voinut osittain johtua suuresta glokidium-toukkamäärästä. Cunjak & McGladdery (1991) havaitsivat, että lohien poikasten kuntokerroin oli samassa joessa pienempi alueilla, joilla oli runsaasti raakkuja, verrattuna alueisiin, joissa raakkuja oli vähän. Cunjak & McGladdery (1991) havaitsivat myös, että runsaiden raakkuesiintymien alueilla 66 % 0+ ikäisten lohien talviaikaisesta kuntokertoimen vaihtelusta voitiin selittää glokidium-toukkien määrällä. He myös arvelevat, että glokidium-toukat voivat runsaissa infektioiden aiheuttamaa kuolleisuutta lohissa. Voi siis olla, että glokidium-toukkien virulenssi ja raakun taimeniin kohdistama valinta vaihtelee alueittain. Vuorovaikuttavien lajien välillä voi olla niin sanottuja ”hotspotteja”, joissa yhteisevoluutio on vastavuoroista ja voimakasta tai ”coldspotteja”, joissa yhteisevoluutiota ei tapahdu tai se on heikkoa (Thompson 2005). Se, mikä määrää yhteisevoluution voimakkuuden, ovat vallitsevat ympäristöolot. Raakun ja taimenen suhteessa esimerkiksi puron tuottavuus voi vaikuttaa isäntien kuntoon tai raakkupopulaation tiheys voi vaikuttaa loisinnan intensiteettiin kaloissa ja siten infektioiden virulenssiin. Voi siis olla, että

eri puroissa on erilaiset olosuhteet ja yhteisevoluution voimakkuusero eri puroissa voisi selittää eroavat tulokset. Toisissa puroissa voimakas valinta on johtanut isännän paikalliseen sopeutumiseen, ja toisissa puroissa sopeumaa ei ole syntynyt heikomman valintapaineen takia. Viimeaikaiset teoreettiset mallinnukset ja kokeelliset tutkimukset ovat osoittaneet, että tällaiset ympäristötekijät voivat vaikuttaa siihen kumpi osapuoli lois-isäntäsuhteessa on paikallisesti sopeutunut tai havaitaanko paikallista sopeutumista lainkaan (Nuismer 2006, Gandon & Nuismer 2009, Schulte ym. 2011).

Yleisesti ajatellaan, että isäntäpopulaation yleisimmät isäntägenotyypit kärsivät suurimmasta loistaakasta ja loisten ohjaaman valinnan myötä harvinaiset isäntägenotyypit yleistyvät isäntäpopulaatioissa (Dybdahl & Lively 1998, Kaltz & Shykoff 1998, Wolinska & Spaak 2009). Aiemmin harvinaisen isäntägenotyypin yleistymisen myötä, sitä infektoimaan kykenevät loisgenotyypit myös yleistyvät loispopulaatioissa aikaviiveellä ja seurauksena on loputon loisen ja isännän välinen yhteisevoluutio, missä eri genotyyppien frekvenssi vaihtelee ajan funktiona (Dybdahl & Lively 1998, Kaltz & Shykoff 1998, Wolinska & Spaak 2009). Jos raakun ja taimenen välillä on tällainen ns. aikaviiveellinen ja syklinen genotyyppien frekvenssistä riippuva valinta, on mahdollista, että loisen paikallinen sopeutuminen ei ole aina havaittavissa, jos infektiivisyydestä ja vastustuskyvystä vastaavat geenit ovat eri populaatioissa samat (Morand ym. 1996, Kaltz & Shykoff 1998, Lively 1999). Tämä johtuu siitä, että eri lois- ja isäntäpopulaatiot voivat olla eri vaiheissa sykliä ja syklissä on aikaviive, jolloin tietyllä ajanhetkellä paikallista sopeutumista ei tällaisella kokeella pystytä havaitsemaan tai allopatrinen isäntäpopulaatio osoittautuu loiselle soveltuvammaksi, vaikka keskimäärin loinen olisikin paikallisesti sopeutunut (Morand ym. 1996, Kaltz & Shykoff 1998, Lively 1999). Voi siis olla, että sattumalta eri raaku- ja taimenpopulaatiot olivat kokeen aikana sellaisessa vaiheessa sykliä, ettei paikallista sopeutumista havaita, vaikka se suurimman osan ajasta on voimassa. Tämä voisi teoriassa selittää erityisesti tulokset A- ja B-puroilla, joissa kyseisten purojen taimenta sumputettiin ristikkäin molemmissa puroissa. On kuitenkin vaikea arvioida noudattaako raakun ja taimenen suhde tällaista mallia ja mikä on infektion onnistumisen ja vastustuskyvyn geneettinen perusta.

On myös mahdollista, että taimenen tai raakun paikallinen sopeutuminen ja kalalajien väliset erot eri raakupopulaatioille olisivat voineet tulla vielä selkeämmin esiin laboratorioskokeissa. Jos sopeutumisella on geneettinen perusta voi kenttäkokeissa vaihtelevat ympäristötekijät aiheuttaa häiriötä, jolloin geneettinen sopeutuminen ei tule niin helposti ilmi (Laine 2007, Nuismer & Gandon 2008). Tässä tutkimuksessa havaittiin, että laboratorioskokeessa käytetty E-puron raakupopulaatio on erittäin vahvasti sopeutunut käyttämään taimenta isäntänään, mutta kenttäkokeiden puroissa yhtä vahvaa sopeutumista ei havaittu. On mahdollista, että raakupopulaatioiden välillä on todellinen ero sopeutumisen vahvuudessa, tai sitten eroavat tulokset laboratorioskokeen ja kenttäkokeiden välillä selittyvät sillä, ettei kenttäkokeissa voida ympäristötekijöitä täysin kontrolloida. Laine (2007) ei havainnut kasvipatogeenin paikallista sopeutumista kenttäkokeissa, vaikka laboratoriossa hän oli täysin vastaavilla populaatioilla sen aiemmin havainnut (Laine 2005). Toisaalta kenttäkokeet antavat paremman käsityksen siitä, mikä tilanne on luonnossa, kun huomioidaan geenien ja ympäristön yhteisvaikutus infektioiden onnistumiseen (Laine 2007, Nuismer & Gandon 2008). Toisaalta laboratorioskokeessa kaloja infektoitiin luonnosta pyydettyjen raakujen glokidium-toukilla, joten geneettinen otos populaatiosta oli laboratorioskokeessa pienempi kuin kenttäkokeissa, mikä myös voi osittain selittää tulosta.

5.2. Livojoen tarkastelu

Livojoella Iijoen lohissa oli, Rautalammin reitin taimenta lukuun ottamatta, merkitsevästi enemmän glokidium-toukkia molempina vuosina kuin missään taimenkannassa, kun kalojen kokoerot huomioitiin vertailussa. Rautalammin reitin taimeneenkin nähden ero oli suuntaa antava. Tulos siis viittaa siihen, että Livojoen raakkupopulaatio olisi sopeutunut käyttämään lohta isäntänä. Tuloksissa on lisäksi mielenkiintoista se, että taimen vaikuttaa olevan kyseiselle raakkupopulaatiolle sitä soveltuvampi, mitä maantieteellisesti kaukaisemmasta taimenkannasta on kyse. Livojoen populaatio vaikuttaa varsin loheen sopeutuneelta, jos sitä verrataan pelkästään Iijoen meritaimenkantaan, joka on oletettavasti jonkinlainen yhdistelmäkantaa Iijoen vesistöalueen alkuperäisistä mereen vaeltavista taimenpopulaatioista. Tässä mielessä sopeuma vaikuttaisi erittäin vahvalta, jos huomioidaan vain kalakannat joihin Livojoen raakuilla on ollut vuorovaikutusta historiansa aikana.

Kokeen tulos näytti molempina vuosina olevan, että Iijoen lohi on soveltuvin isäntä, Rautalammin reitin taimen toiseksi soveltuvin ja huonoiten soveltuvat Jyrävän yläpuolinen taimenkanta ja Iijoen meritaimenkanta. Tulosta on taimenkantojen osalta hankala luotettavasti tulkita, mutta syyt saattavat piillä evoluutio- ja levinneisyshistoriassa. Simpukoiden isäntäspesifisyyden uskotaan johtuvan sopeutumisesta isännän immuunipuolustukseen (O'Connel & Neves 1999). Tätä tukee havainto siitä, että vastustuskykyä heikentävällä kortisolikäsittelyllä on saatu tietyille simpukalle luonnossa soveltumaton isäntä tuottamaan juvuillejä simpukoita (O'Connel & Neves 1999:75 [Kirk & Layzer 1997]). Useimmat kalat siis luultavasti ovat simpukoille kasvualustana soveltuvia, mutta kalojen immuunipuolustus ja siihen sopeutuminen rajoittaa isäntävalikoimaa (Bauer 1994, Rogers ym. 2001). On mahdollista, että kokeessa käytetyillä Iijoen lohilla ja meritaimenilla on luontaisesti tietynlainen vastustuskyky raakuinfektioita kohtaan, koska vesistöalueella on ollut ja on edelleenkin runsaasti raakkuja. Mikäli lohi on ollut Livojoen yleisin isäntä, on valinta voinut ohjata Livojoen raakkupopulaation sopeutumaan lohen immuunipuolustukseen. Yhteisevoluutio on tapahtunut siis lohen ja raakun välillä. Tällöin Iijoen meritaimenkannalla on paitsi vastustuskyky raakkuja vastaan, niin myös se etu, ettei Livojoen raakkupopulaatio ole sopeutunut taimenen immuunipuolustukseen, niin kuin monien kokeessa olleiden purojen raakkupopulaatiot. Näissä puroissa Iijoen meritaimenkanta oli yleisesti hyvä isäntä. Rautalammin reitin taimen taas tulee alueelta, jossa raakkuja ei ole koskaan tavattu (Valovirta 2006a). Voi olla, että Rautalammin reitin taimenella ei ole hyvää vastustuskykyä raakkuja vastaan, ja hyvä soveltuvuus Livojoella ja taimenpuroissa selittyy heikommalla immuunivasteella. Näin ollen on mahdollista, että vaikka Livojoen raakku on sopeutunut lohen immuunipuolustukseen, niin Rautalammin reitin taimen on sille heikon immuunivasteen myötä myös hyvin soveltuva, kun taas Iijoen meritaimenkanta on vastustuskykyinen Livojoen raakuille.

Jyrävän yläpuolisen taimenkannan yksilöissä oli molempina vuosina keskimäärin hieman enemmän glokidium-toukkia kuin Iijoen meritaimenissa, tosin ero ei ollut tilastollisesti merkitsevä meritaimeniin nähden. Jyrävä on vesiputous Kitkajoella ja alue kuuluu Koutajoenvesistöön, jonka vedet laskevat Venäjän Pääjärveen ja sieltä aina Vienanmereen asti. Jyrävän yläpuolinen taimenkanta on erittäin uhanalainen taimenkanta, joka tekee syönnösvaelluksen Kitkajärvestä ja laskeutuu kudulle Kitkajoen Jyrävän yläpuolisille alueille (Huusko & Saraniemi 2003, Kuusela ym. 2003). Kitkajokeen nousee myös Jyrävälle asti Venäjän puolelta Paana- ja Pääjärvestä taimenta. On havaittu, että nämä kaksi

taimenkantaa ovat geneettisesti hyvin erilaisia (Kuusela ym. 2003, Aho ym. 2005). Tutkimusten mukaan Jyrävän yläpuolinen taimenkanta ei ole läheistä sukua Jyrävän alapuolisille taimenille, vaan Itämeren valuma-alueen puolen taimenille (Kuusela ym. 2003, Aho ym. 2005). Teorian mukaan Jyrävän yläpuolinen taimen, niin kuin muutkin Kitkajärven kalat, levisi alueelle Ancylusjärvestä nykyisen Livojoen kautta kulkenutta vesireittiä pitkin (Kuusela ym. 2003). Näin ollen Jyrävän yläpuolisella taimenkannalla voi olla yhteistä evoluutiohistoriaa Iijoen vesistöalueen raakkujen kanssa ja sillä voi olla jäänteinä vastustuskykyä raakua vastaan. Tämä yhdessä Livojoen raakkujen loheen sopeutumisen kanssa voisi selittää Jyrävän yläpuolisen taimenen huonon soveltuvuuden Iijoen loheen ja Rautalammin reitin taimeneen nähden.

Vaihtoehtoinen selitys Rautalammin reitin taimenen hyvään soveltuvuuteen voisi olla myös se, että Rautalammin reitin taimenten istutusten myötä Livojoen raakkupopulaatio olisi lohien puuttuessa alkanut sopeutua siihen. Raakku tulee sukukypsäksi noin 12–20-vuotiaana (Young & Williams 1984a, Bauer 1987a, Bauer 1988, Ziuganov ym. 1994) ja Rautalammin reitin taimenta on istutettu alueelle noin 25–30 vuotta (eräsuunnittelija Eero Moilanen, Metsähallitus, kirjallinen tiedonanto). Tästä syystä merkittävää geneettistä muutosta muuttuneen valinnan takia ei Livojoen raakkupopulaatiossa ehkä ole ehtinyt tapahtua, varsinkin kun raakun lisääntyminen ei tiettävästi ole joessa onnistunut merkittävässä määrin viime aikoina (eräsuunnittelija Pirkko-Liisa Luhta, Metsähallitus, kirjallinen tiedonanto). Populaatiossa on kuitenkin todistettavasti tapahtunut lisääntymistä Iijoen rakentamisen jälkeenkin, sillä 1990-luvun alussa tehdyssä kartoituksessa nuorin havaittu raakku oli noin 12-vuotias (Pirkko-Liisa Luhta, kirjallinen tiedonanto), joten aivan mahdotonta jonkinlainen sopeutumiskehitys Rautalammin reitin taimeneen ei ole. Toisaalta jokeen istutetaan yläosille myös Jyrävän yläpuolista taimenkantaa (Eero Moilanen, kirjallinen tiedonanto), mutta tästä huolimatta se vaikuttaa huonosti soveltuvalta isännältä Livojoen raakuille.

Käytettyjen kalakantojen erilainen laitoshistoria voisi myös selittää kalojen välisiä soveltuvuuseroja, jos kalakannoista on ns. laitostumisen myötä hävinnyt eri tavalla vastustukyvyistä vastaavia geenimuotoja. Kaikki kokeessamme olleet kalanviljelylaitoksien taimenet ovat kuitenkin täysin laitosviljelyn piirissä, eikä RKTL:n Ohtaajan laitoksen taimenkantoja täydennetä edes osittain luonnonkierron käyneillä yksilöillä (tuotantopäällikkö Matti Karjalainen, RKTL, kirjallinen tiedonanto). Lisäksi geneettiset tutkimukset ovat osoittaneet, että kyseisistä viljeltävistä taimenkannoista Rautalammin reitin taimen ja Iijoen meritaimen osoittavat keskimääräistä geneettistä monimuotoisuutta muihin viljeltäviin taimenkantoihin nähden ja Jyrävän yläpuolinen taimen erittäin alhaista monimuotoisuutta (Aho ym. 2005). Jos laitostumisteoria pitäisi paikkansa, tulisi parhaiten soveltuvan taimenkannan, eli Rautalammin reitin taimenen, osoittaa alhaisinta geneettistä monimuotoisuutta.

5.3. Puronieriän soveltuvuus raakun isännäksi

Puronieriän soveltuvuutta raakun isännäksi kokeiltiin luonnossa ja laboratoriossa. Puronieriän on esitetty olevan soveltuva isäntä raakuille Pohjois-Amerikassa (Smith 1976, Ziuganov ym. 1994). Bauer (1987b) kuitenkin totesi tutkimuksessaan puronieriän soveltuvan huonosti isännäksi Keski-Eurooppalaisille raakuille. Tämän tutkimuksen tulokset vastaavat hänen havaintojaan, sillä puronieriä osoittautui ennako-oletusten mukaisesti huonoksi isännäksi tutkituille raakkupopulaatioille. Kenttäkokeessa C-purolla puronieriöissä oli

keskimäärin 16 glokidium-toukkaa ja parhaimmillaan yli 200. Kenttäkokeessa loisinnan prevalenssi oli vain 22 %, eli valtaosassa kaloista ei ollut glokidium-toukkia lainkaan. Laboratoriokokeessa, jossa käytettiin E-puron raakun glokidium-toukkia, puronieriöissä oli keskimäärin 2 ja korkeimmillaan 57 glokidium-toukkaa. Infektioprevalenssi oli 15 %. Tulokset viittaavat siihen, ettei puronieriä voi vesistöjemme raakuille olla hyvä isäntä. Koska joissakin yksilöissä glokidium-toukkia kuitenkin oli, jopa merkittäviä määriä, ei sitä vaihtoehtoa voi sulkea pois, että jokunen glokidium-toukka voisi jopa onnistua muodonmuutoksessa puronieriöissä. Täysin soveltumattomista isännistä simpukoiden glokidium-toukat katoavat yleensä muutaman päivän sisällä (Young & Williams 1984b, Neves ym. 1985, Bauer 1987b). Raakun glokidium-toukat katoavat muduista (*Phoxinus phoxinus* L.), harjuksista (*Thymallus thymallus* L.) ja kirjolohista (*Oncorhynchus mykiss* Walbaum) parin päivän sisällä infektiotestistä (Young & Williams 1984b, Bauer 1987b). Vuoden 2011 kenttäkokeiden perusteella vuoden 2012 kenttäkokeen puronieriät olivat todennäköisesti infektoituneet syyskuun alun tai syyskuun puolivälin tienoilla. Koska kalat tutkittiin 15.–17.10., oli infektoita ollut kaloissa todennäköisesti noin kuukauden ajan. Laboratoriokokeessa puronieriötä tutkittiin 2 ja 3 viikon päästä infektoitumisesta ja joissakin kaloissa oli silti vielä glokidium-toukkia. Tässä mielessä puronieriä ei osoita yhtä suurta kykyä torjua raakun glokidium-toukkia kuin täysin soveltumattomiksi todetut isännät, vaikka sen soveltuvuus vaikuttaakin huonolta. Tämä vastaa myös aikaisempia havaintoja (Bauer 1987b). Tässä tutkimuksessa vahvuutena on se, että puronieriän soveltuvuutta testattiin kahden eri puron raakuille. E-puron glokidium-toukilla tehdyn laboratoriokokeen perusteella ei yksin olisi voitu tehdä kovin vahvoja johtopäätöksiä puronieriään huonoudesta isännäksi, koska glokidium-toukkien lukumäärän keskiarvo (2 toukkaa per kala) ei paljontaan poikennut lohen vastaavasta (3 toukkaa per kala). C-purolla suoritettu sumputuskoe kuitenkin vahvistaa näkemyksen siitä, että puronieriä on selkeästi kehnompia isäntä raakulle tällä alueella kuin lohi tai taimen.

Watters & O'Dee (1998) havaitsivat tutkimuksessaan, että eräs isäntäspesifisenä pidettävä simpukka (*Lampsilis cardium* Rafinesque) onnistui loisinnassa simpukalle vierasperäisissä kalalajeissa. Tosin muodonmuutos ei onnistunut yhtä hyvin näissä vierasperäisissä kalalajeissa kuin lajin luontaisissa isännissä (Watters & O'Dee 1998). Niitä vierasperäisiä kalalajeja, joissa muodonmuutos onnistui, yhdisti tunnettujen isäntien kanssa se, että lajit olivat yhtä lajia lukuun ottamatta samasta heimosta (Watters & O'Dee 1998). Tässä mielessä samaan heimoon (*Salmonidae*) lohen ja taimen kanssa kuuluva puronieriäkin voisi teoriassa tuottaa juveniilejä raakkuja, vaikkakaan ei yhtä hyvin kuin edellä mainitut isännät. Thomas (2011) esitti kokeensa perusteella, että nieriä (*Salvelinus alpinus*) on raakulle soveltuva isäntä. Hän havaitsi, että keskimääräinen glokidium-toukkamäärä oli nieriöissä puolet pienempi kuin taimenissa, mutta yli 260 kertaa korkeampi kuin lohissa. Tosin hän seurasi infektoiden kehitystä vain 15 päivää. Jos nieriä todella on raakuille soveltuva isäntä, ei samaan sukuun kuuluvan puronieriän mahdollinen, vaikkakin ehkä heikko, soveltuvuus isännäksi olisi yllätys. Kuten Thomas (2011) esittää, on mahdollista, että raakku ja nieriä ovat eläneet monipaikoin sympatriassa mannerjään vetäytymisen aikoihin, ja siten ainakin joissain populaatioissa on voinut kehittyä kyky infektoida nieriää, vaikka nykyään nieriöitä ja raakkuja tavataan vain harvoissa paikoissa samoissa vesissä.

5.4. Tulosten tulkintaan vaikuttavat seikat

Jokaista kalalajia tai -kanta oli aina kahdessa tai useammassa replikaattisumppussa ja sumput olivat satunnaisessa järjestyksessä, joten sen ei pitäisi vaikuttaa tulokseen, että jokin kalalaji tai -kanta olisi ollut säännöllisesti sumppuasetelman eturivissä taikka taaimmaisena, mikä olisi voinut vaikuttaa glokidium-altistuksen määrään ja sitä kautta tuloksiin. Sen sijaan replikaattisumppujen välisiin eroihin kalakantojen sisällä on sumppujen sijainti voinut vaikuttaa. Replikaattisumppun välisiä eroja havaittiin vuoden 2011 kenttäkokeissa B-purossa A-puron taimenissa, Livojoella Rautalammin reitin taimenissa ja vuoden 2012 kenttäkokeissa D-purossa Rautalammin reitin taimenissa. Vaikka joidenkin samaa kalalajia tai -kanta sisältävien sumppujen välillä oli tilastollisesti merkitsevä ero, niin glokidium-toukkien määrä oli kuitenkin Livojoessa ja D-purossa samansuuntainen toisistaan eroavissa replikaattisumppuissa muihin taimenkantoihin nähden. B-purolla havaittu A-puron taimenta sisältäneiden sumppujen välinen ero taas oli huomattavan suuri. Ehkä toinen sumpuista oli jostain syystä suojassa glokidium-toukkien parveilulta tai toinen sumppu poikkeuksellisen altistavassa paikassa. Tämän takia tämän kokeen osalta ainoa mahdollinen tulkinta on, että eroja taimenkantojen välillä ei tässä purossa ollut, vaikka totuus voikin olla toinen. Pääsääntöisesti replikaattisumppujen välillä ei kuitenkaan ollut eroja glokidium-toukkamäärissä, mikä kielii käytetyn menetelmän luotettavuudesta ja soveltuvuudesta. Livojoella saatiin peräkkäisinä vuosina lähestulkoon täsmälleen sama tulos, vaikka sumput olivat satunnaisessa järjestyksessä molempina vuosina. Lisäksi vuonna 2011 Iijoen lohet ja meritaimenet olivat eri sumpuissa ja vuonna 2012 samoissa sumpuissa, mikä myöskään ei muuttanut tulosta miksikään. Tämä osoittaa, että käytetyn menetelmän toistettavuus on korkealla tasolla. Tässä mielessä sumppukokeilla luultavasti kyettiin havaitsemaan todellisia kalalajien ja -kantojen välisiä soveltuvuuseroja, vaikka sumppupaikan vaikutus voi hieman heikentää tulosten luotettavuutta.

Tässä tutkimuksessa kaloja tutkittiin vuonna 2011 noin 3 kuukauden ajan infektiohetkestä ja vuoden 2012 kenttäkokeissa arviolta noin kuukauden kuluttua infektioajankohdasta. Laboratoriokokeessa aika infektiohetkestä viimeiseen tutkimukseen oli noin 3 viikkoa. Raakun loisintavaihe kaloissa kestää veden lämpötilasta riippuen noin 9–11 kuukautta (Young & Williams 1984b, Ziuganov ym. 1994, Hastie & Young 2001, Oulasvirta 2006a, Ranta 2010). Glokidium-toukkamäärien on havaittu pienenevän kaloissa voimakkaasti loisintajakson aikana (Young & William 1984a,b, Bauer 1987b, Hastie & Young 2001). Voi siis olla, että tämän kokeen tulokset olisivat voineet olla erilaiset, jos olisi seurattu kuinka hyvin glokidium-toukkien muodonmuutos näissä kaloissa lopulta onnistuu. Toisaalta paikoin erot glokidium-toukkamäärissä eri kalalajien ja -kantojen välillä olivat jo lähtötilanteessa niin merkittäviä, että tulos ei välttämättä olisi oleellisesti poikennut havaitusta, vaikka infektioita olisi seurattu loppuun asti. Lisäksi kokemukset vuoden 2011 kokeista osoittivat, että varsinkin luonnonkalojen ylläpito laitosoloissa on haastavaa. Tämän takia infektoiden pitkä seuranta olisi ollut vaikeaa.

Ei ole myöskään tietoa siitä, vaikuttaako kalalaji tai -kanta loisintavaiheen jälkeiseen selviytymiseen. Jos kalalajilla tai -kannalla on väliä juveniilien raakkujen selvitymiseen, voi todellinen isäntäspesifisyys osittain realisoitua vasta loisintavaiheen jälkeen. Esimerkiksi glokidium-toukkien maljakasvatuksissa Uthaiwan ym. (2002) havaitsivat, että muodonmuutoksen jälkeen simpukoiden hengissä säilymisen pituuteen vaikutti se, minkä kalan plasmassa glokidium-toukkia oli kasvatettu.

Kalojen kokoero oli huomattava, varsinkin vuoden 2011 kokeissa. Lisäksi vuoden 2012 kenttäkokeissa C-purolla sumppuihin laitetut paikalliset taimenet olivat pääsääntöisesti vanhempia kuin edellisen kevään poikasia. Koska osa luonnonkaloista oli vanhempia kuin edelliseen kevään poikasia, ovat ne voineet infektoitua aiemmin raakun glokidium-toukillla. Aiempien glokidium-infektioiden on todettu lisäävän isännän vastustuskykyä (Bauer 1987c, Bauer & Vogel 1987, Dodd ym. 2006, Rogers-Lowery & Dimock 2006). Tässä mielessä C-puron paikalliset taimenet eivät ehkä olleet täysin vertailukelpoisia muihin kalalajeihin ja -kantoihin nähden. Toisaalta Hastie & Young (2001) havaitsivat, että luonnossakin glokidium-toukkien määrä korreloi positiivisesti kalan koon kanssa ja vanhemmissa kaloissa oli yleensä enemmän glokidium-toukkia, kun infektiota tarkasteltiin kahdessa joessa kuukauden päästä infektiohetkestä. Sen sijaan kahdessa muussa joessa korrelaatio oli negatiivinen (Hastie & Young 2001). Jälkimmäisissä joissa infektiota tarkasteltiin kuitenkin arviolta 80–100 päivän päästä infektiohetkestä (Hastie & Young 2001). Hastie & Young (2001) arvelevatkin, että luonnossa glokidium-toukkamäärä korreloi positiivisesti kalojen koon kanssa infektioiden alkuhetkillä, mutta myöhemmin korrelaatio muuttuu negatiiviseksi, mahdollisesti suurempien ja vanhempien kalojen hankitun immunitetin takia. Koska vuoden 2012 kenttäkokeessa kalat tutkittiin noin kuukauden päästä arvioidusta infektiohetkestä, ei tällainen aiemmista infektiosta johtuva vastustuskyky ehkä ehtinyt vielä vaikuttaa tuloksiin.

Koska tutkimusaineistoa ei saatu täyttämään varianssianalyysin oletuksia, jouduttiin käyttämään ei-parametrisiä testejä ja huomioimaan kalojen koon vaikutus glokidium-toukkamääriin ns. pituusstandardoinnilla, missä kunkin kalan havaittu glokidium-toukkamäärä jaettiin kalan kokonaispituuden neliöllä. Koska kiduspinta-alan ajateltiin kasvavan kalan kokonaispituuden neliönä, menetelmän tulisi tehdä kaloista kiduspinta-alan suhteen vertailukelpoisia. Menetelmän takia kalalajien ja -kantojen todellisiin glokidium-toukkamääriin verrattuna keskiarvojen suuruusjärjestys paikoin jonkin verran muuttui standardoinnin myötä. Näissäkin tapauksissa tilanne muuttui, kun standardoimattomia arvoja käytettäessä valikoitiin vain ne kokoluokat, joissa kaloja löytyi molemmissa tutkittavissa populaatioissa: standardointi antoi samanlaisen tuloksen kuin todellisten arvojen käyttäminen kokovalikoidulla aineistolla. Kalojen koko tulee tavalla tai toisella huomioida isäntien soveltuvuutta tutkittaessa, koska kalojen koko vaikuttaa glokidium-toukkien määriin kaloissa (Young & Williams 1984b, Hastie & Young 2001). Standardointi tarjoaa yksinkertaisen tavan korjata pituuserojen vaikutusta. Kokoon perustuva valikointi puolestaan jouduttaisiin tekemään kaikissa vertailuissa erikseen.

5.5. Tutkimuksen sovellukset raakun suojeluun

Isäntäkalojen puutetta ei usein pidetä tärkeimpänä syynä raakkupopulaatioiden heikkoon lisääntymiseen (Geist ym. 2006). Usein hyvin lisääntyvissä raakkupopulaatioissa isäntäkalojen tiheydet voivat olla pienempiä kuin lisääntymättömissä populaatioissa (Geist ym. 2006). Rehevöityminen ja kiinoainekuormituksen kasvu ovat edelleenkin merkittävimmät raakkuja uhkaavat tekijät (Geist & Auerswald 2007, Österling 2006). Tämä tutkimus kuitenkin osoittaa, että raakun lisääntymistä voi merkittävästi rajoittaa oikean isäntäkalan puute. Raakun infektiivisyyden ja isännän vastustuskyvyn välinen geneettinen perusta ja tutkimuksessa havaitut erilaiset isäntäspesifisyserot eri vesistöissä eivät aina ole helposti tulkittavissa. Tästä huolimatta vaikuttaa siltä, että vesistöalueen historia tulee ottaa huomioon raakkupopulaatioiden suojelussa ja elvytyksessä. Voi olla, että eri raakkupopulaatiot ovat eri vesistöissä merkittävässä vuorovaikutuksessa vain joko taimenen tai lohen kanssa.

Sopeutumisen myötä on mahdollista, että toinen lajeista on tietyille raakkupopulaatiolle merkittävästi soveltuvampi isäntä. Raakkupopulaation elvytystä suunnitellessa tulisi arvioida, onko vesistö mahdollisesti ennen ollut pääsääntöisesti lohialuetta, vai onko taimen ollut joen merkittävin isäntäkalaksi myös historiallisesti, mikäli isäntäkalakannoissa on tapahtunut muutoksia. Vaikka vesistössä tavattaisiin molempia kalalajeja, tulee pohtia millä alueilla ne lisääntyvät. Lohen ja taimenen jokipoikaset käytännössä ylläpitävät raakkupopulaatioita ja nämä kalat suosivat erilaisia kutupaikkoja (Elliot 1994, Östergren 2006).

Nykyinen rakennettujen jokien lohikantojen ylläpito, mikä tapahtuu lähinnä lohen vaelluspoikasten velvoiteistutuksina jokisuuhun, ei tue loheen sopeutuneiden raakkupopulaatioiden lisääntymistä. Tästä syystä olisi hyvä pohtia voisiko edes osan velvoiteistutuksista korvata 0+ -ikäisten lohenpoikasten istutuksella sellaisille jokialueille, joissa raakkua esiintyy, ja jonka tiedetään ennen olleen lohen kutualuetta. Istutettavien lohien tulisi olla tarpeeksi nuoria, jotta pitkä loisinta onnistuu. Tästä syystä vaelluspoikasten istuttaminen keväisin näille alueille ei hyödytä raakkua, koska lohi vaeltaa merelle ennen kuin glökidium-toukkien parveilu alkaa. Kalan tulisi infektoitumisen jälkeen pysyä vielä vähintään 9–10 kuukautta raakuille sopivan habitatin alueella, jotta elinkierto voisi toimia. Luontaisesti lisääntyvien lohikantojen palauttaminen ja kalatierakentaminen näihin vesistöihin edesauttavat tästä syystä myös raakkujen lisääntymistä.

Tämä tutkimus ei osoittanut, että paikallinen taimenkanta olisi taimenpuroissa raakuille soveltuvin isäntä, vaikka taimen lajitasolla olikin puroissa lohta soveltuvampi isäntä. Taimenkantojen välillä ei joko juuri ollut eroa, tai paikallinen taimen oli isäntänä huonompi kuin muut taimenkannat. Vierasperäisen taimenkannan istuttaminen raakkupuroihin ei ainakaan tämän tutkimuksen valossa vaikuta siten olevan haitallista raakun lisääntymiselle. Purojen alkuperäisten taimenkantojen geneettisen monimuotoisuuden turvaamisen takia, vierasperäisen taimenen istuttamista ei voi kuitenkaan suositella. Vierasperäisen taimenkannan geenien sekoittuminen alkuperäiseen taimenkantaan voi olla haitallista, mikäli alkuperäisellä kannalla on sopeumia paikallisiin ympäristöolosuhteisiin (Fraser ym. 2011). Havaintoa siitä, että raakkupopulaatiolle vierasperäinen taimen voi olla jopa paikallista taimenta soveltuvampi isäntä, voidaan sen sijaan hyödyntää erilaisissa glökidium-toukkien kasvatusmenetelmissä (Hastie & Young 2003a, Preston ym. 2007).

Puronieriä ei tämän tutkimuksen tulosten perusteella ole ainakaan niin hyvin soveltuva isäntä, että raakun elinkierto voisi pelkän puronieriän varassa vesissämme toimia. Näin ollen puronieriän, niin kuin muidenkin vierasperäisten kalojen, istuttamista raakkuvesiin tulee välttää.

5.6. Tulevaisuuden tutkimusehdotukset

Isäntäspesifisyyden jatkotutkimuksen kannalta olisi mielenkiintoista tutkia eri lohikantojen soveltuvuuseroja raakuille. Koska Livojoella havaittiin, että maantieteellisesti kaukaisin taimenkanta oli kaikista taimenkannoista soveltuvin, voi olla, että jokin muu lohikanta kuin Iijoen lohikanta voisi olla vielä soveltuvampi isäntä Livojoen raakuille. Tätä voitaisiin testata laboratoriossa, mikäli ei haluta ottaa riskiä, että vierasperäistä lohikantaa karkaa vesistöön. Viljelyssä olevista lohikannoista esimerkiksi Nevan lohi ja Tornionjoen lohi voisivat olla kokeilemisen arvoisia. Näistä lohikannoista varsinkin Nevan lohi olisi erittäin mielenkiintoinen, koska se Suomenlahden alueen lohena poikkeaa geneettisesti erittäin selvästi Perämeren alueen lohikannoista (Koljonen 2008). Livojoen raakkupopulaation

elvytysyrityksissä näitä lohikantoja ei tule käyttää, vaikka raakkujen loisinta onnistuisikin näissä lohikannoissa Iijoen lohta paremmin. Tutkimus olisi lähinnä tieteellisesti mielenkiintoinen ja lisäisi ymmärrystämme raakun ja lohikalojen välisestä suhteesta. Puronieria ei osoittautunut täysin vastustuskykyiseksi raakun glokidium-toukkille ja tässä mielessä olisi mielenkiintoista kokeilla kotimaisen nierian soveltuvuutta raakuille.

5.7. Yhteenveto

Tässä tutkimuksessa havaittiin, että Iijoen vesistöalueella on todennäköisesti eri isäntäkaloihin sopeutuneita raakkupopulaatioita. Lohi osoittautui Livojoella raakuille parhaaksi isännäksi, kun huomioitiin tutkittujen kalojen kokoerot. Vastaavasti puroissa taimen oli usein lohta soveltuvampi isäntä, vaikka erot eivät kaikissa puroissa olleet täysin selkeitä. Paikallinen taimenkanta ei osoittautunut muita taimenkantoja paremmaksi isännäksi paikalliselle raakkupopulaatiolle. Eroa muihin taimenkantoihin ei joko ollut, tai paikallinen taimen oli muita taimenkantoja huonompi isäntä. Puronieria on meidän vesien raakuille huonosti soveltuva tai soveltumaton isäntä, mikä ei voi ylläpitää elinvoimaista raakkupopulaatiota. Tämän tutkimuksen tulokset ovat merkittäviä raakun suojelun kannalta ja tutkimuksesta saatua tietoa voidaan soveltaa raakun suojelutyössä.

KIITOKSET

Haluan kiittää työni ohjaajia professori Jouni Taskista ja FM Jouni Salosta kaikista vinkeistä ja neuvoista tämän työn suhteen. Jouni Salosta, FM Tapani Säckistä ja Felix Luukkasta haluan kiittää heidän avustaan glokidium-toukkien laskentatyössä. Ilman heidän apuaan laajan aineiston kokoamisesta ei olisi tullut mitään. Lisäksi hauska seura teki paikoin puuduttavasta glokidium-toukkien laskemisesta huomattavasti miellyttävämpää. FM Santtu Vänilä ja laboratoriomestari Olli Nousiainen olivat myös apuna tutkimuksen kenttätöissä, joten kiitos avusta myös heille. Haluan kiittää myös kaikkia Metsähallituksen puolelta tutkimuksessa mukana olleita ihmisiä. Erityisesti Pirkko-Liisa Luhdan ja Eero Moilasan apu oli tämän tutkimuksen kannalta erittäin merkittävää. Ilman heidän asiantuntemustaan ja työpanostaan tämä tutkimus olisi ollut huomattavasti hankalampi, ellei mahdoton toteuttaa. Kiitos myös vanhemmilleni työn aikana saamastani tuesta. Tutkimus oli osa Raaku!-hanketta, jonka rahoitus tuli EU:n Interreg IVA pohjoisen-ohjelmasta.

KIRJALLISUUS

- Aho T., Piironen J. & Pursiainen M. 2005. Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitoksen taimenen emokalastojen geneettinen monimuotoisuus mikrosatelliittianalyysien perusteella. *Kala- ja riistaraportteja* 366: 1–25.
- Antonovics J., Boots M., Ebert D., Koskella B., Poss M. & Sadd B.M. 2012. The origin of specificity by means of natural selection: evolved and nonhost resistance in host-pathogen interactions. *Evolution* 67: 1–9.
- Arey L.B. 1932. The formation and structure of the glochidial cyst. *Biol. Bull.* 62: 212–221.
- Ballabeni P. & Ward P.I. 1993. Local adaptation of the trematode *Diplostomum phoxini* to the European minnow *Phoxinus phoxinus*, its second intermediate host. *Funct. Ecol.* 7: 84–90.
- Bauer G. 1983. Age structure, age specific mortality rates and population trend of the freshwater pearl mussel (*Margaritifera margaritifera*) in North Bavaria. *Arch. Hydrobiol.* 98: 523–532.

- Bauer G. 1986. The status of the freshwater pearl mussel *Margaritifera margaritifera* L. in the south of its European range. *Biol. Conserv.* 38: 1–9.
- Bauer G. 1987a. Reproductive strategy of the freshwater pearl mussel *Margaritifera margaritifera*. *J. Anim. Ecol.* 56: 691–704.
- Bauer G. 1987b. The parasitic stage of freshwater pearl mussel (*Margaritifera margaritifera* L.) III. Host relationships. *Arch. Hydrobiol.* 76: 413–423.
- Bauer G. 1987c. The parasitic stage of freshwater pearl mussel (*Margaritifera margaritifera* L.) II. Susceptibility of brown trout. *Arch. Hydrobiol.* 76: 403–412.
- Bauer G. 1988. Threats to the freshwater pearl mussel *Margaritifera margaritifera* L. in Central Europe. *Biol. Conserv.* 45: 239–253.
- Bauer G. 1992. Variation in the life span and size of the freshwater pearl mussel. *J. Anim. Ecol.* 61: 425–436.
- Bauer G. 1994. The adaptive value of offspring size among freshwater mussels (Bivalvia; Unionoidea). *J. Anim. Ecol.* 63: 933–944.
- Bauer G. 1998. Host relationships at reversed generation times: *Margaritifera* (Bivalvia) and salmonids. Teoksessa: Dettner K., Bauer G. & Völkl W. (toim.), *Vertical food web interactions: Evolutionary patterns and driving forces*, Springer, Berlin, 69–79.
- Bauer G. & Vogel C. 1987. The parasitic stage of freshwater pearl mussel (*Margaritifera margaritifera* L.) I. Host response to glochidiosis. *Arch. Hydrobiol.* 76: 393–402.
- Bauer G., Hochwald S. & Silkenat W. 1991. Spatial distribution of freshwater mussels: the role of host fish and metabolic rate. *Freshwater Biol.* 26: 377–386.
- Bouzig W., Štefka J., Hypša V., Lek S., Scholz T., Legal L., Hassine O.K.B. & Loot G. 2008. Geography and host specificity: Two forces behind the genetic structure of the freshwater fish parasite *Ligula intestinalis* (Cestoda: Diphyllbothriidae). *Int. J. Parasitol.* 38: 1465–1479.
- Buddensiek V., Engel H., Fleischauer-Rössing S. & Wächtler K. 1993. Studies on the chemistry of interstitial water taken from defined horizons in the fine sediments of bivalve habitats in several northern German lowland waters. II: Microhabitats of *Margaritifera margaritifera* L., *Unio crassus* (Philipsson) and *Unio tumidus* Philipsson. *Arch. Hydrobiol.* 127: 151–166.
- Carlsson J. & Nilsson J. 2000. Population genetic structure of brown trout (*Salmo trutta* L.) within a northern boreal forest stream. *Hereditas* 132: 173–181.
- Carlsson J., Olsén K.H., Nilsson J., Øverli Ø. & Stabell O.B. 1999. Microsatellites reveal fine-scale genetic structure in stream-living brown trout. *J. Fish Biol.* 55: 1290–1303.
- Combes C. 2001. *Parasitism. The evolution and ecology of intimate interactions*. University of Chicago press, Chicago.
- Cunjak R.A. & McGladdery S.E. 1991. The parasite-host relationship of glochidia (Mollusca: Margaritiferidae) on the gills of young-of-the-year Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Can. J. Zool.* 69: 353–358.
- Degerman E., Alexanderson S., Bergengren J., Henrikson L., Johansson B.-E., Larsen B.M. & Söderberg H. 2009. *Restoration of freshwater pearl mussel streams*. WWF Sweden, Solna.
- Dodd B.J., Barnhart M.C., Rogers-Lowery C.L., Fobian T.B. & Dimock R.V.Jr. 2006. Persistence of host response against glochidia larvae in *Micropterus salmoides*. *Fish Shellfish Immunol.* 21: 473–484.

- Dufva R. 1996. Sympatric and allopatric combinations of hen fleas and great tits: a test of the local adaptation hypothesis. *J. Evol. Biol.* 9: 505–510.
- Dybdahl M.F. & Lively C.M. 1998. Host-parasite coevolution: Evidence for rare advantage and time-lagged selection in a natural population. *Evolution* 52: 1057–1066.
- Dybdahl M.F. & Storfer A. 2003. Parasite local adaptation: Red Queen versus Suicide King. *Trends Ecol. Evol.* 18: 523–530.
- Ebert D. 1994. Virulence and local adaptation of a horizontally transmitted parasite. *Science* 265: 1084–1086.
- Elliot J.M. 1994. *Quantitative Ecology and the Brown Trout*, Oxford University Press, Oxford.
- Fraser D.J., Weir L.K., Bernatchez L., Hansen M.M. & Taylor E.B. 2011. Extent and scale of local adaptation in salmonid fishes: review and meta-analysis. *Heredity* 106: 404–420.
- Gandon S. 2002. Local adaptation and the geometry of host-parasite coevolution. *Ecol. Lett.* 5: 246–256.
- Gandon S. & Michalakis Y. 2002. Local adaptation, evolutionary potential and host-parasite coevolution: interactions between migration, mutation, population size and generation time. *J. Evol. Biol.* 15: 451–462.
- Gandon S. & Nuismer S.L. 2009. Interactions between genetic drift, gene flow, and selection mosaics drive parasite local adaptation. *Am. Nat.* 173: 212–224
- Gandon S., Capowiez Y., Dubois Y., Michalakis Y. & Olivieri I. 1996. Local adaptation and gene-for-gene coevolution in a metapopulation model. *Proc. R. Soc. Lond. B* 263: 1003–1009.
- Geist J. 2010. Strategies for the conservation of endangered freshwater pearl mussels (*Margaritifera margaritifera* L.): a synthesis of Conservation Genetics and Ecology. *Hydrobiologia* 644: 69–88.
- Geist J. & Auerswald K. 2007. Physicochemical stream bed characteristics and recruitment of the freshwater pearl mussel (*Margaritifera margaritifera*). *Freshwater Biol.* 52: 2299–2316.
- Geist J. & Kuehn R. 2005. Genetic diversity and differentiation of central European freshwater pearl mussel (*Margaritifera margaritifera* L.) populations: implications for conservation and management. *Mol. Ecol.* 14: 425–439.
- Geist J. & Kuehn R. 2008. Host-parasite interactions in oligotrophic stream ecosystems: the roles of life-history strategy and ecological niche. *Mol. Ecol.* 17: 997–1008.
- Geist J., Porkka M., Kuehn R. 2006. The status of host fish populations and fish species richness in European freshwater pearl mussel (*Margaritifera margaritifera*) streams. *Aquatic Conserv: Mar. Freshw. Ecosyst.* 16: 251–266.
- Geist J., Söderberg H., Karlberg A. & Kuehn R. 2010. Drainage-independent genetic structure and high genetic diversity of endangered freshwater pearl mussels (*Margaritifera margaritifera*) in northern Europe. *Conerv. Genet.* 11: 1339–1350.
- Greischar M.A. & Koskella B. 2007. A synthesis of experimental work on parasite local adaptation. *Ecol. Lett.* 10: 418–434.
- Hamilton W.D., Axelrod R. & Tanese R. 1990. Sexual reproduction as an adaptation to resist parasites (A review). *P. Natl. Acad. Sci. USA* 87: 3566–3573.
- Hastie L.C., Boon P.J. & Young M.R. 2000. Physical microhabitat requirements of freshwater pearl mussels, *Margaritifera margaritifera* (L.). *Hydrobiologia* 429: 59–71.

- Hastie L.C. & Young M.R. 2001. Freshwater pearl mussel (*Margaritifera margaritifera*) glochidiosis in wild and farmed salmonid stocks in Scotland. *Hydrobiologia* 445: 109–119.
- Hastie L.C. & Young M.R. 2003a. *Conservation of the freshwater pearl mussel I: Captive breeding techniques*. Conserving Natura 2000 rivers conservation techniques series no. 2, English Nature, Peterborough.
- Hastie L.C. & Young M.R. 2003b. Timing of spawning and glochidial release in Scottish freshwater pearl mussel (*Margaritifera margaritifera*) populations. *Freshwater Biol.* 48: 2107–2117.
- Helama S. & Valovirta I. 2008. The oldest recorded animal in Finland: ontogenetic age and growth in *Margaritifera margaritifera* (L. 1758) based on internal shell increments. *Memoranda Soc. Fauna Flora Fennica* 84: 20–30.
- Hoeksema J.D. & Forde S.E. 2008. A meta-analysis of factors affecting local adaptation between interacting species. *Am. Nat.* 171: 000–000.
- Holmes J.C. 1983. Evolutionary relationships between parasitic helminths and their hosts. Teoksessa: Futuyma D.J. & Slatkin M. (toim.), *Coevolution*, Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, 161–185.
- Howard J.K. & Cuffey K.M. 2006. The functional role of native freshwater mussels in the fluvial benthic environment. *Freshwater Biol.* 51: 460–474.
- Howerth E.W. & Keller A.E. 2006. Experimentally induced glochidiosis in smallmouth bass (*Micropterus dolomieu*). *Vet. Pathol.* 43: 1004–1007.
- Huusko A. & Saraniemi M. 2003. Osa V: Oulankajoen vesistön taimenkannat, Teoksessa: Siikamäki P. (toim.), *Koillismaan luonto ja luonnonvarat tutkimuskohteena: Tutkimuksia 2/2003*, Rakennerahastot, Kuusamo, 57–70.
- Kaltz O. & Shykoff J.A. 1998. Local adaptation in host-parasite systems. *Heredity* 81: 361–370.
- Kaltz O., Gandon S., Michalakis Y. & Shykoff J.A. 1999. Local maladaptation in the anther-smut fungus *Microbotryum violaceum* to its host plant *Silene latifolia*: evidence from a cross-inoculation experiment. *Evolution* 53: 395–407.
- Kawecki T.J. & Ebert D. 2004. Conceptual issues in local adaptation. *Ecol. Lett.* 7: 1225–1241.
- Koljonen M.-L. 2008. Itämeren lohen levinneisyshistoria. *Riista- ja kalatalous – Selvityksiä* 15: 1–16.
- Korsu K., Huusko A. & Muotka T. 2007. Niche characteristics explain the reciprocal invasion success of stream salmonids in different continents. *P. Natl. Acad. Sci. USA* 104: 9725–9729.
- Koskella B. & Lively C.M. 2009. Evidence for negative frequency-dependent selection during experimental coevolution of a freshwater snail and a sterilizing trematode. *Evolution* 63: 2213–2221.
- Kuusela J., Holopainen R., Lumme J. 2003. Osa III: Koillismaa vesieliöiden historiallisena kohtauspaikkana. Teoksessa: Siikamäki P. (toim.), *Koillismaan luonto ja luonnonvarat tutkimuskohteena: Tutkimuksia 2/2003*, Rakennerahastot, Kuusamo, 31–42.
- Laine A.-L. 2005. Spatial scale of local adaptation in a plant-pathogen metapopulation. *J. Evol. Biol.* 18: 930–938.
- Laine A.-L. 2007. Detecting local adaptation in a natural plant-pathogen metapopulation: a laboratory vs. field transplant approach. *J. Evol. Biol.* 20: 1665–1673.

- Landis S.H., Kalbe M., Reusch T.B.H. & Roth O. 2012. Consistent pattern of local adaptation during an experimental heat wave in a pipefish-trematode host-parasite system. *PLoS ONE* 7: e30658, doi:10.1371/journal.pone.0030658
- Larsen B.M. 2006. Laks, *Salmo salar* (L.) og örret, *Salmo trutta* (L.), som vertsfisk for elvemusling, *Margaritifera margaritifera* (L.). Teoksessa: Arvidson B. & Söderberg H. (toim.), *Flodpärlmussla – vad behöver vi göra för att rädda arten? – En workshop på Karlstads Universitet*. Karlstad University Studies 15: 43–44.
- Larsen B.M. 2009. Elvemusling i Hunnselva-forsøk med infeksjon av muslinglarver på ulike örretstammer. *NINA Rapp.* 509: 1–24.
- Lajeunesse M.J. & Forbes M.R. 2002. Host range and local parasite adaptation. *Proc. R. Soc. Lond. B* 269: 703–710.
- Lively C.M. 1989. Adaptation by a parasitic trematode to local populations of its snail host. *Evolution* 43: 1663–1671.
- Lively C.M. 1996. Host-parasite coevolution and sex. *Bioscience* 46: 107–114.
- Lively C.M. 1999. Migration, virulence, and the geographic mosaic of adaptation by parasites. *Am. Nat.* 153: S34–S47.
- Lively C.M. & Dybdahl M.F. 2000. Parasite adaptation to locally common host genotypes. *Nature* 405: 679–681.
- Lively C.M., Dybdahl M.F., Jokela J., Osanas E.E. & Delph L.F. 2004. Host sex and local adaptation by parasites in a snail-trematode interaction. *Am. Nat.* 164: S6–S18.
- Loot G., Park Y.-S., Lek S. & Brosse S. 2006. Encounter rate between local populations shapes host selection in complex parasite life cycle. *Biol. J. Linn. Soc.* 89: 99–106.
- Loot G., Francisco P., Santoul F., Lek S. & Guégan J.-F. 2001. The three hosts of the *Ligula intestinalis* (Cestoda) life cycle in Lavernose-Lacasse gravel pit, France. *Arch. Hydrobiol.* 152: 511–525.
- Louhi P., Luhta P.-L., Moilanen E., Orell P. & Mäki-Petäys A. 2010. *Vaelluskalat palaavat Iijokeen: Iijoen keski- ja yläjuoksun lohi- ja meritaimenistutusten seurantatulokset vuosilta 2007–2010*. Työraportti. 11 s.
- McCoy K.D., Bouludier T., Schjørring S. & Michalakis Y. 2002. Local adaptation of the ectoparasite *Ixodes uriae* to its seabird host. *Evol. Ecol. Res.* 4: 441–456.
- Mollusc Specialist Group 1996. *Margaritifera margaritifera*. Teoksessa: IUCN 2012. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2012.2. <www.iucnredlist.org>. ladattu 21.1.2013.
- Morán P., Pendas A.M., García-Vázquez E., Izquierdo J.I. & Lóbon-Cervl J. 2005. Estimates of gene flow among neighbouring populations of brown trout. *J. Fish Biol.* 46: 593–602.
- Morand S., Manning S.D. & Woolhouse M.E.J. 1996. Parasite-host coevolution and geographic patterns of parasite infectivity and host susceptibility. *Proc. R. Soc. Lond. B* 263: 119–128.
- Morgan A.D., Gandon S. & Buckling A. 2005. The effect of migration on local adaptation in a coevolving host-parasite system. *Nature* 437: 253–256.
- Mutikainen P., Salonen V., Puustinen S. & Koskela T. 2000. Local adaptation, resistance, and virulence in a hemiparasitic plant-host plant interaction. *Evolution* 54: 433–440.
- Mutvei H. & Westermarck T. 2001. How environmental information can be obtained from naiad shells. Teoksessa: Bauer G. & Wächtler K. (toim.), *Ecology and evolution of the freshwater mussels unionoidea*, Springer, Berlin, 367–379.

- Neves R.J., Weaver L.R. & Zale A.V. 1985. An evaluation of host fish suitability for glochidia of *Villosa vanuxemi* and *V. nebulosa* (Pelecypoda: Unionidae). *Am. Midl. Nat.* 113: 13–19.
- Nuismer S.L. 2006. Parasite local adaptation in a geographic mosaic. *Evolution* 60: 24–30.
- Nuismer S.L. & Gandon S. 2008. Moving beyond common-garden and transplant designs: Insight into the causes of local adaptation in species interactions. *Am. Nat.* 171: 658–668.
- O’Connel M.T. & Neves R.J. 1999. Evidence of immunological responses by host fish (*Ambloplites rupestris*) and two non-host fishes (*Cyprinus carpio* and *Carassius auratus*) to glochidia of a freshwater mussel (*Villosa iris*). *J. Freshwater Ecol.* 14: 71–78.
- Oppliger A., Vernet R. & Baez M. 1999. Parasite local maladaptation in the Canarian lizard *Gallotia galloti* (Reptilia: Lacertidae) parasitized by haemogregarian blood parasite. *J. Evol. Biol.* 12: 951–955.
- Oulasvirta P. 2006a. Jokihelmisimpukka eli raakku – eläinkuntamme ikänestori. Teoksessa: Oulasvirta P. (toim.), *Pohjoisten virtojen raakut*, Metsähallitus, Jyväskylä, 16–23.
- Oulasvirta P. 2006b. Kysymyksiä ja vastauksia – ja lisää kysymyksiä. Teoksessa: Oulasvirta P. (toim.), *Pohjoisten virtojen raakut*, Metsähallitus, Jyväskylä, 124–135.
- Parker M.A. 1985. Local population differentiation for compatibility in an annual legume and its host-specific fungal pathogen. *Evolution* 39: 713–723.
- Poulin R. 2007. *Evolutionary Ecology of Parasites*. Princeton University Press, Princeton.
- Poulin R. & Mouillot D. 2003. Parasite specialization from a phylogenetic perspective: a new index of host specificity. *Parasitology* 126: 473–480.
- Preston S.J., Keys A. & Roberts D. 2007. Culturing freshwater pearl mussel *Margaritifera margaritifera*: a breakthrough in the conservation of an endangered species. *Aquatic Conserv: Mar. Freshw. Ecosyst.* 17: 539–549.
- Ranta M. 2010. *Alueellinen ja ajallinen vaihtelu jokihelmisimpukan ja purotaimenen välisessä suhteessa*. Akvaattisten tieteiden Pro gradu -tutkielma. Jyväskylän yliopisto, 26 s.
- Rogers S.O., Watson B.T. & Neves R.J. 2001. Life history and population biology of the endangered tan riffleshell (*Epioblasma florentina walkeri*) (Bivalvia: Unionidae). *J. N. Am. Benthol. Soc.* 20: 582–594.
- Rogers-Lowery C.L. & Dimock R.V.Jr. 2006. Encapsulation of attached ectoparasitic glochidia larvae of freshwater mussels by epithelial tissue on fins of naïve and resistant host fish. *Biol. Bull.* 210: 51–63.
- Rogers-Lowery C.L., Dimock R.V.Jr. & Kuhn R.E. 2007. Antibody response of bluegill sunfish during development of acquired resistance against the larvae of the freshwater mussel *Utterbackia imbecillis*. *Dev. Comp. Immunol.* 31: 143–155.
- Roth O., Keller I., Landis S.H., Salzburger W. & Reusch T.B.H. 2012. Hosts are ahead in a marine host-parasite coevolutionary arms race: Innate immune system adaptation in pipefish *Syngnathus typhle* against *Vibrio* phylotypes. *Evolution* 66: 2528–2539.
- Schulte R.D., Makus C., Hasert B., Michiels N.K. & Schulenburg H. 2011. Host-parasite local adaptation after experimental coevolution of *Caenorhabditis elegans* and its microparasite *Bacillus thuringiensis*. *Proc. R. Soc. Lond. B* 278: 2832–2839.
- Saarinen M. & Taskinen J. 2005. Local adaptation in a crustacean parasite-molluscan host interaction: a field experiment. *Evol. Ecol. Res.* 7: 1191–1199.

- Skinner A., Young M. & Hastie L. 2003. *Ecology of the freshwater pearl mussel. Conserving natura 2000 rivers ecology series no. 2*. English Nature, Peterborough.
- Smith D.G. 1976. Notes on the biology of *Margaritifera margaritifera* (Lin.) in central Massachusetts. *Am. Midl. Nat.* 96: 252–256.
- Smith D.G. 2001. Systematics and distribution of the recent margaritiferidae. Teoksessa: Bauer G. & Wächtler K. (toim.), *Ecology and evolution of the freshwater mussels unionoidea*, Springer, Berlin, 33–49.
- Spooner D.E. & Vaughn C.C. 2006. Context-dependent effects of freshwater mussels on stream benthic communities. *Freshwater Biol.* 51: 1016–1024.
- Stabel O.B. 1984. Homing and olfaction in salmonids: a critical review with special reference to the atlantic salmon. *Biol. Rev.* 59: 333–388.
- Strayer D.L., Downing J.A., Haag W.R., King T.L., Layzer J.B., Newton T.J. & Nichols S.J. 2004. Changing perspectives on pearly mussels, North America's most imperiled animals. *Bioscience* 54: 429–439.
- Swatdipong A., Vasemägi A., Niva T., Koljonen M.-L. & Primmer C.R. 2010. High level of population genetic structuring in lake-run brown trout, *Salmo trutta*, of the Inari Basin, northern Finland. *J. Fish Biol.* 77: 2048–2071.
- Säkkinen T. 2012. *Jokihelmisimpukan (Margaritifera margaritifera) glokidium-toukkien kehittyminen ja lukumäärät kalaisännässä kahdessa lijoen alueen taimenpurossa*. Akvaattisten tieteiden Pro gradu -tutkielma. Jyväskylän yliopisto, 31 s.
- Söderberg H., Karlberg A. & Norrgrann O. 2008. Status, trender och skydd för flodpärlmusslor i Sverige. *Länsstyrelsen i Västernorrland rapport 12*: 1–81.
- Taeubert J.-E., Gum B. & Geist J. 2012. Host-specificity of the endangered thick-shelled river mussel (*Unio crassus*, Philipsson 1788) and implications for conservation. *Aquatic Conserv: Mar. Freshw. Ecosyst.* 22: 36–46.
- Taeubert J.-E., Denic M., Gum B., Lange M. & Geist J. 2010. Suitability of different salmonid strains as hosts for the endangered freshwater pearl mussel (*Margaritifera margaritifera* L.). *Aquatic Conserv: Mar. Freshw. Ecosyst.* 20: 728–734.
- Thomas G. R. 2011. *Conservation ecology of the endangered freshwater pearl mussel, Margaritifera margaritifera*. PhD thesis, Swansea university, 165 s.
- Thompson J.N. 2005. *The geographic mosaic of coevolution*, The University of Chicago Press, Chicago.
- Thrall P.H., Burdon J.J. & Bever J.D. 2002. Local adaptation in the *Linum marginale-Melampsora lini* host-pathogen interaction. *Evolution* 56: 1340–1351.
- Treasurer J.W. & Turnbull T. 2000. The pathology and seawater performance of farmed Atlantic salmon infected with glochidia of *Margaritifera margaritifera*. *J. Fish Biol.* 57: 858–866.
- Treasurer J.W., Hastie L.C., Hunter D., Duncan F. & Treasurer C.M. 2006. Effects of (*Margaritifera margaritifera*) glochidial infection on performance of tank-reared Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Aquaculture* 256: 74–79.
- Tuunainen P. 1984. Istutetut ja satunnaiset lohi- ja nieriälajimme. Teoksessa: Koli L. (toim.), *Suomen eläimet: Kalat, sammakkoeläimet ja matelijat*, Weilin+Göös, Jyväskylä, 131–133.
- Uthaiwan K., Pakkong P., Noparatnaraporn N., Vilarinho L. & Machado J. 2002. Study of a suitable fish plasma for in vitro culture of glochidia *Hyriopsis myersiana*. *Aquaculture* 209: 197–208.

- Valovirta I. 2006a. Jokihelmisimpukan levinneisyys ja runsaus. Teoksessa: Oulasvirta P. (toim.), *Pohjoisten virtojen raakat*, Metsähallitus, Jyväskylä, 24–27.
- Valovirta I. 2006b. Jokihelmisimpukan suojelu ja populaatioiden nykytila Suomessa. Teoksessa: Oulasvirta P. (toim.), *Pohjoisten virtojen raakat*, Metsähallitus, Jyväskylä, 28–35.
- Vaughn C.C. & Hakenkamp C.C. 2001. The functional role of burrowing bivalves in freshwater ecosystems. *Freshwater Biol.* 46: 1431–1446.
- Voutilainen A., Valdez H., Karvonen A., Kortet R., Kuukka H., Peuhkuri N., Piironen J. & Taskinen J. 2009. Infectivity of trematode eye flukes in farmed salmonid fish—Effects of parasite and host origins. *Aquaculture* 293: 108–112.
- Vähä J.-P., Erkinaro J., Niemelä E. & Primmer C.R. 2007. Life-history and habitat features influence the within-river genetic structure of Atlantic salmon. *Mol. Ecol.* 16: 2638–2654.
- Watters G.T. & O’Dee S.H. 1998. Metamorphosis of freshwater mussel glochidia (Bivalvia: Unionidae) on amphibians and exotic fishes. *Am. Midl. Nat.* 139: 49–57.
- Westram A.M., Baumgartner C., Keller I. & Jokela J. 2011. Are cryptic host species also cryptic to parasites? Host specificity and geographical distribution of acanthocephalan parasites infecting freshwater *Gammarus*. *Infect. Genet. Evol.* 11: 1083–1090.
- Wolinska J. & Spaak P. 2009. The cost of being common: evidence from natural *Daphnia* populations. *Evolution* 63: 1893–1901.
- Wächtler K., Dreher-Mansur M.C. & Richter T. 2001. Larval types and early postlarval biology in Naiads (Unionoida). Teoksessa: Bauer G. & Wächtler K. (toim.), *Ecology and evolution of the freshwater mussels unionoida*, Springer, Berlin, 93–125.
- Young M. & Williams J. 1983. The status and conservation of the freshwater pearl mussel *Margaritifera margaritifera* Linn. in Great Britain. *Biol. Conserv.* 25: 35–52.
- Young M. & Williams J. 1984a. The reproductive biology of the pearl mussel *Margaritifera margaritifera* (Linn.) in Scotland I. Field studies. *Arch. Hydrobiol.* 99: 405–422.
- Young M. & Williams J. 1984b. The reproductive biology of the pearl mussel *Margaritifera margaritifera* (Linn.) in Scotland II. Laboratory studies. *Arch. Hydrobiol.* 100: 29–43.
- Young M., Cosgrove P.J. & Hastie L.C. 2001. The extent of, and causes for, the decline of a highly threatened naiad: *Margaritifera margaritifera*. Teoksessa: Bauer G. & Wächtler K. (toim.), *Ecology and evolution of the freshwater mussels unionoida*, Springer, Berlin, 337–357.
- Zahner-Meike E. & Hanson J.M. 2001. Effect of muskrat predation on naiads. Teoksessa: Bauer G. & Wächtler K. (toim.), *Ecology and evolution of the freshwater mussels unionoida*, Springer, Berlin, 163–184.
- Ziuganov V., Zotin A., Nezlin L. & Tretiakov V. 1994. *The freshwater pearl mussels and their relationships with salmonid fish*, VNIRO publishing, Moscow.
- Östergren J. 2006. *Migration and genetic structure of Salmo salar and Salmo trutta in northern Swedish rivers*. PhD thesis, Swedish university of agricultural sciences, 32 s.
- Österling M. 2006. *Ecology of freshwater mussels in disturbed environments*. PhD thesis, Karlstad University, 31 s.

Liite 1. Vuoden 2011 kenttäkokeiden sumppujen kalalajit ja -kannat, kalojen ikäryhmät sekä kalojen kokonaismäärät. B-purolla olleiden B-puron taimenten ikäryhmistä ei ole tietoa.

Vesistö	Kalalaji/kalakanta	0+	> 0+	Yhteensä
A-puro	Iijoen lohi	20	5	25
	Iijoen lohi	20	5	25
	Iijoen meritaimen	20	5	25
	Iijoen meritaimen	20	5	25
	Iijoen meritaimen*	20	5	25
	A-puron taimen	19	3	22
	A-puron taimen	20	1	21
	B-puron taimen	20	4	24
	B-puron taimen	20	4	24
B-puro	Iijoen lohi	20	5	25
	Iijoen lohi	20	6	26
	Iijoen meritaimen	20	5	25
	Iijoen meritaimen	22	5	27
	Iijoen meritaimen*	25	0	25
	A-puron taimen	21	0	21
	A-puron taimen	22	0	22
	B-puron taimen			23
	B-puron taimen			24
Livojoki	Iijoen lohi	21	0	21
	Iijoen lohi	19	1	20
	Iijoen meritaimen	25	0	25
	Iijoen meritaimen	19	1	20
	Iijoen meritaimen*	20	3	23
	Jyrävän yläpuolinen taimen	22	0	22
	Jyrävän yläpuolinen taimen	20	0	20
	Rautalammin reitin taimen	20	0	20
	Rautalammin reitin taimen	20	0	20

*Näyttekalasumppu

Liite 2. Vuoden 2012 kenttäkokeiden sumppujen kalalajit ja -kannat, kalojen ikäryhmät sekä kalojen kokonaisuudet.

Vesistö	Kalalaji/kalakanta	0+	> 0+	Yhteensä
C-puro	Iijoen lohi ja meritaimen	20+25	0	45
	Iijoen lohi ja meritaimen	15+13	0	28
	Iijoen lohi ja meritaimen	15+12	0	27
	Iijoen lohi ja meritaimen	15+13	0	28
	C-puron taimen	0	10	10
	C-puron taimen	5	0	5
	Puronierä	32	0	32
	Puronierä	33	0	33
	Rautalammin reitin taimen	30	0	30
	Rautalammin reitin taimen	34	0	34
D-puro	Iijoen lohi ja meritaimen	15+15	0	30
	Iijoen lohi ja meritaimen	15+15	0	30
	Iijoen lohi ja meritaimen	15+15	0	30
	Iijoen lohi ja meritaimen	15+15	0	30
	D-puron taimen	26	0	26
	D-puron taimen	29	0	29
	Rautalammin reitin taimen	25	0	25
	Rautalammin reitin taimen	36	0	36
Livojoki	Iijoen lohi ja meritaimen	15+15	0	30
	Iijoen lohi ja meritaimen	21+17	0	38
	Iijoen lohi ja meritaimen	15+15	0	30
	Iijoen lohi ja meritaimen	15+15	0	30
	Jyrävän yläpuolinen taimen	30	0	30
	Jyrävän yläpuolinen taimen	35	0	35
	Rautalammin reitin taimen	33	0	33
	Rautalammin reitin taimen	31	0	31