

Pro gradu – tutkielma

**Ruokintarytmin vaikutus siian (*Coregonus lavaretus* L.)  
kasvuun**

**Mikko Känkänen**



**Jyväskylän yliopisto**

Bio- ja ympäristötieteiden laitos

Kalabiologia ja kalatalous

30.5.2008

JYVÄSKYLÄN YLIOPISTO, Matemaattis-luonnontieteellinen tiedekunta  
 Bio- ja ympäristötieteiden laitos  
 Kalabiologia ja kalatalous

KÄNKÄNEN MIKKO, S.: Ruokintarytmin vaikutus siian (*Coregonus lavaretus* L.)  
 kompensatiokasvuun

Pro gradu: 38 s.  
 Työn ohjaajat: FT Juhani Pirhonen  
 Tarkastajat: FT Juhani Pirhonen, FT Juha Koskela  
 Toukokuu 2008

Hakusanat: siika, *Coregonus lavaretus* L., kompensatiokasvu, hyperfagia, ruokintarytmi

## TIIVISTELMÄ

Tässä kokeessa tutkittiin ruokintarytmin vaikutusta siian, (*Coregonus lavaretus* L.), kasvuun ja morfologiaan 17 °C:een lämpötilassa. 99 kpl 1+ ikäisiä siikoja (keskipaino 51g) jaettiin kolmeen eri ruokintarytmiin: 0, ruokinta joka vrk, (kontrolli); 2+5, ruokinta 5 vrk+2 vrk paasto; 2+2, ruokinta 2 vrk+2 vrk paasto. Rinnakkaisia altaita eri ruokintarytmeillä oli 3 kpl. Kokeen kesto oli 42 vrk, jonka aikana kalat punnittiin ja mitattiin kahden viikon välein. Lisäksi kalojen rehunkulutus mitattiin altaittain joka ruokintakerran jälkeen. Kokeen päätyttyä kaloja pidettiin paastolla 4 vrk:n ajan, jonka jälkeen kaikki kalat ruokittiin kylläisiksi ennen tappamista. Tämän jälkeen kaloilta poistettiin sisäelimet. Jokaisen yksilön maksa, tyhjennetty mahalaukku ja mahalaukun sisältö punnittiin. Lisäksi määritettiin mahalaukkujen tilavuudet.

Kokeen päätyttyä kontrolliryhmän (139,1±13,6 g) ja ryhmän 2+5 (121,5±6,0 g) yksilöiden painot eivät eronneet tilastollisesti toisistaan. Ryhmän 2+2 yksilöt (109,9±5,6 g) olivat pienempiä kuin kontrolliryhmän kalat, mutta eivät sen sijaan eronneet painoltaan ryhmän 2+5 kaloista. Molemmissa käsittelyryhmissä 2+5 ja 2+2 havaittiin kokeen aikana kompensatiokasvua kontrolliin nähden. Ryhmällä 2+5 kompensatio oli täydellistä ja ryhmällä 2+2 osittaista. Suurin osa kompensatiokasvusta ajoittui kokeen kahdelle viimeiselle viikolle, jolloin käsittelyryhmien kasvukerroinprosentit (SGR) olivat suurempia (2+5: 2,1±0,2; 2+2: 2,0±0,1) kuin kontrollin (1,6±0,1). Rehukertoimessa ei ollut eroja käsittelyiden välillä, eikä siinä havaittu muutosta kompensatiokasvun aikana. Havaittu kompensatiokasvu johtui lisääntyneestä ravinnonotosta (hyperfagia). Tätä hyperfagiaa edesauttoi käsittelyryhmien yksilöiden huomattava mahan tilavuuksien kasvu kokeen aikana.

UNIVERSITY OF JYVÄSKYLÄ, Faculty of Science  
Department of Biological and Environmental Science  
Fish Biology and Fisheries

KÄNKÄNEN MIKKO, S.: Effect of feeding regime on compensatory growth of whitefish  
(*Coregonus lavaretus* L.)

Master of Science Thesis: 38 p.

Supervisors: PhD Juhani Pirhonen

Inspectors: PhD Juhani Pirhonen, PhD Juha Koskela

May 2008

---

Key Words: whitefish, *Coregonus lavaretus* L., compensatory growth, hyperphagia, feeding regime

## ABSTRACT

This study was carried out to examine the influence of feeding regime on growth and morphological changes in gut of whitefish (*Coregonus lavaretus* L.) reared at 17°C. 99 individuals (age1+, initial mean body weight 51 g) were randomly assigned to three different feeding regimes, using 3 tanks per treatment. Regimes were: 0, satiation feeding daily (control); 2+5, feeding 5 days+ fasting 2 days; 2+2 feeding 2 days+ fasting 2 days. Cycles of feeding and fasting were continued for 42 days, and weight and length of fishes were measured every two weeks. Feed intake was measured after every feeding. After the experiment the fish were fasted for 4 days and then fed to satiation before killing and evisceration. Then the liver, emptied stomach and stomach contents were weighed and stomach volume was measured.

After the experiment there were no significant differences in final body weight between the fish in control (139.1±13.6 g) and 2+5 (121.5±6.0 g) groups. The fish in 2+2 group (109.9±5.6 g) were significantly smaller than the controls, but they did not differ from the fish in 2+5 group. Both treatment groups displayed compensatory growth during the experiment. The fish in the 2+5 group displayed full and 2+2 group partial compensation. Most of the compensation occurred during the last two weeks of experiment when specific growth rates were higher in the treatment groups (2+5: 2.1±0.2; 2+2: 2.0±0.1) than in the control group (1.6±0.1). No significant differences were found in feed efficiency between treatment and control groups during experiment. Hyperphagia in the treatment groups induced a markable increase in stomach volume which was concluded to be the mechanism for the compensatory growth.

## Sisältö

<b>1. JOHDANTO .....</b>	<b>5</b>
<b>2. TUTKIMUKSEN TAUSTA .....</b>	<b>6</b>
2.1. Kompensaatiokasvun eri tasot .....	6
2.2. Kalojen kompensaatiokasvuun vaikuttavia tekijöitä .....	7
2.2.1. Ruokintajaksot ja ruokinnan määrä .....	7
2.2.2. Sosiaaliset tekijät .....	7
2.2.3. Ikä ja sukukypsyminen .....	8
2.2.4. Vuodenajan vaikutus .....	8
2.3. Kalojen kompensaatiokasvun mahdollistavia tekijöitä.....	9
2.3.1. Hyperfagia, ylensyönti .....	9
2.3.2. Ravinnon laadun ja ravintohistorian merkitys hyperfagiaan.....	10
2.3.3. Hyperfagiaan mahdollisesti liittyvät fysiologiset muutokset .....	10
2.3.4. Aineenvaihdunnan nopeuden säätely .....	11
2.3.5. Ravinnonkäyttötehokkuus .....	12
2.4. Kompensaatiokasvun funktionaalinen merkitys .....	12
2.4.1. Koosta riippuva kuolleisuus .....	12
2.4.2. Koosta riippuva ravinnonvalinta .....	12
2.4.3. Koosta riippuvat yksilönkehitykseen liittyvät muutokset .....	12
2.4.4. Koosta riippuva lisääntymismenestys .....	12
2.5. Kompensaatiokasvun kustannukset .....	13
2.5.1. Erilaisia esimerkkejä kustannuksista.....	13
<b>3. AINEISTO JA MENETELMÄT .....</b>	<b>14</b>
3.1. Kokeiden aineisto ja järjestelyt.....	14
3.2. Kokeen suoritus .....	14
3.3. Laboratoriomääritykset .....	15
3.4. Muuttujat ja tilastolliset testit.....	15
<b>4. TULOKSET.....</b>	<b>18</b>
4.1. Ravinnon kulutus .....	18
4.2. Kasvu .....	21
4.2.1. Paino, pituus ja kuntokerroin.....	21
4.2.2. Kasvukerroinprosentti SGR.....	24
4.2.3. Kompensaatiokasvun voimakkuus .....	25
4.3. Rehukerroin.....	25
4.4. Morfologiset mittaukset .....	26
4.4.1. Mahat .....	26
4.4.2. Maksa .....	29
<b>5. TULOSTEN TARKASTELU .....</b>	<b>30</b>
5.1. Ravinnon kulutus .....	30
5.2. Kasvu ja kompensaatio .....	30
5.3. Yksilöiden väliset suhteet kompensaatiokasvussa.....	31
5.4. Rehukerroin.....	32
5.5. Morfologiset parametrit .....	33
<b>6. YHTEENVETO.....</b>	<b>34</b>
<b>Kiitokset.....</b>	<b>34</b>
<b>Kirjallisuus .....</b>	<b>35</b>

## 1. JOHDANTO

Eurooppalainen siika (*Coregonus lavaretus*) on osoittautunut potentiaalisesti lajiksi suomalaisessa ruokakalantuotannossa. Siika vaalealihaisena kylmän veden lajina saattaa monipuolistaa paikallista kirjolohen (*Oncorhynchus mykiss*) tuotantoa, joka on herkkä maailman lohimarkkinoiden heilahteluille. Tälle lajille tehtyjen eri tuotantostrategioita vertailevien tutkimusten mukaan nopea kasvunopeus ja matalat rehukustannukset ovat elintärkeitä menestyksellisen kaupallisen viljelyn kannalta (Ruohonen ym. 2003). Edellisen tutkimuksen julkaisuvuonna siian kasvatusta oli päässyt Suomessa hyvään alkuun vuosituotannon ollessa jo hieman yli 0,3 miljoonaa kg vuodessa. Tuotantomäärien kasvu on ollut tasaista tähän päivään tultaessa ja voidaankin sanoa, että siika on noussut merkittäväksi lajiksi ruokakalantuotannossa maassamme. Edellisen julkaistun tilaston mukaan vuonna 2006 siian vuotuinen tuotantomäärä oli jo noin 0,8 miljoonaa kg (Anon. 2007).

Alunperin suurin merkitys siian saamisella ruokakalantuotantoon maassamme oli vuonna 2005 päättyneellä eri yhteistyötahojen toteuttamalla Siika 2005 -projektilla. Tämän projektin aikana kehitettiin muun muassa siian kasvatustekniikkaa, rehuja sekä viljelyn kannattavuutta. Kasvatuksen perustan luoneen Siika 2005 -projektin jälkeen siian kasvututkimuksessa on keskitytty lähinnä rodunjalostukseen.

Tämän Pro gradu - tutkielman aiheeseen vaikutti lähinnä kiinnostus tiedemaailmassa viimeisinä parina vuosikymmenenä paljon tutkittuun kompensatiokasvu-ilmiöön. Toinen yhtä vaikuttava tekijä oli se, että siian kompensatiokasvusta ei löytynyt ainoatakaan aikaisemmin julkaistua tutkimusta.

Kompensatiokasvulla (Compensatory Growth, CG) tarkoitetaan epätavallisen nopeata kasvua, joka on seurausta jaksosta, jonka aikana yksilön ravinnon saanti on syystä tai toisesta tilapäisesti heikentynyt tai jopa kokonaan estynyt. Syitä tähän ravinnon saannin heikkenemiseen voi olla useita, mutta yleensä ne johtuvat erilaisista ympäristötekijöiden muutoksista. Kompensatiokasvu mahdollistaa sen, että ravinnon puutteesta kärsineet yksilöt voivat osittain tai täysin saavuttaa kasvussa lajikumppaninsa, jotka eivät ole kokeneet tätä ravinnon puutetta (Dobson & Holmes 1984; Russell & Wootton 1992; Kim & Lovell 1995). Kasvun saavuttamisella tässä tarkoitetaan sitä, että kompensoivat yksilöt ovat saman ikäisinä samankokoisia kuin vertailuyksilöt. Kompensatiokasvua tapahtuu luonnossa useilla eri eläinlajeilla, myös kaloilla. Tämän tiedon nojalla on kiinnostuttu sen tuomista mahdollisuuksista vesiviljelyssä.

Yleisesti tiedetään, että yksi suurimpia kalankasvatuksen kannattavuuteen vaikuttavia tekijöitä ovat rehukustannukset. Kompensatiotutkimusten yleisimpiä oletuksia on, että kompensatiokasvun hyödyntäminen mahdollistaisi viljelylajin kasvunopeuden nostamisen ja laskisi samaan aikaan lajin rehukerrottua. Näin ollen se voisi olla potentiaalinen keino vähentää rehukustannuksia kalankasvatuksessa. Tämän oletuksen rohkaisemana on kompensatiokasvua koskevia tutkimuksia tehty useilla taloudellisesti merkittävillä viljelylajeilla ympäri maailmaa. Tehtyjä tutkimuksia löytyy muun muassa lohella (*Salmo salar*) (Mortensen & Damsgård 1993), kirjolohella (Quinton & Blake 1990; Boujard ym. 2000; Nikki ym. 2004), tilapialla (*Oreochromis sp.*) (Wang ym. 2000, 2005; Barreto ym. 2003) ja pilkkupiikkimonnilla (*Ictalurus punctatus*) (Li ym. 2005).

Aikaisemmin on esitetty kaksi mahdollista tekijää, joiden ansiota kompensatiokasvu olisi. Yleisimpänä tekijänä kompensatiokasvulle on mainittu ylensyönti eli hyperfagia (Russell & Wootton 1993; Nieceza & Metcalfe 1997). Toinen oletettu tekijä liittyy tutkimuksissa havaittuihin todisteisiin kalan suoliston kapasiteettia lisäävistä rakenteiden muutoksista, joita tapahtuu, kun ravinnonsaanti on epäsäännöllistä

pidemmän aikaa (Carter ym. 2001; Rios ym. 2004). On myös saatu todisteita mahan tilavuuden muutoksista kompensatiotilanteessa (Bélanger ym. 2002).

Tutkimukseni tarkoituksena oli eri ruokintarytmejä käyttäen saada vastaukset seuraaviin peruskysymyksiin: 1. Minkä asteista kompensatiokasvua siialla on mahdollista havaita? 2. Mistä mahdollinen kompensatiokasvu johtuu? 3. Liittyykö kompensatiokasvuun fysiologisia muutoksia koekalojen ruuansulatuselimistössä?

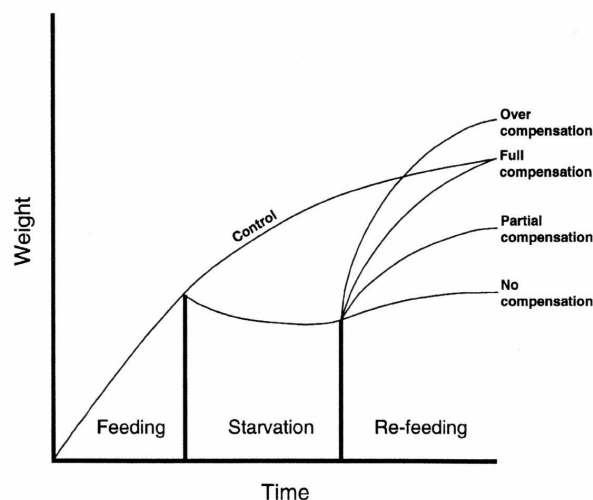
Tämä tutkimus ei liittynyt mihinkään olemassa olevaan suurempaan projektiin. Tämän tutkimuksen tuloksien on tarkoitus antaa uutta ennen julkaisematonta tietoa ruokintarytmin vaikutuksesta siian kasvuun. Tutkimukseen liittyvän kokeen rahoitti Jyväskylän yliopiston bio- ja ympäristötieteen laitoksen kalatalousyksikkö.

## 2. TUTKIMUKSEN TAUSTA

Johdannossa jo kerrottiin lyhyesti mitä käsite kompensatiokasvu tarkoittaa. Tämä ”Tutkimuksen tausta”-osio uppoutuu syvemmälle käsitteeseen ja on tehty helpottamaan varsinaisen tutkimusosion lukemista ja tulosten tulkintaa. Osiossa perehdytään jo julkaistujen tutkimusten avulla kompensatiokasvuun. Se käsittelee kompensatiokasvun yleisiä termejä, pyrkii selittämään mistä kompensatiokasvu teoriassa johtuu sekä havainnollistaa mitä hyötyjä ja haittoja kompensatiokasvuun saattaa liittyä yksilön elinkaaren aikana.

### 2.1. Kompensatiokasvun eri tasot

Kun kompensatiokasvua yksilöllä havaitaan, sen voimakkuus saattaa vaihdella tilanteesta ja lajista riippuen. Kompensatiokasvu voi olla joko osittaista, täydellistä tai niin kutsuttua ylikompensatiota. Voimakkuus määritetään vertaamalla ryhmää (ryhmä 1), joka pyrkii kompensoimaan heikentyneen kasvunsa samanikäiseen kontrolliryhmään, joka on kasvanut normaalisti (ryhmä 2). Osittainen kompensatio havaitaan, jos ryhmä 1 saavuttaa vain osittain kasvussa ryhmä 2:n. Täydellinen kompensatio on kyseessä, jos ryhmä 1 saavuttaa ryhmä 2:n kokonaan. Ylikompensatio on kyseessä, jos ryhmä 1 ohittaa kasvussa ryhmä 2:n (Kuva 1). Osittainen ja täydellinen kompensatio on havaittu useissa tutkimuksissa. Sen sijaan ylikompensatio on havaittu vain kerran (Hayward ym. 1997).



Kuva 1. Kompensatiokasvun eri tasot (Jobling 1994).

## 2.2. Kalojen kompensatiokasvuun vaikuttavia tekijöitä

Tehdyissä kalojen kompensatiokasvututkimuksissa on käytetty lukuisia erilaisia koeasetelmia. Tulokset voivat vaihdella suuresti näistä toisistaan eroavista koeasetelmista johtuen. Suurta eroa on havaittu muun muassa sillä, ovatko kokeessa käytetyt kalat altaassa yksittäin vai useiden yksilöiden parvessa. Tässä kappaleessa luetellaan eri tekijöitä, jotka voivat vaikuttaa kaloilla esiintyvään kompensatiokasvuun.

### 2.2.1. Ruokintajaksot ja ruokinnan määrä

Kokeet alkavat yleensä akklimointijaksolla ts. totuttamisjaksolla, jossa koekalat totutetaan koeympäristöönsä. Tänä aikana veden laatu, lämpötila ja kalojen ruokinta pidetään optimaalisena kyseessä olevalle lajille. Akklimoinnin jälkeen aloitetaan varsinainen koe. Aikaisemmin on jo päätetty miten ja kuinka paljon kaloja ruokitaan/paastotetaan kokeen aikana. Riippuu tutkijasta ja tutkimusongelmasta minkälainen ruokintarytmi tulee kyseeseen. Vaihtoehtoja on täten lukuisia. Yksinkertaisin ruokintarytmi on paastottaa kokeen alussa kaloja ennalta päätetty aika. Paaston päätyttyä kaloja ruokitaan jälleen tietty aika ennen kokeen päättymistä. Esimerkiksi Barreto ym. (2003) tutkivat niilintilapian (*Oreochromis niloticus*) kompensatiokasvua paastottamalla kaloja akklimoinnin jälkeen 12 vuorokautta. Tämän jälkeen kalat ruokittiin normaalisti kahden viikon ajan ennen kokeen päättymistä. Samassa kokeessa voidaan käyttää useita ryhmiä, joita paastotetaan eripituinen aika. Wang ym. (2000) jakoivat parven kolmeen ryhmään (+kontrolli) hybriditilapia (*O. mossambicus x O. niloticus*) kokeessaan. Koe kesti yhteensä 8 viikkoa. Kolmesta ryhmästä yhtä paastotettiin 1 viikko, toista 2 viikkoa ja kolmatta 4 viikkoa. Ryhmät siirtyivät ruokinnalle aina paaston päätyttyä ja ruokinta jatkui kaikilla ryhmillä yhtäjaksoisena kokeen päättymiseen saakka. Jos käytetään useita koeryhmiä, voidaan menetellä kuten Tian & Qin (2004). Heidän kokeessaan barramundilla (*Lates calcarifer*) vain yksi koeryhmä heidän käyttämästään 4 ryhmästä pidettiin täydellisellä paastolla. Aluksi ryhmiä ruokittiin kahden viikon ajan seuraavasti: ryhmä 1; 0 %, ryhmä 2; 25 %, ryhmä 3; 50 %, ryhmä 4; 75 % lasketusta maksimiruokintatasosta. Tämän kahden viikon säännöstellyn ruokinnan jälkeen kaikki ryhmät siirtyivät maksimiruokinnalle 5 viikoksi ennen kokeen päättämistä.

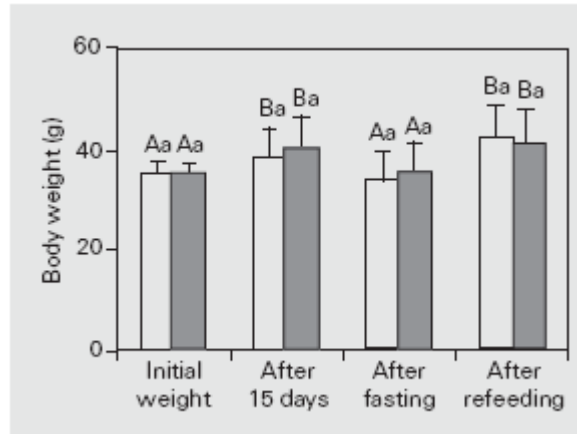
Selvimmät todisteet joko täydellisestä tai osittaisesta kompensatiosta on yleensä saatu kokeissa, joissa on käytetty yksittäisiä kaloja ja altistettu ne yhdelle paastojaksolle ennen uudelleenruokintaa (Ali ym. 2003).

### 2.2.2. Sosiaaliset tekijät

Sosiaalisilla suhteilla on havaittu olevan merkitystä kalojen kompensatiokasvuun. Hayward ym. (2000) vertasivat tutkimuksessaan kahta hybridiaurinkoahvenilla (*Lepomis cyanellus+L. macrochirus*) tehtyä koetta toisiinsa. Aikaisemmin tehdyssä kokeessa (Hayward ym. 1997) oli havaittu yksittäin pidetyillä kaloilla ylikompensaatiota. Myöhemmin tehdyssä kokeessa kaloja tutkittiin sekä yksittäin että kymmenen yksilön parvissa muuten samalla koeasetelmalla kuin aikaisemmassa. Tutkimuksen perusteella kompensatiota oli yksittäin pidetyissä kaloissa, mutta parvessa kompensatiota ei havaittu. Parvessa yksilöiden väliset sosiaaliset suhteet voivat siten vaikuttaa negatiivisesti ravinnon kulutukseen ja kasvutehokkuuteen.

Sukupuolella saattaa olla myös vaikutusta kompensatiokasvuun. Barreto ym. (2003) tekivät kompensatiokasvututkimuksen niilintilapiialla. Heidän kokeessaan oli 7 naarasta ja 7 koirasta. Kokeen alussa kaloja ruokittiin normaalisti kaksi viikkoa kerran päivässä, minkä jälkeen kaloja pidettiin paastolla 12 päivää. Paaston jälkeen kalat ruokittiin

normaalisti kahden viikon ajan. Tulokset osoittivat, että paaston jälkeisellä ruokintajaksolla koiraat kompensoivat kasvuaan huomattavasti tehokkaammin kuin naaraat (Kuva 2). Tämän havaittiin johtuvan koiraiden voimakkaammasta hyperfagiasta uudelleenruokintajaksolla. Tutkijat totesivat, että saatuun tulokseen saattaa liittyä kyseisen lajin koiraiden kilpailukäyttäytyminen, jossa suurempi koko on eduksi.



Kuva 2. Paaston ja uudelleenruokinnan vaikutus ruumiin painoon niilintilapian (*Oreochromis niloticus*) koirailta (vaaleat pylväät) ja naarailta (tummat pylväät). Pylväät, joilla ei samoja kirjaimia, eroavat tilastollisesti merkitsevästi toisistaan. Isot kirjaimet osoittavat mahdolliset erot sukupuolen sisällä kokeen aikana, kun taas pienet kirjaimet kertovat mahdollisista sukupuolien välisistä eroista kullakin koejaksolla (Barreto ym. 2003).

### 2.2.3. Ikä ja sukukypsyminen

Useiden tutkimusten perusteella on aliravitsemustasoja (levels of deprivation), jotka ovat liian pieniä synnyttääkseen kompensatiivasteen, tasoja jotka synnyttävät täyden kompensatiivasteen ja tasoja jotka ovat liian ankaria ja saavat aikaan tilanteen, josta ei ole paluuta. Edellä mainitut tasot muuttuvat mahdollisesti yksilön kehitystason (ikä) ja sukukypsyystason mukaan. Näitä tekijöitä huomioon ottavia tutkimuksia on toistaiseksi tehty varsin vähän (Ali ym. 2003).

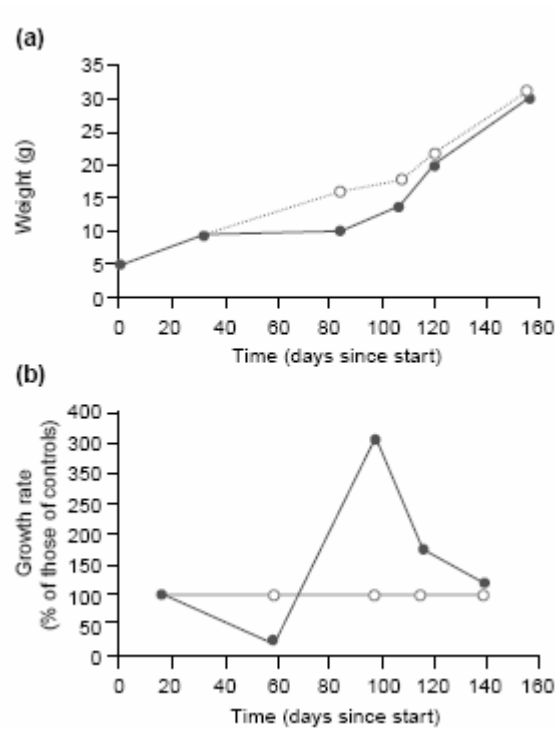
Jobling ym. (1993) tekivät 2+ ikäisillä eri sukupuolta olevilla nieriöillä (*Salvelinus alpinus* L.) kompensatiivkasvukokeen. 24 viikkoa kestäneessä kokeessa 12 kalan parvet asetettiin eri ruokintarytmeille. Ruokintarytmit eri ryhmillä olivat: kontrolli (ei paastoa), 1 vk. paasto – 1 vk. ruokinta, 1,5 vk. paasto – 1,5 vk. ruokinta, 3 vk. paasto – 3 vk. ruokinta. Kokeen loputtua kaloista määritettiin muun muassa sukupuoli ja sukukypsyys. Kaikissa ryhmissä havaittiin jonkinasteista kompensatiivastetta. Kokeen päätyttyä yksikään naaras ei ollut vielä saavuttanut sukukypsyyttä. Sukukypsä koiraita kuitenkin löytyi ja vertailu sukukypsien ja ei-sukukypsien koiraiden välillä oli mahdollista. Tulosten tarkastelu osoitti, että ei-sukukypsien naaraiden ja koiraiden kasvu oli samanlaista ryhmien sisällä. Sukukypsä ja ei-sukukypsä koiraita verrattaessa havaittiin sukukypsien yksilöiden olevan huomattavasti pienempiä kuin ei-sukukypsät yksilöt.

### 2.2.4. Vuodenajan vaikutus

Pääasiassa kompensatiivkasvun on havaittu seuraavan heikentyneen ravinnonsaannin jaksoa. Kiihtynyt kasvunopeus voidaan kuitenkin nähdä myös vasteena ympäristön ”merkeille”, joiden seurauksena eläin havaitsee olevansa jäljessä



kasvukehityksessään tietynä aikana vuodesta (Metcalf & Monaghan 2001). On esimerkiksi kokeellisesti osoitettu, että eläimet voivat kasvattaa kasvunopeuttaan, jos ne ovat syntyneet myöhemmin lisääntymiskaudella kuin muut lajitoverinsa. Sama kasvunopeuden kiihdyttäminen voi seurata, jos ne ovat aiemmin kokeneet epätavallisen kylmiä lämpötiloja, jotka ovat hidastaneet niiden kasvua (Mortensen & Damsgård 1993; Niecieza & Metcalfe 1997, Kuva 3).



Kuva 3.

(a) Nieriän (*Salvelinus alpinus* L.) kompensaatiokasvu. Koeyksilöt (täytetyt symbolit) pidettiin 9 °C:ta alhaisemmassa lämpötilassa kuin kontrolliyksilöt (avoimet symbolit) päivästä 32 päivään 84. Kasvatusolosuhteet olivat muuten täysin samanlaiset ja ruokinta säännöllistä. Kokeessa havaittiin lämpötilaeron aiheuttavan merkittävän eron keskipainoissa kokeen aikana.

(b) Kasvunopeus kokeen eri päivinä (% kontrolleista). Kun lämpötila nostettiin samalle tasolle kuin kontrollilla, koeyksilöt kompensoivat kasvunopeuttaan kunnes saavuttivat kontrolliyksilöiden keskipainon (Mortensen & Damsgård 1993).

## 2.3. Kalojen kompensaatiokasvun mahdollistavia tekijöitä

### 2.3.1. Hyperfagia, ylensyönti

Hyperfagia on yleisin kompensaatiokasvun mahdollistava tekijä. Sen esiintyminen ei vaadi edeltäviä ravinnonsaannin estymisen jaksoja (Niecieza & Metcalfe 1997). Hyperfagiassa ravinnonkulutuksen taso on huomattavasti korkeampi kuin tavanomainen *ad libitum* taso. Hyperfagia sallii ravinnon puutteesta kärsineen yksilön saavuttavan saman tai jopa suuremman kumulatiivisen ravinnonoton kuin yksilön, jolla ravintoa on saatavilla jatkuvasti. Näin ollen aliravittu yksilö pystyy saavuttamaan saman koon kuin jälkimmäinen. Hyperfagia saattaa olla seurausta kasvaneesta ruokailutiheydestä,

kasvaneesta annoksesta per ruokailukerta tai molempien yhdistelmästä (Russell & Wootton 1993).

Kompensaatiokasvututkimuksissa on havaittu yleisesti paastotuksen jälkeistä hyperfagiaa (esim. Hayward ym. 1997; Wang ym. 2000; Ali & Wootton 2001; Nikki ym. 2004; Tian & Qin 2004; Zhu ym. 2004). Wootton:n (1998) mukaan kalojen kulutustaso on allometrisesti koosta riippuvainen. Näin ollen kokeissa eri yksilöiden välistä vertailua tulee tehdä samankokoisilla yksilöillä.

### 2.3.2. Ravinnon laadun ja ravintohistorian merkitys hyperfagiaan

Kuten muut selkärangaiset eläimet myös kalat säätelevät ravinnonottoaan energiatarpeidensa mukaan (Lovell 1979). Lovell (1979) ruokki pilkkupiikkimonneja (*Ictalurus punctatus*) kolmella ravitsemustasolla (230, 290 ja 350 kcal 100 g<sup>-1</sup>) ja havaitsi ravinnonoton lisääntyvän yksilöillä, jotka saivat matalaenergistä ravintoa. Aranda ym. (2001) paastottivat meribasseja (*Dicentrarchus labrax*) kokeessaan ensin 6 päivän ajan. Tämän jälkeen koeyksilöiden annettiin syödä vapaavalintaisesti kolmea ravintokoostumukseltaan erilaista rehua (koostumukset: 75% proteiinia 25% hiilihydraattia, 75% proteiinia 25% rasvaa, 50% hiilihydraattia 50% rasvaa). Kun kalojen ruokailumäärät tasaantuivat 8 päivän jälkeen, altistettiin ne vielä toiselle paastojaksolle 15 päiväksi, jota seurasi uusi ruokintajakso. Molempien paastojaksojen jälkeen havaittiin hyperfagiaa. Todettiin kuitenkin, että paastolla oli vain vähäinen vaikutus tietyn ravinteiden valintaan; näistä kolmesta ravinteesta vain proteiinin käyttö lisääntyi hieman 2 päivän aikana ruokinnan aloituksesta. Näin ollen vaikka hyperfagian voimakkuus jossain määrin vähenee, jos korkeaenergistä ravintoa on tarjolla, ei ole todisteita siitä, että yksilö vaikuttaa kompensaatioon tietoisella ravinnonvalinnalla (Ali ym. 2003)

Ravintohistorialla on suuri merkitys ravinnonottoon yleisesti ja siten saattaa olla myös hyperfagian yhteydessä. Shearer ym. (1997) tekivät kokeen kuningaslohilla (*Onchorhynchus tshawytscha*). He ruokkivat lohien poikasia ennen koetta 7 kuukautta kahdella rasvapitoisuudeltaan erilaisella rehulla (23% ja 3% rasvaa). Lisäksi ruokinnassa osa kaloista ruokittiin kylläiseksi ja osa puolikylläisiksi. Näin menetellen he saivat varsinaiseen kokeeseen kahta eri kokoluokkaa olevia koekaloja ja lisäksi ruumiin rasvapitoisuudeltaan kahta erilaista kalaa. Suuremmat koekalat olivat keskipainoltaan 22g ja niiden ruumiin rasvapitoisuus oli joko 11,3 % tai 5,4 %. Pienemmät kalat painoivat 11 g ja niiden rasvapitoisuudet olivat joko 7 % tai 3,3 %. Kokeen aikana kalat ruokittiin kahdella eri rehulla (rasvapitoisuudet 16 % ja 4 %). Ruokinta alkoi heti kokeen alussa. Koe kesti kolme viikkoa ja ruokinta tapahtui 6 päivänä viikossa. Kokeen tärkeimpänä tuloksena oli, että korkea ruumiin rasvapitoisuus vähensi ravinnonottomäärää merkittävästi kokeen ajan molemmissa kokoluokissa. Toisaalta rehun korkea rasvapitoisuus lisäsi ravinnonottoa 1. päivänä mutta kokeen päättyessä ero ei ollut merkittävä. Korkea ruumiin rasvapitoisuus siis vähentää ravinnonottoa ja hidastaa näin ollen kasvua.

### 2.3.3. Hyperfagiaan mahdollisesti liittyvät fysiologiset muutokset

Kalojen ravinnon kulutusnopeus riippuu suolen täyttymis- ja tyhjenemisnopeudesta (Russell & Wootton 1993). Tietyissä lämpötila- ja ravinnonsaantiolosuhteissa ravinnonottonopeutta saattaa rajoittaa maksiminopeus, jolla ravinto kyetään sulattamaan. Tämän maksiminopeuden nostaminen saattaisi edistää suurempaa hyperfagiavastetta. Vielä ei tiedetä, voiko suolen tyhjenemisnopeuden muutos suoraan vaikuttaa paaston aikaansaamaan vasteeseen. Muun muassa Russell & Wootton (1992) toteaa: ”Ei ole todisteita, että lisääntynyt ravinnonkulutus paaston jälkeen johtuisi suolen tyhjenemisnopeuden muutoksesta”. Ongelmana onkin selvittää tämän seikan suora

potentiaalinen vaikutus ja miten hidastunut ravinnon läpikulkuaika suolessa liittyy lisääntyneeseen ravinnonottoon (Nicieza ym. 1994b)

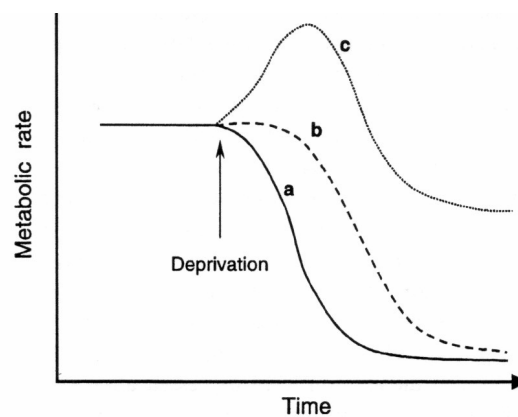
Tutkimuksissa on havaittu todisteita kalan suoliston kapasiteettia lisäävistä rakenteen muutoksista, joita tapahtuu, kun ravinnonsaanti on epäsäännöllistä pidemmän aikaa (Carter ym. 2001; Rios ym. 2004). Näillä pitkän aikavälin muutoksilla ei kuitenkaan ole todennäköisesti vaikutusta kompensaatiokasvuun liittyvään hyperfagiaan (Ali & Wootton 2001).

#### 2.3.4. Aineenvaihdunnan nopeuden säätely

Wieser ym. (1992) ehdottivat 4 eri vaihetta vasteelle, joka syntyy ravinnonsaannin tilapäisesti estyessä ja tätä tilaa seuraavan uudelleensyönnin aikana: 1) stressivaihe: tälle vaiheelle on tunnusomaista yksilön hyperaktiivisuus (esim. aktiivinen liike ravintoa etsiessä), 2) muutosvaihe: ravinnonsaannin estymisen jatkuessa yksilön normaali hengitystaso laskee liikkuvuutta vähentämällä sekä alentamalla joidenkin tärkeimpien glykolyyttisten ja glykogenolyttisten entsyymien pitoisuuksia uintilihaksistossa, 3) sopeutumisvaihe: yksilö tasapainottaa aineenvaihduntatasonsa tietylle matalalle tasolle. Jos ravinnon saanti vieläkin estyy, voi yksilö kiihdyttää aineenvaihdunnan polttoaineena käytettävien rasvahappojen korvaamista proteiineilla, 4) palautumisvaihe: kun ravintoa on jälleen saatavilla, hapenkulutus, yksilön kasvu ja kompensaatiokasvu kiihtyvät nopeasti. Nämä kaikki korreloivat positiivisesti nälkiintymisajan pituuden kanssa.

Wieser ym. (1992) osoittivat aineenvaihdunnan tason muutoksen ravinnonpuutteen aiheuttamassa stressitilassa. Heidän mukaansa särkikaloilla molemmat rutiini ja standardi aineenvaihduntanopeus voivat laskea 30–40 % kahden ravinnottoman päivän jälkeen verrattaessa ravintoa saaneisiin yksilöihin.

Jo aiemmin Wieser (1991) oli tutkinut standardiaineenvaihdunnan nopeutta ja ehdotti sille kolmea hypoteettista vastetta nälkiintymiseen (Kuva 4.)



Kuva 4. Hypoteettiset standardiaineenvaihdunnan nopeuden (SMR) kolme erilaista vastetta nälkiintymiseen. (a) Aineenvaihduntanopeus laskee nälkiintymisaikana kohti alinta mahdollista psykologisen tasapainon minimitasoa, (b) SMR:n lasku ei tapahdu välittömästi vaan viiveellä, (c) SMR aluksi nousee hyperaktiivisuudesta johtuen, ja laskee sitten viiveellä kohti vakaata tasoa (Wieser ym. 1991).

### 2.3.5. Ravinnonkäyttötehokkuus

Dobson & Holmes (1984) esittivät, että kalojen kompensatiokasvu voi johtua ravinnonkäyttötehokkuuden kasvusta. Useissa tutkimuksissa on kuitenkin todettu, että mahdollinen kompensatiokasvu johtuu lähes yksinomaan hyperfagiasta eikä niinkään kehittyneestä ravinnon käyttötehokkuudesta paastotuksen jälkeen (Miglav & Jobling 1989; Nikki ym. 2004).

## 2.4. Kompensaatiokasvun funktionaalinen merkitys

### 2.4.1. Koosta riippuva kuolleisuus

Kuolleisuus akvaattisessa ympäristössä on kääntäen verrannollinen yksilön kokoon (Sogard 1997). Yksi useista kuolleisuutta aiheuttavista tekijöistä kalapopulaatioissa on predaatio. Tavallisesti predaatio kohdistuu niin pieniin kuin isoihinkin yksilöihin. Litvak & Leggett (1992) toteavat, että vaikka suuret yksilöt tulevat helpommin pedon havaitsemiksi saalistustilanteessa, niin tavallisesti kuitenkin pienet yksilöt altistuvat isoja enemmän predaatiolle. Lisäksi kuolleisuuteen vaikuttaa eri vuodenaikojen asettamat haasteet. Etenkin talvi on monelle kalalajille vaikeata aikaa. Talvella veden lämpö laskee ja ravinnon hankinta vaikeutuu. Useassa tapauksessa eri kalalajit joutuvat selviämään yli talven ravintoreserviensä avulla. Myös talvehtimisen aiheuttama kuolleisuus on koosta riippuvaa. Tämä johtuu osittain siitä, että pienet yksilöt voivat varastoida suhteellisesti pienemmät ravintoreservit talven varalle kuin suuremmat lajitoverinsa (Schultz & Conover 1999).

### 2.4.2. Koosta riippuva ravinnonvalinta

Kalan ravinnon käyttö on suuresti riippuvainen kalan koosta. Kalan kasvaessa kasvava suun koko mahdollistaa suurempikokoisen ravinnon käytön (Wootton 1998). Ravinnon vaihtuminen esimerkiksi selkärangattomista pieniin kaloihin kiihdyttää huomattavasti yksilön kasvua. Kompensaatiokasvulla voi olla merkitystä yksilön pyrkimässä tiettyyn kokoon, jossa siirtyminen suurempiin ravintokohteisiin on mahdollista. Jos tämä edellä mainittu ravinnonvaihdos ei toteudu, tuloksena saattaa olla yksilön alempi ruumiinpaino lajitovereihinsa nähden jopa koko elinkaarensa ajan (Ali ym. 2003).

### 2.4.3. Koosta riippuvat yksilönkehitykseen liittyvät muutokset

Yksilön kehitykseen liittyy tiettyjä kriittisiä ylimenovaiheita, jotka saavuttaakseen ja läpikäydäkseen yksilön tulee saavuttaa tietty koko. Kompensaatiokasvu auttaa tämän koon saavuttamisessa, vaikka sitä edeltäisikin eri tekijöistä johtuvia kasvua hidastaneita jaksoja. Anadromisten lohikalajien poikasten tulee läpikäydä smolttiutumisen ennen kuin ne voivat siirtyä makeasta jokivedestä merivaellukselleen. Yksi tämän prosessin oleellisia edellytyksiä on riittävä koko. Lisäksi useissa tapauksissa tämän prosessin on tapahduttava hyvinkin pienellä aikavälillä (esimerkiksi talven jälkeen keväällä kun veden lämpötila nousee). Lundqvistin ym. (1994) mukaan lohien poikasten tulee saavuttaa tietty kriittinen minimikoko ennen mereen vaellusta, jotta niiden hengissä säilyminen meressä maksimoituisi. Mahdollinen yksilön kompensatiokasvukapasiteetti voi auttaa tuon kriittisen minimin saavuttamisessa riittävän varhaisella iällä (Nicieza & Metcalfe 1997).

### 2.4.4. Koosta riippuva lisääntymismenestys

Woottonin (1998) mukaan kalanaaraiden fekunditeetti on suoraan verrannollinen ruumiin kokoon. Täten pieni koko on epäedullista ajatellen fekunditeettia. Karlson ym. (1995) suorittivat kokeen ensimmäiselle kudulle valmistuville turskille (*Gadus morhua* L.).

Kaloja oli pidetty 9 viikkoa paastolla, jonka jälkeen ruokintavaiheessa ne eivät olleet täysin kompensoineet kasvuaan ennen kudun alkamista kontrolleihin verrattaessa. Kudussa paastolla olleilla pienemmällä turskanaarilla todettiin pienempi absoluuttinen fekunditeetti, mutta fekunditeetti suhteessa ruumiin painoon ei eronnut. Jobling ym. (1993) havaitsivat nieriäkokeessaan (kts. kappale 3.3), että erimittaisilla paastojaksoilla ei ollut vaikutusta sukukypsyyden kehittymiseen.

## 2.5. Kompensaatiokasvun kustannukset

Edellisessä kappaleessa kävi ilmi, että suuresta koosta on yksilölle tiettyjä etuja luonnon kilpailussa pienempien yksilöiden kanssa. Tämä huomioonottaen voisi päätellä, että yksilön olisi edullista kasvaa niin nopeasti kuin fysiologisesti on mahdollista. Kompensaatiokasvututkimuksissa on kuitenkin tehty havaintoja, jotka eivät tue tätä päätelmää. Kompensaatiotilanteessahan yksilö kuluttaa hetkellisesti ravintoa enemmän ja kasvaa nopeammin kuin kontrolliyksilö, joka on elänyt ihanteellisissa olosuhteissa maksimaalista kasvua ajatellen. Voidaankin olettaa, että maksimaalisella kasvunopeudella on omat kustannuksensa. Kompensaatiokasvu aiheuttaa ”trade-off” tilanteen nopean kasvunopeuden ja siitä koituvien hyötyjen ja haittojen suhteen (Arendt 1997).

### 2.5.1. Erilaisia esimerkkejä kustannuksista

On oletettu, että kalan kasvunopeuden kiihtyessä sen hapenkulutus kasvaisi. Tätä kautta happikonsentraation pienentyessä kuolleisuus saattaisi lisääntyä (Houlihan ym. 1993). Tutkimuksissa ei ole kuitenkaan todettu tätä oletusta tukevia väitteitä.

Hyperfagia, jota kompensaatiokasvuun tavallisesti liittyy, voi aiheuttaa käyttäytymiseen liittyvän kustannuksen. Lisääntynyt ravinnonhaku voi johtaa siihen, että yksilö altistuu herkemmin predaatiolle (Ali ym. 2003). Damsgård & Dill (1998) huomasivat kokeessaan, että hopealohen (*Onchorhynchus kisutch*) poikaset, joilla oli havaittu kompensaatiokasvua, olivat enemmän esillä ja siten alttiimpia potentiaaliselle saalistajalle kuin kontrollikalat.

Tutkimuksissa on todettu kompensaatioon liittyviä fysiologisia kehityshäiriöitä. Muun muassa luuston kehityksellä sekä suomuepiteen vahvuudella on havaittu suhde kasvunopeuteen (Arendt & Wilson 2000; Arendt ym. 2001)

Christiansen ym. (1992) havaitsivat nopeasti kasvavalla nieriällä esiintyvän joissain tapauksissa selviä vaurioita valkoisessa uintilihaksessa. Epätavallisen nopeasti kasvavalla (GH-transgeeninen) hopealohella todettiin trade-off tilanne kasvun ja uintikyvyn välillä (Farrell ym. 1997).

Paastolla olleilla Atlantin lohen (*Salmo salar*) poikasilla, jotka olivat kompensoineet kasvunsa syksyyn mennessä ennen talvea, havaittiin seuraavana keväänä pienempi kasvukerroin ja rasvareservit kontrolleihin verrattaessa (Morgan & Metcalfe 2001). Paastolla olleilla Atlantin lohen poikasilla havaittiin kompensaatiokasvuvaiheessa lajitovereihinsa kohdistuvan aggressiivisuuden tason nousua (Nicieza & Metcalfe 1997).

### 3. AINEISTO JA MENETELMÄT

#### 3.1. Kokeiden aineisto ja järjestelyt

Kompensaatiokasvututkimus tehtiin Jyväskylän yliopiston Konneveden tutkimusasemalla 11.7. – 26.8.2005. Kokeessa seurattiin siian kasvua kolmella eri ruokintarytmillä. Eri rytmit olivat: 0, ruokinta joka vrk, (kontrolli); 2+5, ruokinta 5 vrk+ 2 vrk paasto; 2+2, ruokinta 2 vrk+2 vrk paasto. Koekaloja kokeessa oli 99 kpl. Kalojen keskipaino oli kokeen alussa 51 g. Kymijoen kantaa olevat siiat olivat iältään 1+ ja ne oli kasvatettu Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitoksen Laukaan yksikössä. Kokeen alussa kalat jaettiin yhdeksään altaaseen niin, että jokaiseen koeltaaseen tuli yksitoista yksilöä. Koeltaat olivat pyöreitä lasikuitualtaita, joiden halkaisija oli 75 cm. Veden pinta säädettiin munkkiputkella niin, että kunkin altaan vesitilavuus oli noin 160 litraa. Kokeen aikana kasvatuslämpötila pyrittiin pitämään + 17 °C:ssa. Tämän mahdollisti lämpöpumppu, jolla tuloveden lämpötila säädettiin juuri sopivaksi koko kokeen ajan. Lämpötilaa tarkkailtiin päivittäin. Altaiden veden happipitoisuus pyrittiin pitämään yli 6mg/l. Vesitysjärjestelmän oman ilmastuksen lisäksi jokaisessa altaassa oli sähköinen akvaarioilmastin lisänä nostamassa happipitoisuutta. Happipitoisuus mitattiin altaista kerran viikossa YSI-happimittarilla (Model 55/12 FT, YSI Inc., Yellow Springs, Ohio, USA). Halli, jossa koe tehtiin, oli valaistu keinovalolla. Valot menivät päälle klo 03.50 ja pois klo 22.50 (valoajakso 19L:5D).

#### 3.2. Kokeen suoritus

Kokeen aikana mitattiin kalojen syömää rehumäärää ja painon sekä pituuden kasvua. Altaisiin lajittelun yhteydessä kaikki kalat punnittiin (0,1 g:n tarkkuus) ja mitattiin mittalaudalla niiden kokonaispituus kuonon kärjestä suppuun puristetun pyrstön kärkeen (1 mm:n tarkkuus). Näitä mittauksia varten kalat nukutettiin neilikkaöljyetanoliliuoksella (2ml liuosta 5 l vettä). Eri altaiden ruokintarytmit satunnaistettiin arpomalla. Ruokintarytmit altaittain olivat seuraavat: kontrolli;altaat 2, 9, 12; 2+5 altaat 3, 5 ja 10; 2+2 altaat 4, 6 ja 11.

Kalat ruokittiin kokeen aikana Raisio Royal plus 3,5 mm rehulla. Tuoteselosteen mukaiset ravintoarvot rehulla olivat: raakarasva 28 %, raakavalkuainen 43 %, hehkutusjäännös 7 %, raakakuitu 1 %, kosteus 5 %, fosfori 0,95 %, kokonaisenergia 24,4 MJ/kg. Ruokinta tapahtui ajastetuilla hihna-automaateilla kaksi kertaa päivässä (3 tuntia/kerta, ap. klo 9–12, ip. klo 19–22). Rehua annosteltiin hihnoille niin paljon, että kalat tulivat kylläisiksi ja rehua jäi aina yli ruokintakerran loputtua. Ylijäänyt rehu poistettiin altaan pohjalta lappoletkun avulla. Ylijääneet rehupelletit laskettiin, jonka jälkeen pystyttiin määrittämään ruokintamäärät g/allas/kerta. Yhden pelletin painona kokeen aikana käytetty 0,03 g oli laskettu kolmesta 200 pelletin otoksesta. Altaisiin oli asennettu munkkiputken ympärille muovinen sihti, jolla estettiin syömättä jääneiden pellettien mahdollinen huuhtoutuminen poistoveden mukana ennen niiden laskemista.

Koekalat punnittiin ja mitattiin kahden viikon välein kokeen aikana. Punnituspäivinä kaloja ei ruokittu aamupäivällä ennen nukutusta. Välipunnituksia tuli kokeessa yhteensä kaksi. Kokeen päätyttyä kaloja pidettiin paastolla 4 vrk:n ajan, jonka jälkeen kaikki kalat ruokittiin kylläisiksi. Viimeisen ruokinnan jälkeen kalat tapettiin terävällä napautuksella päähän. Tappamisen jälkeen jokainen kala pussitettiin yksitellen ja pakastettiin välittömästi. Pussiin merkattiin kyseisen kalan allasnumero, jotta se tunnistettiin myöhemmin.

### 3.3. Laboratoriomääritykset

Pakastetut näytteet analysoitiin kokeen päätyttyä Jyväskylän yliopiston bio- ja ympäristötieteiden laitoksen kalalaboratoriossa. Aluksi kalojen painot punnittiin ja pituus mitattiin samoin menetelmin kuin kokeen aikanakin. Nämä mittaukset toimivat aineistossa kokeen loppupainoina ja -pituuksina. Tämän jälkeen kalat avattiin ja niiltä poistettiin mahalaukku ja maksa. Maksat punnittiin kosteana (0,01 g tarkkuus). Mahalaukut tyhjennettiin ja huuhdeltiin huolellisesti. Mahan sisältämä rehun tuorepaino punnittiin (0,01 g tarkkuus). Märkä rehu kuivattiin lämpökaapissa ~2 vrk 70 °C:een lämpötilassa, jonka jälkeen punnittiin rehun kuivapaino (0,01 g tarkkuus). Tyhjennetty maha punnittiin kosteana (0,01 g tarkkuus). Punnituksen jälkeen mahan tilavuus määritettiin Joblingin ym. (1977) menetelmällä: Mahalaukku suljettiin langalla mahaportin kohdalta ja kiinnitettiin toisella langalla nielun kohdalta kyvetin kärkeen, jossa oli 50 cm:n (=50 ml) vesipatsas. Byretin hana aukkaistiin ja siihen lisättiin vettä niin kauan, että vesipatsas saatiin pysymään 50 cm korkuisena. Näin kaikkiin mahoihin saatiin vakioiduksi sama vedenpaine, jolla sitä venytettiin. Byrettiin lisätty vesimäärä oli mahan tilavuus, joka kirjattiin ylös 0,1 ml:n tarkkuudella.

### 3.4. Muuttujat ja tilastolliset testit

Eri muuttujia laskettaessa käytettiin aina kunkin altaan yksilöiden keskiarvoja. Tämä johtui siitä, että erityisiä yksilömerkintöjä ei käytetty. Kasvun muuttujista (pituus ja paino) laskettiin käsittelyryhmille kuntokerroin ja kasvukerroinprosentti SGR (specific growth rate). Muita huomioon otettuja muuttujia olivat mahan tilavuus ja sisältö (tuorepaino ja kuivapaino) sekä maksan paino. Morfologisista muuttujista laskettiin yksilön painon huomioonottavat prosenttimuuttujat, koska kalan koolla näytti olevan vaikutusta mitattuihin muuttujiin. Rehun kulutuksesta laskettiin muun muassa rehukerroin. Kasvun ja rehunkulutuksen perusteella laskettiin yksilön kompensaation voimakkuutta kuvaava kompensaatiokerroin. Tilastolliset analyysit eri muuttujille tehtiin SPSS for Windows tilasto-ohjelmalla (SPSS v 12.0).

Testeissä testattiin ensin ruokintarytmin vaikutusta eri käsittelyjen koeyskilöihin koko kokeen aikana (alku-loppu). Lisäksi testattiin eri punnituskertojen väliin jäävien kahden viikon ajanjaksojen aikaisia vaikutuksia erikseen. Kasvun muuttujat (pituus, paino ja kuntokerroin), joita oli mitattu kahden viikon välein koko kokeen ajan, testattiin toistomittausten varianssianalyysillä (RMANOVA). Kaikki muut muuttujat testattiin yksisuuntaisella varianssianalyysillä (ANOVA). Jos käsittelyllä havaittiin tilastollista vaikutusta kyseiseen muuttujaan, jälkitarkasteluun käytettiin Tukey HSD-testiä. Joissakin muuttujissa testiä häiritsi heteroskedastisuus (mm. mahan tilavuus, mahan sisältö kp., maksan paino). Tämän ongelman poistamiseksi kyseisten muuttujien kohdalla jouduttiin käyttämään log-muunnosta. Maha- ja maksa-aineistosta testattiin lisäksi lineaarisella regressioanalyysillä erilaisia mahdollisia riippuvuuksia. Kaikki tuloksissa mainitut hajonnat ovat keskihajontoja.

Kokeen aikana kuoli yhteensä 11 kalaa (kontrolli: 4 kpl, 2+5: 6 kpl, 2+2: 1 kpl). Kuolleista kaloista kaikki kuoli, joko välipunnitusten aikana nukutuksen yhteydessä tai hyvin pian (~1 vrk) punnituskerran jälkeen. Näiden jälkeenpäin kuolleiden ei oletettu syöneen enää kyseisen punnituskerran jälkeen, mikä otettiin huomioon laskuissa.

Kaavat:

Kalaparven syömä rehumäärä (g) laskettiin kaavalla:

$$\text{Rekul.} = \text{Re1} - \text{Re2} - \text{Re3} * x$$

missä

Rekul. = ruokintakerralla syöty rehumäärä grammoina

Re1 = hihnalle annosteltu rehu grammoina

Re2 = ruokintakerran loputtua hihnalle jäänyt rehu grammoina

Re3 = yhden rehupelletin paino grammoina

x = altaan pohjalta kerättyjen rehupellettien kappalemäärä

Eri altaiden kalaparvien keskipainosta laskettiin kasvukerroinprosentti (Specific Growth Rate SGR, % vrk<sup>-1</sup>) kaavalla:

$$\text{SGR} = 100 * (\ln m_2 - \ln m_1) * t^{-1}$$

missä

m1 = parven keskipaino grammoina jakson alussa

m2 = parven keskipaino grammoina jakson lopussa

t = aika vuorokausissa

Eri altaiden kalaparvien keskipainosta ja keskipituudesta laskettiin Fultonin kuntokerroin kaavalla:

$$\text{Kuntokerroin} = 100 * m * L^{-3}$$

missä

m = parven keskipaino grammoina jakson lopussa

L = parven keskipituus senttimetreissä jakson lopussa

Rehukerroin (R) laskettiin kaavalla:

$$R = \text{Re}_{\text{tot}} * (m_{\text{parvi2}} - m_{\text{parvi1}})^{-1}$$

missä

Re<sub>tot</sub> = kokonaisrehunkulutus kyseisenä aikana

Yksilön kompensatiokerroin laskettiin kahdella eri tavalla seuraavilla kaavoilla:

$$\text{Kompensatiokerroin} = \text{havaittu kasvu} * \text{teoreettinen kasvu}^{-1}$$

missä

havaittu kasvu = yksilön kasvu ruokintavrk<sup>-1</sup> punnitushetkellä

teoreettinen kasvu = yksilölle kontrollin kasvusta ruokintapäivien lukumäärän perusteella ennustettu kasvu ruokintavrk<sup>-1</sup> punnitushetkellä



Kompensaatiokerroin = havaittu rehunkulutus \* teoreettinen rehunkulutus<sup>-1</sup>

missä

havaittu rehunkulutus = yksilön rehunkulutus ruokintavr<sup>-1</sup> punnitushetkellä

teoreettinen rehunkulutus = yksilölle kontrollin rehunkulutuksesta ruokintapäivien lukumäärän perusteella ennustettu rehunkulutus ruokintavr<sup>-1</sup> punnitushetkellä

Morfologisille muuttujille käytettyjä kaavoja:

Mahan painoprosentti laskettiin kaavalla:

$$\text{mah.m} * \text{kal.m}^{-1} * 100$$

missä

mah.m = kyseisen yksilön mahan paino grammoina

kal.m = kyseisen yksilön paino grammoina

Mahan tilavuusprosentti laskettiin kaavalla:

$$\text{mah.til.} * \text{kal.m}^{-1} * 100$$

missä

mah.til. = kyseisen yksilön mahan tilavuus millilitroissa

kal.m = kyseisen yksilön paino grammoina

Mahan sisältöprosentti laskettiin kaavalla:

$$\text{mah.sis.} * \text{kal.m}^{-1} * 100$$

missä

mah.sis. = kyseisen yksilön mahan sisältö tuore tai kuivapainona grammoina

kal.m = kyseisen yksilön paino grammoina

Mahan täyteisyysprosentti laskettiin kaavalla:

$$\text{mah.sis.} * \text{mah.til}^{-1} * 100$$

missä

mah.sis. = kyseisen yksilön mahan sisältö grammoina (tuorepaino)

mah.til. = kyseisen yksilön mahan tilavuus millilitroina

Hepatosomaattinen indeksi (HSI) laskettiin kaavalla:

$$\text{HSI} = 100 * (\text{maksan m} * \text{kalan m}^{-1})$$

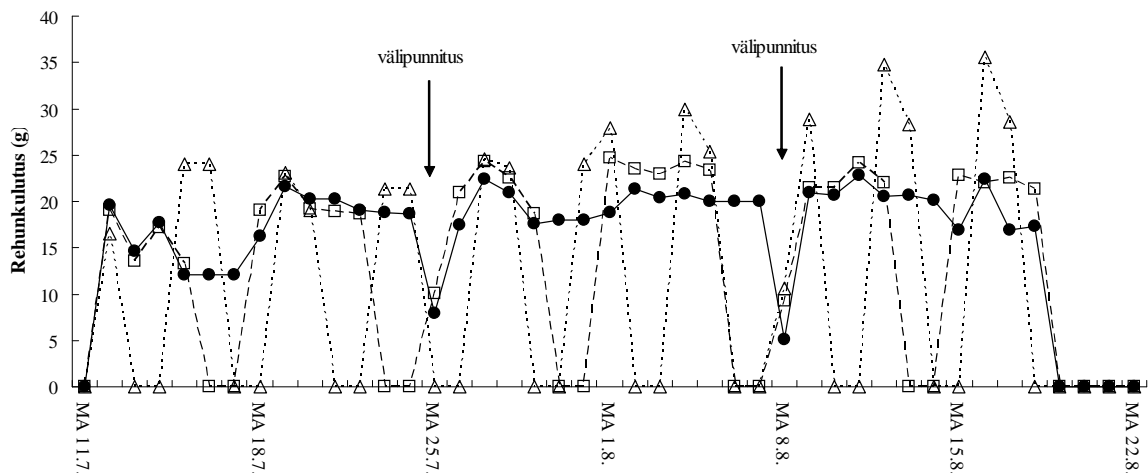
Variaatiokerroin (CV%) laskettiin kaavalla:

$$\text{CV\%} = 100 * (\text{sd. ka.}^{-1})$$

## 4. TULOKSET

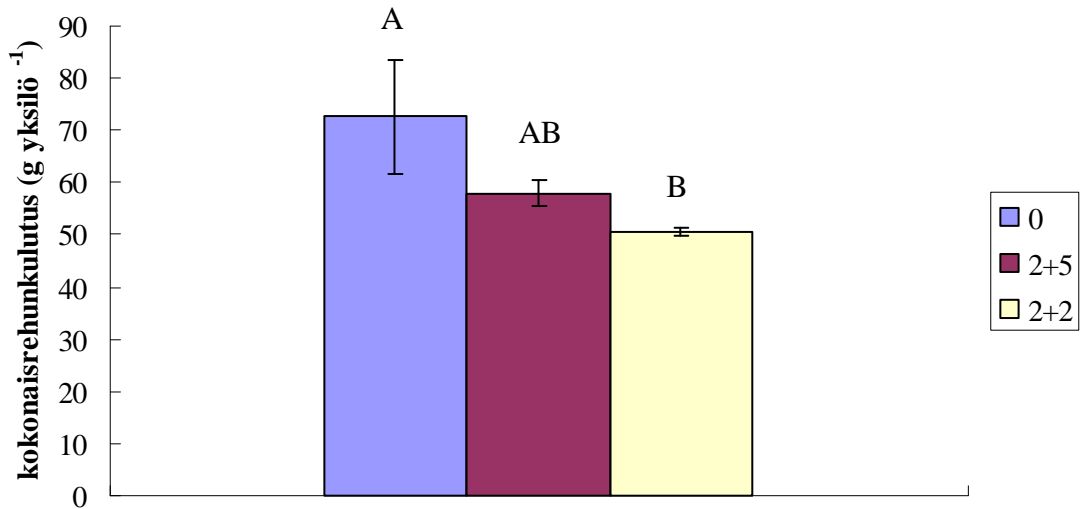
### 4.1. Ravinnon kulutus

Kokeen aikana ryhmien ruokintapäivien lukumäärä erosi paastopäivien vuoksi seuraavasti: kontrolli: 41 päivää, 2+5: 29 päivää, 2+2: 21 päivää. Prosentuaalisesti laskettuna ryhmällä 2+5 oli kokeen aikana 29,3 % vähemmän ruokintapäiviä kuin kontrolliryhmällä. Ryhmällä 2+2 vastaava luku oli 48,8 % kontrolliin ja 27,6 % 2+5:een verrattuna. Kokonaisrehunkulutuskäyrissä havaittiin jonkin asteista nousua kaikilla koeryhmillä kokeen edetessä ja yksilön koon noustessa (Kuva 1). Välipunnituksissa kuolleiden yksilöiden määrä alkoi näkyä kokeen kahdella viimeisellä viikolla kokonaisrehunkulutuksen laskuna kontrolliryhmällä ja ryhmällä 2+5.



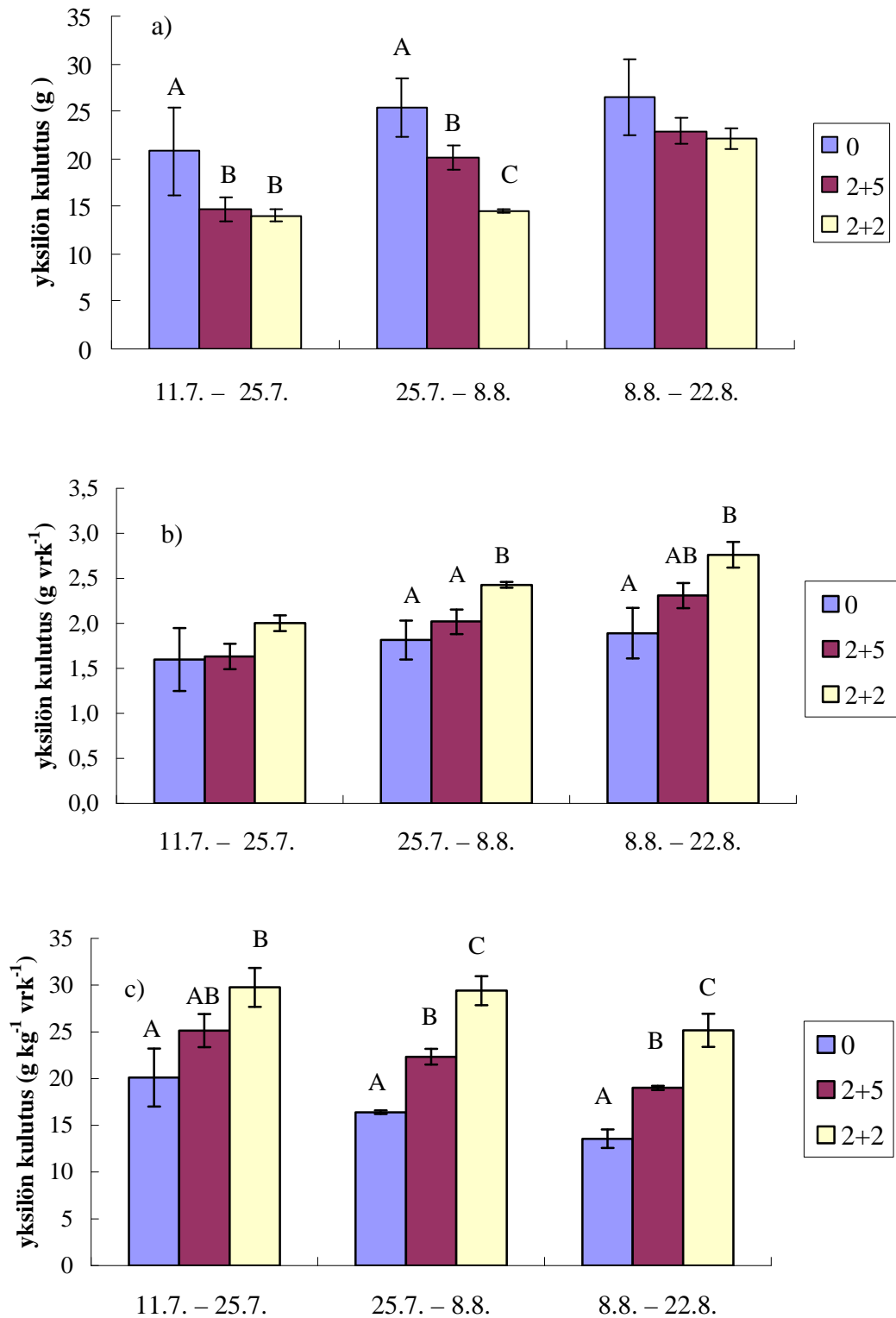
Kuva 1. Eri ruokintarytmeillä olleiden siikojen (pallo = 0, neliö = 2+5, kolmio = 2+2) vuorokautinen rehunkulutus kokeen aikana. Arvot ovat rinnakkaisten altaiden kulutuksen keskiarvo (n=3).

Eri ruokintarytmeillä havaittiin olevan vaikutusta ryhmien kokeenaikaiseen kokonaisrehunkulutukseen (ANOVA,  $F = 11,865$ ,  $df = 2$ ,  $p = 0,008$ ). Absoluuttisesti suurin kulutus oli kontrolliryhmällä ( $72,7 \pm 10,9$  g yksilö<sup>-1</sup>, Kuva 2). Toiseksi eniten rehua kulutti ryhmä 2+5 ( $58,0 \pm 2,6$  g yksilö<sup>-1</sup>). Kontrollin suuri keskihajonta aiheutti kuitenkin sen, että tilastollisesti merkitsevää eroa ei näiden kahden ryhmän välillä ollut (Tukey HSD,  $p = 0,055$ ). Sen sijaan kontrollin kulutus erosi ryhmän 2+2 kulutuksesta ( $50,7 \pm 0,8$  g yksilö<sup>-1</sup>) merkitsevästi (Tukey HSD,  $p = 0,007$ ). Ryhmien 2+2 ja 2+5 kokeenaikaiset kokonaiskulutukset eivät eronneet merkitsevästi toisistaan (Tukey HSD,  $p = 0,236$ ).



Kuva 2. Käsittelyryhmien yksilöiden kokonaisrehunkulutus kokeen aikana. Arvot ovat rinnakkaisten altaiden kulutuksen keskiarvo  $\pm$  sd ( $n = 3$ ). Eri kirjaimella merkityt arvot eroavat tilastollisesti toisistaan  $<0,05$  tasolla (Tukey HSD Post-Hoc testi).

Kokeen ensimmäisen kahden viikon aikana kontrollikalojen kuluttama rehumäärä oli yksilölle laskettuna keskiarvona absoluuttisesti suurin ( $20,8 \pm 4,6$  g yksilö<sup>-1</sup>, Kuva 3a). Ryhmien 2+5 ja 2+2 kuluttamat rehumäärät olivat kyseisenä ajanjaksona keskenään samansuuruiset (2+5:  $14,7 \pm 1,3$  g vs. 2+2:  $14,0 \pm 0,6$  g, Tukey HSD,  $p = 0,952$ ). Kolmannen ja neljännen viikon aikana ryhmien erot muuttuivat selvemmiksi (ANOVA,  $F = 24,25$ ,  $df = 2$ ,  $p = 0,01$ ). Kontrolli söi edelleen enemmän ( $25,4 \pm 3,0$  g) rehua kuin ryhmä 2+5 ( $20,2 \pm 1,3$  g, Tukey HSD,  $p = 0,036$ ) ja ryhmä 2+2 ( $14,6 \pm 0,2$  g, Tukey HSD,  $p = 0,001$ ). Nyt myös ryhmien 2+5 ja 2+2 rehumäärät erosivat merkitsevästi toisistaan (Tukey HSD,  $p = 0,026$ ). Kokeen kahdella viimeisellä viikolla ryhmä 2+2 kulutus oli noussut selvästi ja se saavutti 2+5 ruokailumäärät kyseisellä ajanjaksolla (2+5:  $22,9 \pm 1,4$  g vs. 2+2:  $22,1 \pm 1,1$  g, Tukey HSD,  $p = 0,875$ ). Kokeen kahden viimeisen viikon eri ryhmien rehunkulutukset eivät eronneet tilastollisesti toisistaan (ANOVA,  $F = 2,531$ ,  $df = 2$ ,  $p = 0,16$ ).



Kuva 3. Käsittelyryhmien rehunkulutus eri ajanjaksoilla (a) yksilön kokonaisrehunkulutus, (b) yksilön kokonaisrehunkulutus ruokintavuorokausi<sup>-1</sup> ja (c) yksilön kokonaisrehunkulutus kalakg<sup>-1</sup> ruokintavuorokausi<sup>-1</sup>. Arvot ovat rinnakkaisten altaiden yksilöiden kulutuksen keskiarvo ± sd (n = 3). Eri kirjaimella merkityt arvot eroavat tilastollisesti toisistaan <0,05 tasolla (Tukey HSD Post-Hoc testi).

Kun tarkastellaan yksilön kokonaisrehunkulutusta eri ajanjaksoilla ruokintavuorokautta kohden, kokeen kahdella ensimmäisellä viikolla ei havaittu käsittelyn aiheuttavan merkitsevää eroa eri ryhmien rehunkulutusmääriin (ANOVA,  $F = 3,128$ ,  $df = 2$ ,  $p = 0,117$ , Kuva 3b). Kolmannen ja neljännen viikon aikana kontrollin ( $1,8 \pm 0,2$  g) ja ryhmän 2+5 ( $2,0 \pm 0,1$  g) rehunkulutus ei eronnut toisistaan, mutta ryhmän 2+2 kulutus ( $2,4 \pm 0,1$  g) oli molempien edellä mainittujen kulutusta merkitsevästi suurempi (2+2 vs. 0, Tukey HSD,  $p = 0,006$ ; 2+2 vs. 2+5,  $p = 0,028$ ). Kokeen kahdella viimeisellä viikolla kontrollin kulutus ( $1,9 \pm 0,3$  g) ei myöskään eronnut ryhmän 2+5 kulutuksesta ( $2,3 \pm 0,2$  g), mutta ero ryhmään 2+2 ( $2,8 \pm 0,2$  g) oli edelleen merkitsevä (Tukey HSD,  $p = 0,004$ ). Merkille pantavaa oli se, että tällä ajanjaksolla ryhmien 2+5 ja 2+2 kulutukset eivät eronneet enää tilastollisesti toisistaan.

Tarkasteltaessa yksilön kokonaisrehunkulutusta eri ajanjaksoilla suhteessa yksilön painoon, ryhmien välinen ero ravinnonkulutuksessa näkyi selvimmin (Kuva 3c). Jo kokeen kahden ensimmäisen viikon jälkeen kontrollin ( $20,1 \pm 3,1$  g  $kg^{-1}$  vrk<sup>-1</sup>) ja ryhmän 2+2 ( $29,8 \pm 2,1$  g  $kg^{-1}$  vrk<sup>-1</sup>) kulutusten ero oli selvä (Tukey HSD,  $p = 0,006$ ). Ryhmän 2+5 kulutus ( $25,1 \pm 1,8$  g  $kg^{-1}$  vrk<sup>-1</sup>) ei tässä vaiheessa eronnut kontrollista eikä ryhmästä 2+2. Kokeen kolmannen ja neljännen viikon jälkeen molempien käsittelyryhmien suhteutettu rehunkulutus oli noussut selvästi suuremmaksi kuin kontrollilla. Tilanne jatkui samanlaisena kokeen loppuun saakka. Kuvasta voidaan nähdä myös, että painoon suhteutettu kulutus laski kaikilla ryhmillä tasaisesti kokeen loppua kohden yksilön koon kasvaessa.

## 4.2. Kasvu

### 4.2.1. Paino, pituus ja kuntokerroin

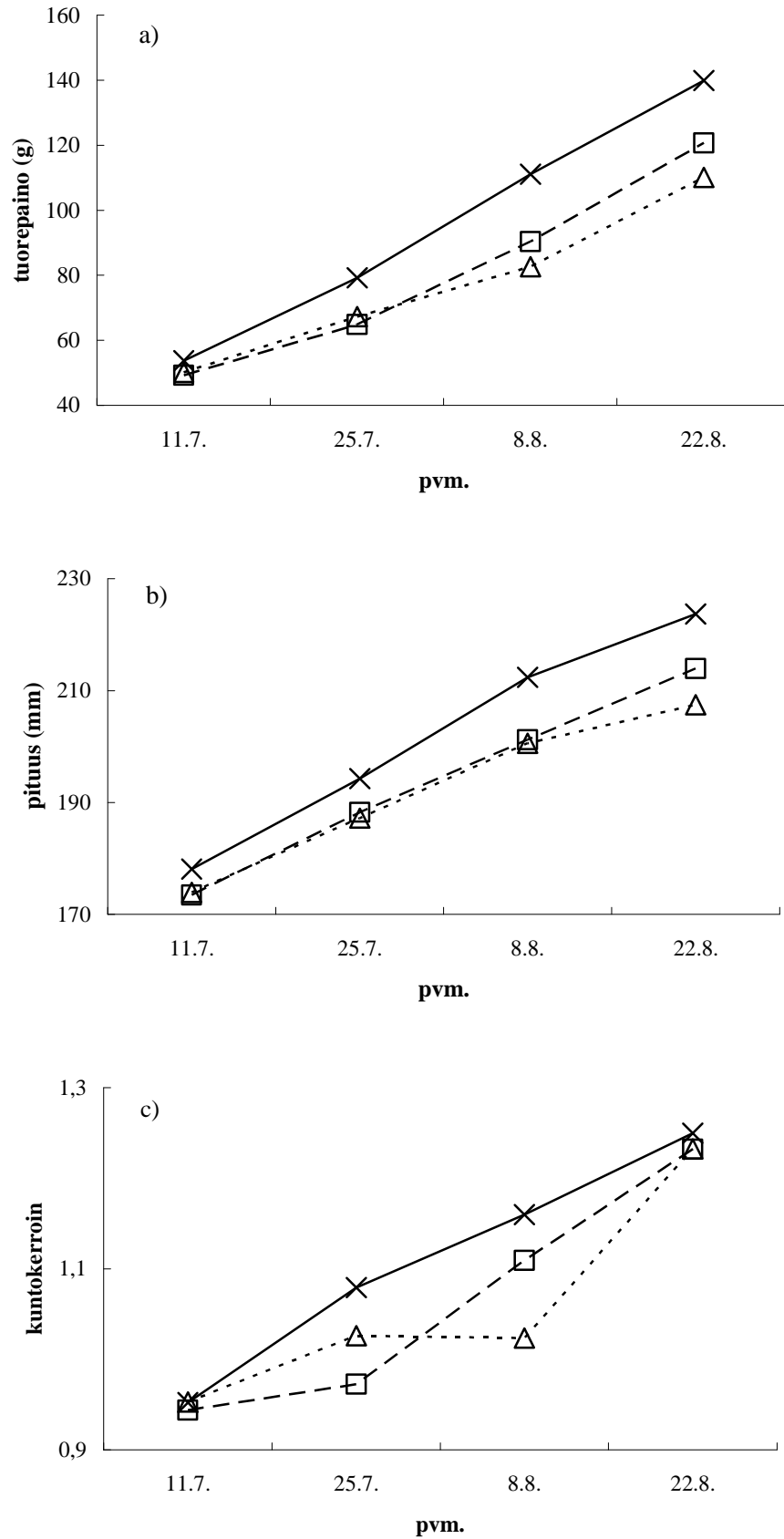
Koekalojen alkupainoissa (ANOVA,  $F = 1,618$ ,  $df = 2$ ,  $p = 0,274$ ) ja alkupituuksissa (ANOVA,  $F = 1,341$ ,  $df = 2$ ,  $p = 0,33$ ) ei havaittu tilastollista eroa eri käsittelyaltaissa. Kokeen päätyttyä kalojen painoissa oli havaittavissa selvä käsittelyvaikutus (RMANOVA,  $F = 7,562$ ,  $df = 2$ ,  $p = 0,023$ , Taulukko 1, Kuva 4a). Kontrolliryhmän yksilöiden keskipainot eivät eronneet tilastollisesti käsittelyryhmän 2+5 painoista (Tukey HSD,  $p = 0,062$ ), mutta käsittelyryhmän 2+2 keskipainoihin verrattaessa ero oli merkitsevä (Tukey HSD  $p = 0,024$ ). Käsittelyryhmien 2+5 ja 2+2 keskipainot eivät eronneet tilastollisesti toisistaan (Tukey HSD,  $p = 0,712$ , Taulukko 1, Kuva 4a).

Ruokintarytmillä ei havaittu olleen vaikutusta tilastollisesti merkitsevästi eri ryhmien yksilöiden loppupituuksiin (RMANOVA,  $F = 2,989$ ,  $df = 2$ ,  $p = 0,126$  Taulukko 1, Kuva 4b).

Kuntokerroin kokeen alussa ei eronnut eri ryhmien välillä (ANOVA,  $F = 0,057$ ,  $df = 2$ ,  $p = 0,945$ , Taulukko 1). Ruokintarytmillä ei havaittu olleen tilastollista vaikutusta eri ryhmien kuntokertoimeen. Tosin kuntokertoimessa havaittiin ryhmällä 2+2 kokeen toisen ja kolmannen punnituksen välillä notkahdus (Kuva 4c). Tämä notkahdus korjaantui kuitenkin kokeen loppuun tultaessa ja kuntokertoimet olivat nousseet kaikilla ryhmillä samalle tasolle. Kokeen lopussa eri ryhmien kuntokertoimien välillä ei ollut tilastollista eroa (Taulukko 1).

Taulukko 1. Siikojen painot, pituudet ja kuntokerroimet kokeen alussa ja lopussa sekä mitattujen arvojen keskihajonnat ja variaatiokertoimet. Arvot ovat rinnakkaisten allaskeskiarvojen keskiarvoja (n = 3). Eri kirjaimella merkityt arvot eroavat tilastollisesti toisistaan <0,05 tasolla (Tukey HSD Post-Hoc testi).

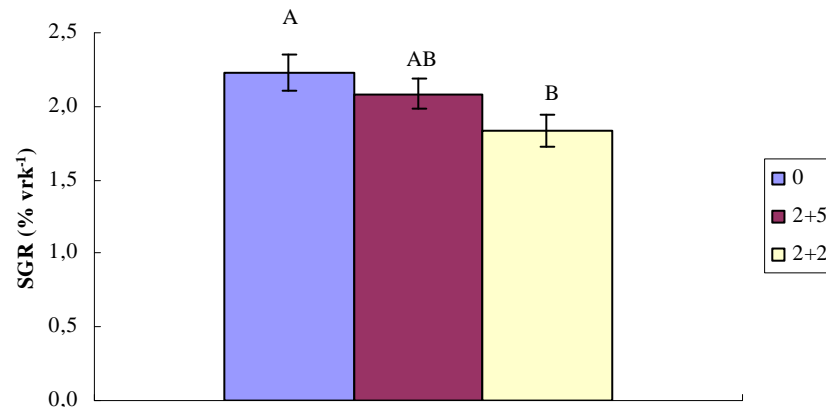
	Kontrolli = 0	2+5	2+2
Paino ± sd (g)			
Alussa	53,9 ± 3,1	49,2 ± 1,1	50,2 ± 4,8
CV%	30,0	24,5	25,3
Lopussa	139,1 ± 13,6 A	121,5 ± 6,0 AB	109,9 ± 5,6 B
CV%	25,3	23,6	21,7
Pituus ± sd (mm)			
Alussa	178,0 ± 3,6	173,4 ± 0,8	174,0 ± 5,2
CV%	8,8	7,0	7,8
Lopussa	222,8 ± 7,9	214,0 ± 0,4	207,3 ± 6,7
CV%	7,3	6,4	7,2
Kuntokerroin ± sd			
Alussa	0,96 ± 0,1	0,94 ± 0,1	0,95 ± 0,1
CV%	10,5	7,4	7,4
Lopussa	1,26 ± 0,1	1,24 ± 0,1	1,23 ± 0,1
CV%	8,0	8,9	8,1



Kuva 4. Eri ruokintarytmeillä olleiden siikojen (ruksi= 0, neliö=2+5, kolmio=2+2) (a) tuorepainot, (b) pituudet ja (c) kuntokerroimet eri punnituskertoilla. Arvot ovat rinnakkaisten allaskeskiarvojen keskiarvoja (n = 3). Keskihajonnat on jätetty pois selvyiden vuoksi.

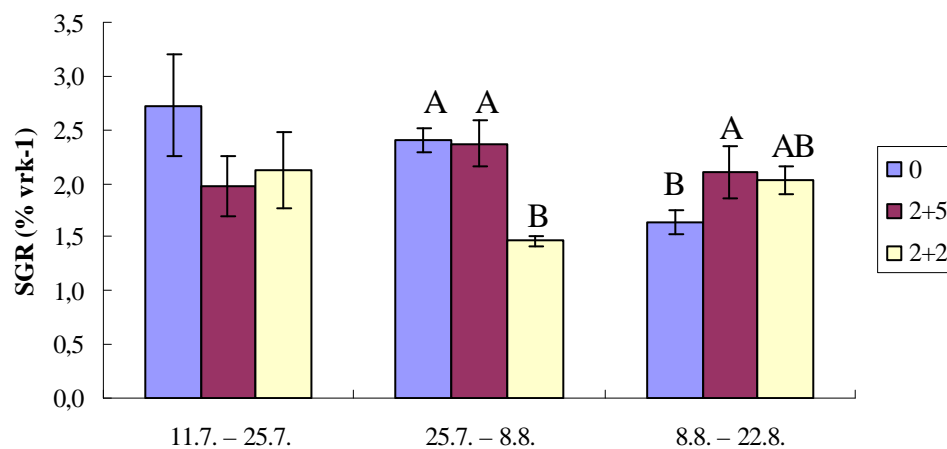
#### 4.2.2. Kasvukerroinprosentti SGR

Ruokintarytimillä havaittiin olevan tilastollisesti merkitsevä vaikutus kasvukerroinprosenttiin eri käsittelyryhmissä kokeen aikana (ANOVA,  $F = 9,202$ ,  $df = 2$ ,  $p = 0,015$ ). Keskimäärin suurin kokeen aikainen SGR oli kontrolliryhmällä (2,22), joka ei kuitenkaan eronnut tilastollisesti ryhmän 2+5 SGR:stä (2,09). Ryhmän 2+2 SGR (1,83) oli vertailussa merkitsevästi pienempi kuin kontrollin SGR, mutta ei eronnut ryhmän 2+5 SGR:stä (Kuva 5).



Kuva 5. Kokeen päätyttyä siioille laskettu kasvukerroinprosentti (SGR). Arvot ovat rinnakkaisten allaskeskiarvojen keskiarvoja  $\pm$  sd ( $n = 3$ ). Eri kirjaimella merkityt arvot eroavat tilastollisesti toisistaan  $<0,05$  tasolla (Tukey HSD Post-Hoc testi).

Kun tarkasteltiin eri punnituskertojen välistä kasvukerroinprosenttia, voitiin havaita sen olleen kahden ensimmäisen koeviikon jälkeen tilastollisesti sama kaikilla koeryhmillä (ANOVA,  $F = 3,35$ ,  $df = 2$ ,  $p = 0,105$ , Kuva 6). Kontrollikalojen SGR laski tasaisesti kohti kokeen loppua, kun taas käsittelyryhmillä SGR:n vaihtelu oli suurempaa. Ajanjaksolla 25.7. – 8.8. kontrollin ja ryhmän 2+5 SGR ei poikennut tilastollisesti toisistaan. Ryhmän 2+2 SGR erosi samaan aikaan merkitsevästi molemmista (Tukey HSD,  $p = 0,001$ ). Kokeen kahden viimeisen viikon SGR oli ryhmällä 2+5 suurempi kuin kontrollin, mutta ei eronnut ryhmän 2+2 vastaavasta (2+5 vs. kontrolli Tukey HSD,  $p = 0,035$ , 2+5 vs. 2+2  $p = 0,874$ ).

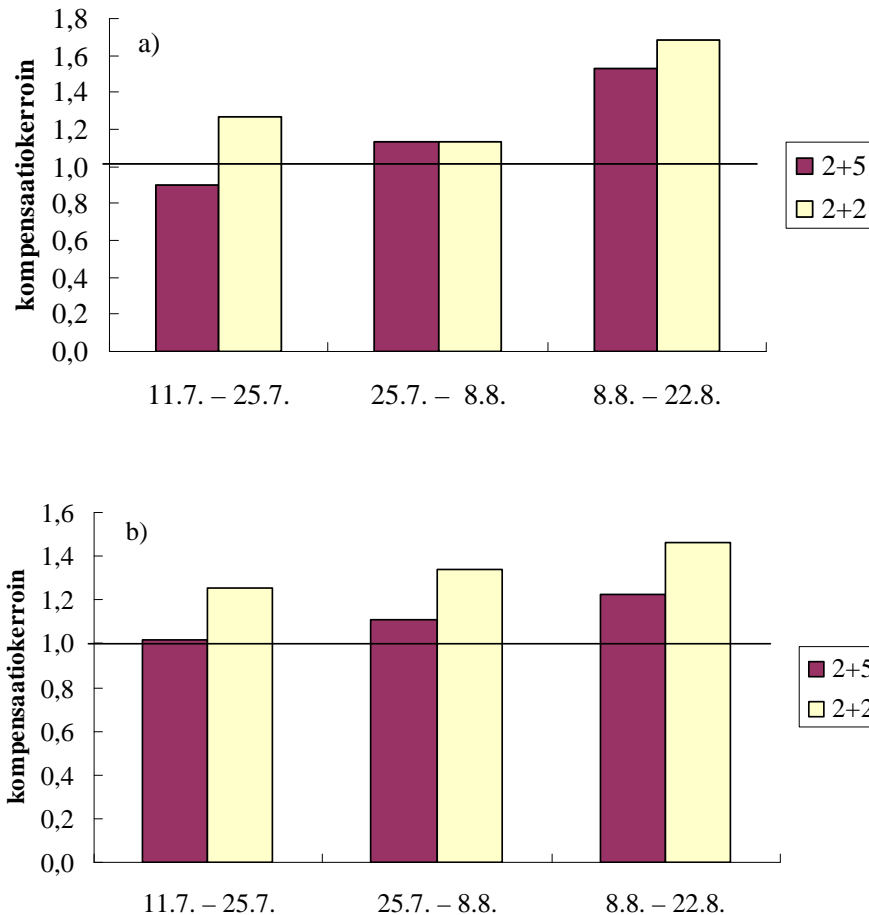


Kuva 6. Eri punnitusten välinen kasvukerroinprosentti (SGR) käsittelyryhmillä kokeen aikana. Arvot ovat rinnakkaisten allaskeskiarvojen keskiarvoja  $\pm$  sd ( $n = 3$ ). Eri kirjaimella merkityt arvot eroavat tilastollisesti toisistaan  $<0,05$  tasolla (Tukey HSD Post-Hoc testi).



#### 4.2.3. Kompensaatiokasvun voimakkuus

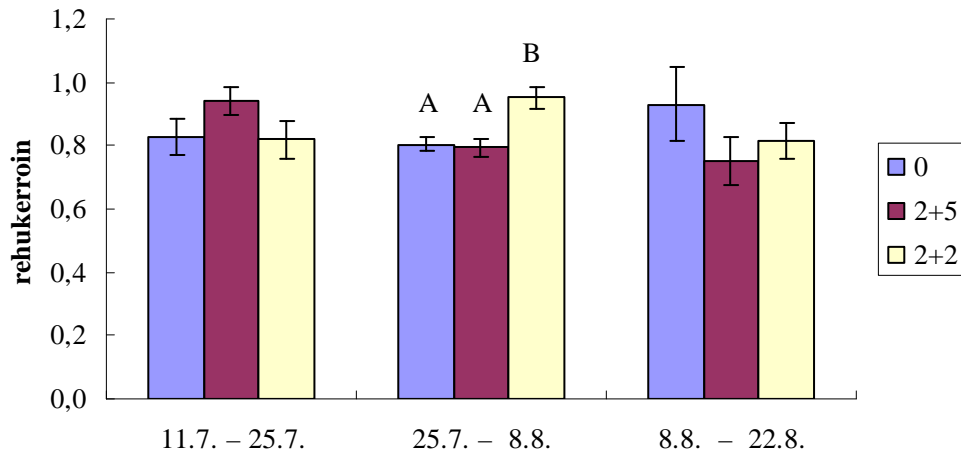
Kompensaatiokasvun voimakkuutta kuvaavan kompensaatiokertoimen arvojen perusteella ryhmällä 2+5 alkoi näkyä kompensaatiota kokeen kahden ensimmäisen viikon jälkeen (Kuva 7a ja b). Ryhmä 2+2 sen sijaan kompensoi kasvuaan ja ravinnon kulutustaan jo kahden ensimmäisen koeviikon aikana. Molempien ryhmien kompensaation voimakkuus voimistui kokeen loppua kohden.



Kuva 7. Eri punnitusten välillä lasketut kompensaatiokertoimet suhteessa kontrolliin. (a) yksilön havaitun kasvun ruokintavrk<sup>-1</sup> ja ennustetun teoreettisen kasvun ruokintavrk<sup>-1</sup> perusteella lasketut kertoimet (b) yksilön havaitun rehunkulutuksen ruokintavrk<sup>-1</sup> ja ennustetun teoreettisen rehunkulutuksen ruokintavrk<sup>-1</sup> perusteella lasketut kertoimet. Arvot ovat rinnakkaisten allaskeskiarvojen keskiarvoja (n = 3). Jos arvo = 1, ei kompensaatiota; arvo >1, kompensaatiota esiintyy.

#### 4.3. Rehukerroin

Ruokintarytmillä ei ollut tilastollista vaikutusta eri käsittelyryhmien kokeen aikaiseen rehukertoimeen (0: 0,86 ± 0,07; 2+5: 0,82 ± 0,10; 2+2: 0,86 ± 0,08). Tarkasteltaessa eri ajanjaksojen rehukertoimia havaittiin vaihtelua (arvot vaihtelivat välillä 0,75 – 0,95), mutta ainoa tilastollinen ero oli kolmannen ja neljännen viikon jälkeinen havainto, jossa ryhmän 2+2 rehukerroin 0,95 oli tilastollisesti suurempi kuin kontrolliryhmän 0,80 (Tukey HSD, p = 0,002) ja ryhmän 2+5 0,79 (p = 0,001, Kuva 8).

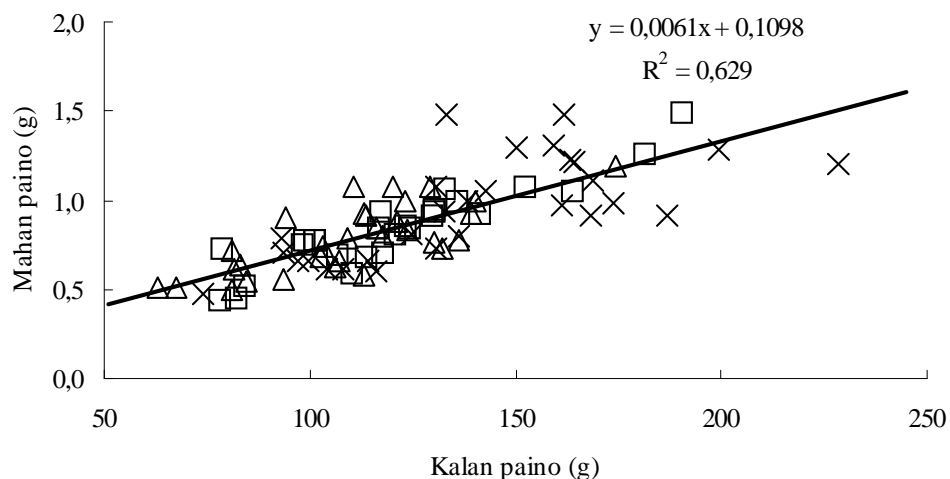


Kuva 8. Eri punnitusten välinen rehukerroin käsittelyryhmillä kokeen aikana. Arvot ovat rinnakkaisten allaskeskiarvojen keskiarvoja  $\pm$  sd (n = 3). Eri kirjaimella merkityt arvot eroavat tilastollisesti toisistaan  $<0,05$  tasolla (Tukey HSD Post-Hoc testi).

#### 4.4. Morfologiset mittaukset

##### 4.4.1. Mahat

Keskiarvolla mitaten painoltaan suurimmat mahat kokeen loputtua oli kontrolliryhmän yksilöillä. Tilastollista eroa ei ollut ryhmän 2+5 mahojen painoihin, mutta ryhmän 2+2 keskiarvosta ne erosivat merkitsevästi (Tukey HSD,  $p = 0,024$ ). Kontrollin suurimmat mahat selittää osin se, että kontrolliryhmän yksilöiden keskipaino oli kokeen suurin ja mahan painolla havaittiin positiivinen korrelaatio koon suhteen ( $R^2 = 0,629$ , ANOVA  $p < 0,001$ , Kuva 9). Kun mahojen painot suhteutettiin kyseessä olevien yksilöiden painoon (mahan paino%), eri ryhmät erosivat tilastollisesti kaikki toisistaan. Suurin mahan painoprosentti oli ryhmällä 2+2 ja pienin kontrollilla (Taulukko 2).



Kuva 9. Eri ruokintarytmeillä (ruksi= 0, neliö=2+5, kolmio=2+2) olleiden siikojen painon ja mahan painon välinen suhde kuuden viikon koejakson lopussa. Jokainen merkki on yksi kalayksilö.

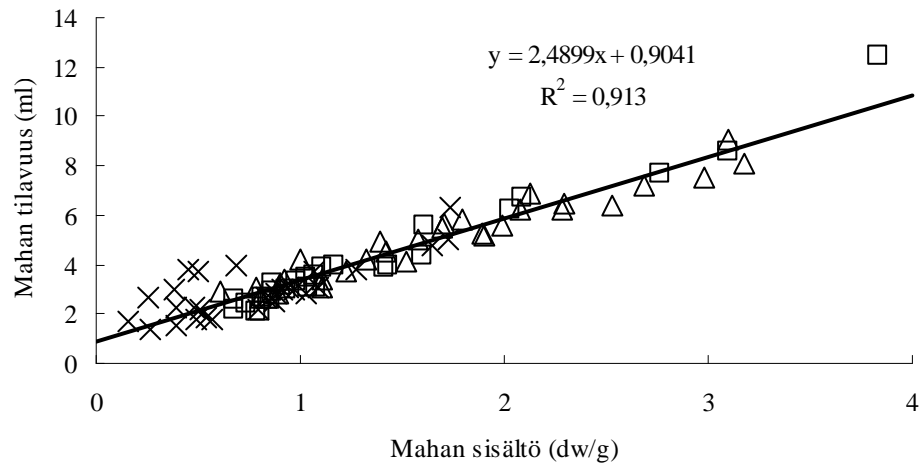
Mahojen tilavuuksia tarkasteltaessa havaittiin selvä ruokintarytmin vaikutus koeryhmiin (ANOVA,  $F = 14,507$ ,  $df = 2$ ,  $p < 0,001$ ). Suurimmat mahan tilavuudet mitattiin ryhmällä 2+2. Kontrolliryhmän mahan tilavuudet olivat selvästi pienimmät, mutta ryhmän 2+5 mahan tilavuudet eivät eronneet tilastollisessa vertailussa 2+2:n mahojen tilavuuksista. Kun vertailuarvoiksi otettiin yksilön painot huomioon ottava arvo (mahantilavuus%), saatiin merkitsevä ero kaikkien ryhmien välillä (Taulukko 2).

Mahan täyteisyysprosenttia verrattaessa havaittiin, että kontrollikalat söivät suhteessa mahan tilavuuteen merkitsevästi vähemmän rehua kuin kahden käsittelyryhmän kalat. Myös kontrolliryhmän variaatiokerroin (CV%) oli huomattavasti suurempi kuin ryhmässä 2+5 ja 2+2 (Taulukko 2).

Taulukko 2. Eri ruokintarytmeillä olleiden siikojen mahan paino, mahan suhteellinen paino yksilön painoon nähden (%), mahan tilavuus, mahan suhteellinen tilavuus yksilön painoon nähden (%) mahan sisältö (tuore- ja kuivapaino), mahan suhteellinen sisältö yksilön painoon nähden (%) ja mahan täyteisyysprosentti sekä mitattujen arvojen keskihajonnat ja variaatiokertoimet. Arvot ovat käsittelyittäin mitattujen arvojen keskiarvoja ( $n = 0 : 29$ ,  $2+5 : 27$ ,  $2+2 : 31$ ). Eri kirjaimella merkityt arvot eroavat tilastollisesti toisistaan  $<0,05$  tasolla (Tukey HSD Post-Hoc testi).

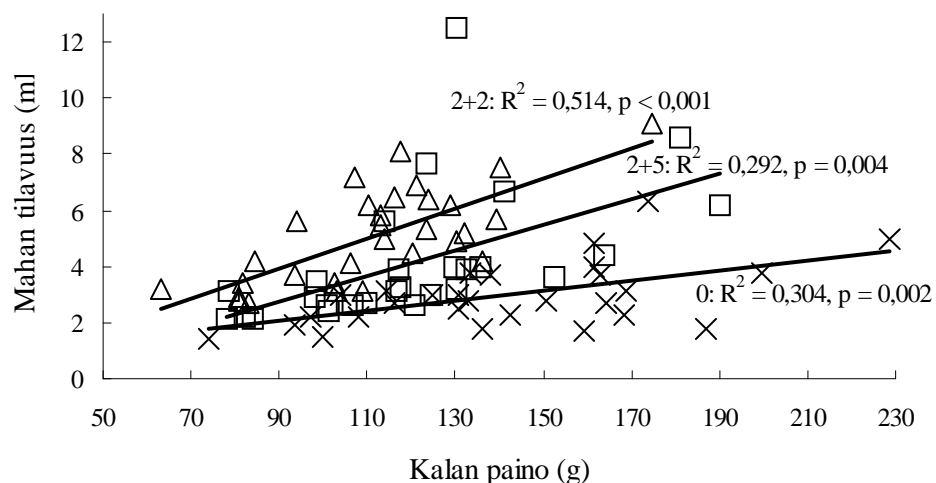
	Kontrolli = 0	2+5	2+2
Mahan paino $\pm$ sd (g)	0,95 $\pm$ 0,28 A	0,85 $\pm$ 0,23 AB	0,79 $\pm$ 0,19 B
CV%	29,5	27,4	24,4
Mahan paino% $\pm$ sd	0,68 $\pm$ 0,14 A	0,70 $\pm$ 0,09 B	0,72 $\pm$ 0,12 C
CV%	20,5	12,8	16,4
Mahan tilavuus $\pm$ sd (ml)	2,96 $\pm$ 1,13 B	4,17 $\pm$ 2,38 A	5,08 $\pm$ 1,70 A
CV%	38,3	57,1	33,5
Mahan tilavuus% $\pm$ sd	2,11 $\pm$ 0,61 C	3,39 $\pm$ 1,58 B	4,53 $\pm$ 1,08 A
CV%	28,9	46,6	23,8
Mahan sisältö $\pm$ sd (tp./g)	2,04 $\pm$ 1,12 B	3,32 $\pm$ 2,07 A	4,20 $\pm$ 1,60 A
CV%	54,7	62,3	38,0
Mahan sisältö(tp.)% $\pm$ sd	1,48 $\pm$ 0,69 C	2,69 $\pm$ 1,38 B	3,81 $\pm$ 1,19 A
CV%	46,6	51,3	31,2
Mahan sisältö $\pm$ sd (kp./g)	0,79 $\pm$ 0,43 B	1,34 $\pm$ 0,79 A	1,71 $\pm$ 0,71 A
CV%	54,5	59,1	41,9
Mahan sisältö(kp.)% $\pm$ sd	0,57 $\pm$ 0,27 C	1,09 $\pm$ 0,52 B	1,54 $\pm$ 0,57 A
CV%	47,4	47,7	37,0
Mahan täyteisyys% $\pm$ sd	65,53 $\pm$ 17,46 B	78,21 $\pm$ 6,46 A	81,11 $\pm$ 7,34 A
CV%	26,6	8,3	9,1

Morfologisille muuttujille tehdyistä regressiotesteistä mielenkiintoisimmat tulokset antoivat koekalojen yksilöiden massan, mahan sisällön ja mahan tilavuuden suhdetta kuvaavat regressiot. Kun kaikkien käsittelyryhmien yksilöiden mittaustulokset yhdistettiin, havaittiin kalayksilöiden mahan sisällöllä ja mahan tilavuudella olevan positiivinen riippuvuus ( $R^2 = 0,913$ , ANOVA  $p < 0,001$ , Kuva 10).



Kuva 10. Eri ruokintarytmeillä (ruksi= 0, neliö=2+5, kolmio=2+2) olleiden siikojen mahan tilavuuden ja mahan sisällön välinen suhde kuuden viikon koejakson lopussa. Jokainen merkki on yksi kalayksilö.

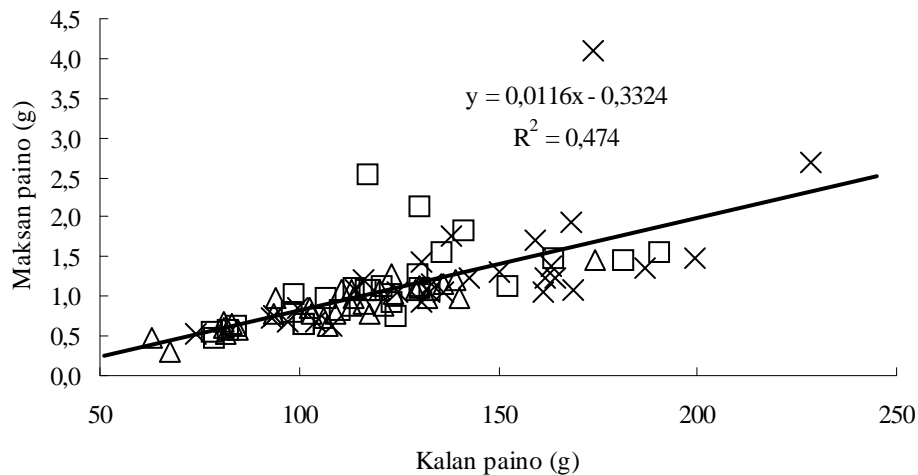
Testattaessa kaikkien käsittelyryhmien yksilöitä yhdessä kalan tuorepainon ja mahan tilavuuden suhteen, havaittiin positiivinen riippuvuus ( $p = 0,012$ ). Tässä tapauksessa selitysaste oli kuitenkin hyvin pieni ( $R^2 = 0,073$ ). Tarkasteltaessa samaa suhdetta käsittelyryhmien sisällä, selitysasteet olivat huomattavasti suuremmat. Paras selitysaste havaittiin ryhmän 2+2 arvoilla (Kuva 11).



Kuva 11. Eri ruokintarytmeillä (ruksi= 0, neliö=2+5, kolmio=2+2) olleiden siikojen massan ja mahan tilavuuden välinen suhde kuuden viikon koejakson lopussa. Jokainen merkki on yksi kalayksilö. Regressiosuorat on piirretty jokaiselle käsittelyryhmälle erikseen.

#### 4.4.2. Maksa

Tarkasteltaessa kaikkien käsittelyryhmien yhteistä riippuvuutta kalan painon ja maksan painon suhteen, havaittiin positiivinen riippuvuus ( $R^2 = 0,474$ , ANOVA  $p < 0,001$ , Kuva 12). Kun sama tarkastelu tehtiin käsittelyittäin kaikkien ryhmien riippuvuus oli edelleen positiivista ja ryhmällä 2+2 selitysaste oli hyvä  $R^2 = 0,776$ , ANOVA  $p < 0,001$ . Suuri syy heikompaan yhteiseen selitysasteeseen oli se, että kontrolliryhmän ja ryhmän 2+5 ryhmien maksan painon sisäinen hajonta oli suurta (Taulukko 3).



Kuva 12. Eri ruokintarytmeillä (ruksi= 0, neliö=2+5, kolmio=2+2) olleiden siikojen painon ja maksan painon välinen suhde kuuden viikon koejakson lopussa. Jokainen merkki on yksi kalayksilö.

Maksan painot kontrolliryhmän yksilöillä olivat tilastollisesti suuremmat kuin ryhmän 2+2 yksilöillä (Tukey HSD,  $p = 0,005$ ). Kontrollin ja ryhmän 2+5 painot eivät eronneet toisistaan. Ryhmien 2+5 ja 2+2 painot eivät myöskään eronneet toisistaan. Sen sijaan tilastollista eroa ei havaittu lainkaan eri ryhmille lasketuissa heptosomaattisissa indekseissä (ANOVA,  $F = 1,938$ ,  $df = 2$ ,  $p = 0,150$ , Taulukko 3).

Taulukko 3. Eri ruokintarytmeillä olleiden siikojen maksan paino ja heptosomaattinen indeksi (HSI) sekä mitattujen arvojen keskihajonnat ja variaatiokertoimet. Arvot ovat rinnakkaisten allaskeskiarvojen keskiarvoja ( $n = 3$ ).

	Kontrolli = 0	2+5	2+2
Maksan paino $\pm$ sd (g)	1,29 $\pm$ 0,70 A	1,13 $\pm$ 0,49 AB	0,88 $\pm$ 0,26 B
CV%	54,3	43,5	29,1
HSI $\pm$ sd	0,90 $\pm$ 0,33	0,92 $\pm$ 0,33	0,79 $\pm$ 0,13
CV%	36,7	36,7	16,5

## 5. TULOSTEN TARKASTELU

### 5.1. Ravinnon kulutus

Tämän kokeen aikana eri koeryhmien kuluttama kokonaisrehumäärä riippui oletetusti hyvin paljon ruokintapäivien kokonaismäärästä. Kontrolliryhmä kulutti keskimäärin eniten rehua verrattuna muihin ryhmiin. Ero ei ollut kuitenkaan niin suuri kuin pelkästään ruokintapäivien lukumäärän perusteella olisi voinut olettaa. Kun kulutetun rehun määriä tarkasteltiin ruokintapäiväkohtaisina arvoina, molemmat käsittelyryhmät osoittivat hyperfagiaa kokeen kolmannesta viikosta lähtien. Hyperfagia voimistui kokeen loppua kohti niin, että eniten paastotetun ryhmän 2+2 kokonaiskulutus kokeen kahdella viimeisellä viikolla oli jo samaa tasoa kahden muun ryhmän kanssa. Hyperfagian voimakkuuden osalta tässä tutkimuksessa tehtiin sama havainto kuin useissa muissa vastaavanlaisissa ruokintarytmikokeissa. Voimakasta hyperfagiaa ei yleensä ole havaittu heti ensimmäisten lyhyiden paastojaksojen jälkeen, vaan siihen oppiminen vie tietyn ajan.

Zhu ym. (2004) tekivät 12 viikkoa kestävästä kompensatiokokeesta kahdella kalalajilla (*Carassius auratus gibelio* ja *Leiocassis longirostris*). Koekaloja pidettiin ensin paastolla viikon ajan ja ruokittiin tämän jälkeen kaksi viikkoa. Sama toistettiin neljä kertaa. Ensimmäisen paaston jälkeisellä ruokintajaksolla kummallakaan lajilla ei havaittu hyperfagiaa. Toisen paaston jälkeen sitä vastoin havaittiin kummallakin lajilla tilastollisesti merkitsevää hyperfagiaa. Tämä merkitsevyys voimistui kokeen loppua kohti.

Nikki ym. (2004) havaitsivat kokeessa kirjolohella ensimmäisen paaston jälkeen hyperfagiaa, mutta se oli voimakkuudeltaan heikko ja lyhykestoinen. Toisen paastojakson jälkeen hyperfagia voimistui ja kesti pidempään. Päätelmissään he tulivat siihen tulokseen, että kalalle on fysiologisesti mahdotonta syödä suuria määriä tehokkaasti heti ensimmäisen nopean paaston jälkeen.

Ruohonen ja Grove (1996) ruokkivat kirjolohia kuivarehulla ja silakasta valmistetulla rehulla tutkien niiden vaikutusta koekalojen ruuansulatuselimistöön. He huomasivat kokeen aikana, että kirjolohen mahan tilavuus kasvaa vähitellen, kun ruokintatiheys pienenee. Heidän mukaansa tämä muutos tapahtuu ensimmäisten neljän viikon aikana tilanteen jatkuessa.

Voimakkaan hyperfagian kehittyminen vaatii siis oppimisen lisäksi todennäköisesti fysiologisia muutoksia kalan elimistössä, ja näiden kehittyminen vie tietyn ajan. Tässä kokeessa paastolle altistettujen yksilöiden ruuansulatuselimistö ilmeisesti mukautui tilanteeseen vähitellen juuri edellä mainittujen havaintojen mukaan, joka alkoi näkyä kokeen kolmannella ja neljännellä viikolla kulutuksen kasvuna.

### 5.2. Kasvu ja kompensatio

Eniten rehua kuluttaneet kontrolliryhmän yksilöt olivat keskimäärin kasvaneet kokeen aikana parhaiten. Johtuen suuresta ryhmän sisäisestä hajonnasta kontrollin yksilöt eivät tilastollisissa testeissä osoittautuneet kuitenkaan ryhmän 2+5 yksilöitä suuremmiksi. Huolimatta siitä, että yksilöiden loppupainoissa havaittiin eroa ryhmien välillä, tämä ero ei näkynyt loppupituuksissa.

Koko kokeen aikainen SGR ei eronnut kontrollilla ja ryhmällä 2+5 merkitsevästi, mutta ryhmällä 2+2 se oli selvästi kontrollia pienempi. Tarkasteltaessa eri ajanjaksoille laskettua SGR:ää oli se kahden ensimmäisen viikon jälkeen kaikilla ryhmillä samaa tasoa. Kolmannen ja neljännen viikon aikana kontrollin ja ryhmän 2+5 SGR:t olivat

samansuuruiset ja huomattavasti korkeampia kuin ryhmän 2+2 SGR. Kokeen kahden viimeisen viikon aikana suurin SGR havaittiin ryhmällä 2+5. Se oli selvästi kontrollia suurempi, mutta ei sitä vastoin eronnut tilastollisesti ryhmän 2+2 SGR:stä.

Yleisesti tiedetään, että kalan kasvukerroinprosentti pienenee kalan painon kasvaessa. Jobling (1994) on kuvannut kasvun hidastumista painon potenssilla  $-0,35$  ( $\text{paino}^{-0,35}$ ). Tässä kokeessa kontrollin SGR laski kylläkin kohti kokeen loppua, mutta lasku ei tapahtunut oletetulla nopeudella. Kontrollin SGR oli kokeen päätyttyä suurempi kuin edellä esitetyn kaavan antama arvo olisi olettanut. Käsittelyryhmillä SGR ei käyttäytynyt lainkaan kaavan mukaan. Ryhmällä 2+5 SGR nousi kokeen toisella kolmanneksella ja lähti laskuun vasta viimeisellä kolmanneksella. Ryhmällä 2+2 SGR laski toiselle kolmannekselle ja nousi jälleen viimeisellä kolmanneksella. Kokeen aikana kaikkien ryhmien kalojen keskipaino nousi kaiken aikaa, mutta SGR ei laskenut odotetusti. Kontrolliryhmästä kuoli muutamia kaloja kokeen loppupuolella. Tämä on saattanut vaikuttaa koko ryhmän yhteiseen kasvunopeuteen. Pienemmällä parvella kasvu saattoi kiihtyä, kun tilaa oli enemmän. Käsittelyryhmillä epäsäännöllinen ravinnonsaanti ja sen aiheuttama hyperfagia aiheuttivat normaalitilanteesta poikkeavaa kasvua. Tämän poikkeavan kasvumallin yhdistäminen tähän melko suoraviivaisen kaavaan ei todennäköisesti ole sellaisenaan mahdollista.

Ryhmän 2+2 kasvussa havaittiin jotain selittämätöntä kokeen kolmannen ja neljännen viikon aikana. Jostain syystä kasvu ei tällä ajanjaksolla ollut optimaalista ruokintaan nähden. SGR:n lisäksi häiriö näkyy hyvin eri ajanjaksoille lasketuista kuntokertoimista. Ryhmän 2+2 kuntokerroin jopa laski hieman aiemmasta kyseisellä ajanjaksolla. Kokeen kahden viimeisen viikon aikana kuntokertoimessa tapahtui tuntuva nousu, joka tuntui olevan yhteydessä samaan aikaan havaittuun hyperfagian voimistumiseen.

Molemmissa käsittelyryhmissä 2+2 ja 2+5 havaittiin kokeen aikana kompensatiokasvua kontrolliin nähden. Ryhmällä 2+5 kompensatio oli täydellistä ja ryhmällä 2+2 osittaista. Kompensatiovoimakkuusarvojen perusteella kompensatiota havaittiin käsittelyryhmissä jo kokeen kahden ensimmäisen viikon aikana, kun sitä vastoin muiden mittausten perusteella molempien käsittelyryhmien kompensatio alkoi näkyä kunnolla vasta kokeen kahden viimeisen viikon kasvussa. Todennäköistä onkin, että tietyn kompensatiota oli tietyn asteisena kokeen alusta lähtien ja se voimistui adaptaation kehittyessä kokeen loppua kohden. Kokeen lyhyestä kestosta johtuen käsittelyryhmien kompensatiokasvu ei välttämättä ollut vielä päässyt täyteen vauhtiin ennen kokeen loppumista. Tätä tukee Nikin ym. (2004) päätelmä, että täydellinen paastonjälkeinen kompensatiokasvu on mahdollista vasta, kun kalat riittävän ajan jälkeen tottuvat ruokinnan jatkuvaan epäsäännöllisyyteen. Heidän mukaansa paastonjälkeisen ruokintajakson tulee lisäksi olla huomattavasti pidempi kuin paastojakson, mikä ei toteutunut tässä koeasetelmassa etenkin ryhmällä 2+2.

### 5.3. Yksilöiden väliset suhteet kompensatiokasvussa

On yleisesti tiedossa, että useat lohikalat ovat territoriaalisia. Territoriaalisuus tässä tapauksessa tarkoittaa, että näillä lajeilla on tilanteesta riippuen voimakasta yksilöiden välistä kilpailua ravinnosta. Jo normaalissa ravintotilanteessa tämä kilpailu johtaa siihen, että kilpailun voittavat kasvavat paremmin kuin heikommat lajikumppaninsa. Tämän seurauksena parvessa kasvavien kalojen kokojakaumalle muodostuu suuri hajonta.

Edellä mainittu kilpailu yleensä korostuu entisestään tilanteessa, jossa ravinnonsaanti on häiriintynyt. Siten yksilöiden välisellä kilpailulla voi olla ratkaiseva merkitys

kompensoitokasvuun ja sen tehokkuuteen. Kompensoitokasvuvaihe saattaa asettaa parvessa kasvavat yksilöt eriarvoiseen asemaan. Suuret ja dominoivat yksilöt voittavat kilpailun ravinnosta ja pienet yksilöt häviävät. Tästä voi seurata, että vain suuret yksilöt kykenevät kompensoimaan kasvunsa ja pienet eivät siihen kykene. Näin ollen territoriaalisuudella saattaa olla suurtakin merkitystä, kun ruokintarytmillä aikaansaatu kompensoitokasvu halutaan käyttää hyödyksi kalankasvatuksessa.

Jobling & Koskela (1996) huomasivat, että kirjolohilla rajoitettu ruokinta sai aikaan voimakkaan yksilöiden välisen kilpailun ravinnosta, mikä näkyi suurena hajontana ravinnonotossa. Tästä johtuen kalan kokohajonta kasvoi parven sisällä. Kun kalat palautettiin täydelle ruokinnalle, vallitseva kilpailu helpotti ja hajonta pieneni.

Pirhonen & Forsman (1998) sitä vastoin havaitsivat taimenella hajonnan ravinnonotossa olevan huomattavasti pienempi harvalla ruokinnalla olleilla yksilöillä kuin usein ruokituilla yksilöillä. Heidän mukaansa ero johtui siitä, että harvassa ruokinnassa yksilöiden välille ei ehdi muodostua selvää hierarkiaa, mikä taas havaitaan usein ruokituilla yksilöillä. Toisin sanoen ruokinnan jaksottaminen estää yksilöiden välisen kilpailun syntyminen.

Jobling ym. (1999) tekivät siialla kokeen, jossa käsittelyryhmien kaloja ruokittiin rajoitetusti niin, että niiden SGR oli kokeen aikana 25 % ja 50 % pienempi kuin kontrollin. Kokeen tulosten mukaan kasvunopeuden ja ravinnonoton pieneneminen ei vaikuttanut yksilöiden välisen hajonnan lisääntymiseen ravinnonotossa eikä kasvunopeudessa. Näin ollen rajoitetun ruokinnan ei myöskään havaittu lisäävän kalojen kokojakauman hajontaa kokeen aikana.

Variaatiokertoimen (CV) käyttö on havaittu hyväksi menetelmäksi, kun halutaan tarkastella yksilöiden välisiä kilpailusuhteita, koska se antaa hyvän kuvan koon ja ravinnonkulutuksen jakautumisesta yksilöitten keskuudessa parven sisällä. Yleisesti ottaen CV:n kasvu on tulkittu olevan merkki yksilöiden välisestä kilpailusta ja aggressiivisesta käytöksestä (Jobling 1995).

Tässä kokeessa ei havaittu ruokinnan jaksottamisella ja erilaisilla ruokintarytmeillä vaikutusta eri koeryhmien kasvun variaatiokertoimiin. Variaatiokertoimet olivat kaikilla ryhmillä kokeen päätyttyä samaa tasoa, eivätkä ne olleet muuttuneet kokeen alusta merkittävästi. Tämän havainnon perusteella voidaan olettaa, että siika ei ole territoriaalinen kalalaji.

Tämän kokeen perusteella saatua oletusta tukee Koskelan ym. (1997) aikaisempi havainto. He havaitsivat tutkimuksessa koesiikojen SGR:n varioatiokertoimien olevan luokkaa 10–20 %, kun se muilla lohikalaloilla on yleensä ollut yli 25 % (McCarthy ym. 1992; Jobling & Baardvik 1994). Tämän perusteella he tulivat siihen tulokseen, että siika vaikuttaisi olevan enemmänkin ei-territoriaalien kuin territoriaalinen kala.

#### 5.4. Rehukerroin

Todisteita rehukertoimen laskusta kompensoitokasvun yhteydessä on saatu muun muassa kirjolohella (Dobson & Holmes 1984) ja salakalla (*Alburnus alburnus*) (Russell & Wootton 1992). Nämä kaksi tutkimusta voidaan kuitenkin lukea poikkeuksiksi, sillä useimmissa muissa tutkimuksissa tätä yhteyttä ei ole havaittu.

Tämän kokeen tulokset osoittivat, että koko kokeen aikainen rehukerroin oli käytännössä sama eri käsittelyryhmissä. Eri punnituskertojen välille lasketut rehukertoimet vaihtelivat käsittelyryhmissä välillä 0,75–0,95. Nikki (1999) tutki siikojen kasvua eri kasvatuslämpötiloissa. Kalat olivat saman ikäisiä ja kokoisia ja hänen käyttämänsä rehu oli



koostumukseltaan lähes samanlaista kuin tässä kokeessa. Kyseisessä tutkimuksessa lämpötiloissa 13 °C ja 16 °C rehukerroin oli 0,82 ja lämpötilassa 19 °C 0,94. Tässä kokeessa lämpötila oli ~17 °C, joten arvojen voi sanoa olevan odotetun kaltaisia. Koskela ym. (1997) pääsivät kokeessaan saman kokoluokan siioilla alhaisempiin rehukertoimiin (0,57–0,64) 14,5 °C:een lämpötilassa. Heidän käyttämässään rehussa proteiinipitoisuus oli kuitenkin yli 10 % suurempi kuin Nikillä ja tässä kokeessa. Lisäksi pelletin koko oli hieman erilainen kaikissa näissä kolmessa tutkimuksessa. Eri tutkimuksissa käytetyt rehut eroavat yleensä toisistaan koostumukseltaan ja pellettikooltaan. Tästä johtuen rehukerointa ei välttämättä tulisi käyttää vertailtaessa eri tutkimuksia toisiinsa.

### 5.5. Morfologiset parametrit

Bélangier ym. (2002) havaitsivat, että paastotettujen kalojen mahan ja suoliston ruumiinpainoon suhteutetut painot olivat suurempia kuin jatkuvalla ruokinnalla olleiden kontrollikalojen vastaavat. Heidän mukaansa kompensatiokasvukapasiteetti saattaa korreloida ruuansulatuselinten painon kanssa.

Tämän kokeen lopussa molempien paastotettujen ryhmien yksilöiden mahan painot ja tilavuudet olivat suurempia kuin kontrolliyksilöillä. Tämä viittaa siihen, että kalat olivat mahan tilavuutta kasvattamalla sopeutuneet hyperfagiaan ja näin ollen kompensatiokasvulle oli edellytykset. Hyperfagiavasteen kehittymistä kuvastaa osaltaan myös havainto mahan suhteellisista sisällöistä, paastotetut kalat söivät kokeen lopussa mahansa huomattavasti täydemmäksi kuin kontrolliyksilöt. Tämän kontrollikalojen mahojen pienemmän täyttöasteen perusteella näyttäisi myös, että siialla saattaa olla ”ylisuuri maha” ehkä juuri sen varalle, että laji pystyy tällä ylimääräisellä kapasiteetilla nopeasti kompensoimaan kasvunsa paaston jälkeen. Tämän tutkimuksen tulokset osoittavat siis, että siialla on välitön (täyttöasteen nosto) ja hitaammin vaikuttava (mahan koon kasvattaminen) keino kompensoitioon.

Kokeessa sovellettua mahan tilavuuden mittaamenetelmää on tähän mennessä käytetty hyväksi melko vähän kalojen ruokintatutkimuksissa. Siialla ei tietävästi ole tehty vielä yhtään tutkimusta, jossa olisi mitattu mahan tilavuutta tällä menetelmällä. Koskela ym. (1997) tutkivat siian kasvua ja ravinnonkäyttöä eri pituisilla ruokinta- ja paastojaksoilla. Varsinaisen kokeen lopuksi he arvioivat siikojen mahojen tilavuuksia epäsuorasti paastottamalla koekalojaan 4 päivän ajan. Paaston jälkeen kalat saivat syödä mahansa täyteen rehua (menettely sama kuin tässä kokeessa). Tuloksien perusteella he olettivat paaston jälkeisen ravinnonoton ja mahan tilavuuden korreloivan keskenään. Suoraa näyttöä tästä suhteesta ei kuitenkaan voitu esittää, koska mahojen tilavuuksia ei oltu mitattu. Nikki ym. (2004) mittasivat kompensatiotutkimuksessaan kirjolohen mahan tilavuuksia samalla menetelmällä kuin tässä kokeessa. He eivät 80 päivää kestäneen tutkimuksen jälkeen havainneet paastoryhmien ja kontrolliryhmän mahojen tilavuuksissa tilastollista eroa, vaikkakin hyperfagiaa kokeen aikana kiistatta esiintyikin.

Tässä kokeessa erinomaisella selityksasteella havaittu positiivinen riippuvuus mahojen tilavuuden ja sisällön suhteen tukisi osaltaan aikaisemmin esitettyä oletusta siitä, että siika ei ole territoriaalinen kala. Kun ruokaa oli ylen määrin saatavilla ja siikat saivat syödä mahansa täyteen, niin kilpailun puuttuessa kaikki yksilöt täyttivät mahansa samalla tavalla aikaisemmasta ruokintahistoriastaan huolimatta.

## 6. YHTEENVETO

Tämä työ oli ensimmäinen tutkimus, jossa tutkittiin siian kompensoitokasvua. Tulosten perusteella voidaan sanoa, että siika pystyy kompensoimaan melko hyvin kasvunsa parin päivän viikoittaisen paaston jälkeen. Rehukerroin ei havaitun kompensoitokasvun yhteydessä laskenut, vaan kompensoitokasvun katsottiin tässä tutkimuksessa johtuneen yksinomaan lisääntyneestä ravinnonotosta, hyperfagiasta.

Tärkein tutkimuksen tavoitteista täyttyi. Nyt voidaan sanoa, että siialla esiintyy kompensoitokasvua, johon liittyy lajin kyky kasvattaa huomattavasti mahan tilavuutta kompensoitotilanteessa. Kokeen lyhytkestoisuudesta johtuen muutamia kysymyksiä jäi vielä avoimeksi. Vaikka kompensoitokasvua havaittiin heti kokeen alusta lähtien, oli kokeen kesto melko lyhyt. Kun tiedetään, että kalojen adaptaatio ei tapahdu hetkessä, jää arvailujen varaan miten tilanne olisi kehittynyt, jos koetta olisi jatkettu vielä muutamalla viikolla. Jos vastaavanlaisia kokeita siialla jatkossa tehdään, kannatta koeasetelman suunnittelussa edellä mainittu havainto ottaa erityisesti huomioon. Ensinnäkin koejakson pituutta tulee lisätä, mutta myös käytettäviin ruokintarytmeihin kannattaa kiinnittää huomiota. Aikaisemmissa kompensoitotutkimuksissa on yleisesti käytetty asetelmaa, jossa paaston jälkeinen ruokinta lopetetaan vasta kun käsittelyryhmän rehunotto eroaa 10 % kontrollista (Nikki ym. 2004; Nykänen 2006). Tämä asetelma saattaisi osoittautua hyväksi myös siian kompensoitotutkimuksissa.

Nyt kun siian ruokakalakasvatus on saatu maassamme tuottavaksi, tutkijoiden mielenkiinto on siirtynyt vähitellen muihin lajeihin. Siikaa ja etenkin kompensoitokasvuaihetta ei kuitenkaan tulisi unohtaa. Siian kasvatus on tullut pysyvästi maahamme ja kasvatusmäärät tulevat mitä todennäköisimmin huomattavasti lisääntymään tulevaisuudessa. Samaan aikaan kalankasvatuksen kannattavuus on koko ajan uhattuna kalan hinnan laskiessa ja rehu- ja työvoimakustannuksien noustessa. Kannattavuuden parantamiseksi useilla kasvattajilla on jatkuva kiinnostus kasvatusmäärien nostamiseen. Tämän estää kuitenkin ympäristöviranomaisten tiukat ravinnekuormiin perustuvat kasvatusmäärärajoitukset. Jos kasvatusmääriä halutaan nostaa, tulisi kasvatuksen suhteellista ravinnekuormitusta pienentää. Toisin sanoen saada suurempi lisäkasvu pienemmällä rehumäärällä (pienempi rehukerroin). Tilanteen ollessa tämä, kaikki tutkimustieto, joka viittaa mahdollisuuteen rehukertoimen pienentämisestä vaikuttamatta lisäkasvuun, on tervetullutta kalankasvatuksen piirissä. Vaikkakin tämän tutkimuksen perusteella ei voitu havaita rehukertoimen laskua siian kompensoitokasvuun liittyen, ei voida sulkea pois sitä mahdollisuutta, että se saataisiin laskemaan tietyissä tapauksissa.

Aikaisemman tutkimustiedon perusteella kompensoitokasvusta saadaan mahdollisesti parempi hyöty ei-territoriaalisilla lajeilla. Aikaisempien oletusten perusteella siika, joita tämä tutkimus tukee, ei olisi territoriaalinen laji. Jos näin on, kompensoitokasvusta saatava hyöty saattaisi olla suurempi viljeltäessä siikaa kuin esimerkiksi territoriaalista kirjolohta.

## KIITOKSET

Suurin kiitos tämän työn onnistumisesta kuuluu FT Juhani Pirhoselle. Kiitos myös työn toiselle tarkastajalle FT Juha Koskelalle. Erityinen kiitos kotijoukoille Pirrelle ja Lilja Onervalle sekä isälle kannustuksesta. Kiitokset lisäksi Konneveden tutkimusaseman henkilökunnalle. Lisäksi kiitän Keski-Suomen kalatalouskeskusta stipendistä.

## Kirjallisuus

- Anonyymi 2007. Vesiviljely 2006, Riista ja kalatalous – tilastoja nro 4. Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitos, Helsinki, 2007.
- Aranda, A., Sanchez-Vasques, F.J. & Madrid, J.A. 2001. Effect of short-term fasting on macronutrient self-selection in sea bass. *Physiology & Behavior* 73: 105–109.
- Arendt, J.D. 1997. Adaptive intrinsic growth rates: An integration across taxa. *Quarterly Review of Biology* 72: 149–177.
- Arendt, J.D. & Wilson, D.S. 2000. Population differences in the onset of cranial ossification in pumpkinseed (*Lepomis gibbosus*), a potential cost of growth. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 57: 351–356.
- Arendt, J.D., Wilson D.S. & Starck, E. 2001. Scale strength as a cost of rapid growth in sunfish. *Oikos* 93: 95–100.
- Ali, M. & Wootton, R.J. 2001. Capacity for growth compensation in juvenile three-spined sticklebacks experiencing food deprivation. *Journal of Fish Biology* 58: 1531–1544.
- Ali, M., Nicieza, A. & Wootton, R.J. 2003. Compensatory growth in fishes: a response to growth depression. *Fish and Fisheries* 4: 147–190.
- Barreto, R.E., Moreira, P.S.A. & Carvalho, R.F. 2003. Sex-specific compensatory growth in food-deprived Nile tilapia. *Brazilian Journal of Medical and Biological Research* 36: 477–483.
- Bélanger, F., Blier, P.U. & Dutil, J.-D. 2002. Digestive capacity and compensatory growth in Atlantic cod (*Gadus morhua*). *Fish Physiology and Biochemistry* 26: 121–128.
- Boujard, T., Burel, C., Médale, F., Haylor, G. & Moisan, A. 2000. Effect of past nutritional history and fasting on feed intake and growth in rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*. *Aquatic Living Resources* 13: 129–137.
- Carter, C., Houlihan, D., Kiessling, A., Medalo, F. & Jobling, M. 2001. Physiological effects of feeding. Teoksessa: Houlihan D., Boujard T. & Jobling M. (toim.), *Feed Intake in Fish*, Blackwell Scientific, Oxford, 297–331.
- Christiansen, J.S., Martinez, I., Jobling, M. & Amin, A.B. 1992. Rapid somatic growth and muscle damage in a salmonid fish. *Basic and Applied Myology* 2: 235–239.
- Damsgård, B. & Dill, L.M. 1998. Risk-taking behaviour in weight compensating coho salmon, *Oncorhynchus kisutch*. *Behavioural Ecology* 9: 26–32.
- Dobson, S.H. & Holmes, R.M. 1984. Compensatory growth in the rainbow trout, *Salmo gairdneri* Richardson. *Journal of Fish Biology* 25: 649–656.
- Farrell, A.P. Bennett, W.B. & Devlin, R.H. 1997. Growth-enchanged transgenic salmon can be inferior swimmers. *Canadian Journal of Zoology* 75: 335–337.
- Hayward, R.S., Noltie, D.B. & Wang, N. 1997. Use of compensatory growth to double hybrid sunfish growth rates. *Transactions of the American Fisheries Society* 126: 316–322.
- Hayward, R.S., Wang, N. & Noltie, D.B. 2000. Group holding impedes compensatory growth of hybrid sunfish. *Aquaculture* 183: 299–305.
- Houlihan, D.F., Mathers, E.M. & Foster, A. 1993. Biochemical correlates of growth rate in fish. Teoksessa: Rankin J.C. & Jensen F.B. (toim.), *Fish Ecophysiology*, Chapman & Hall, London, 45–71.
- Jobling, M., Gwyther, D. & Grove, D.J. 1977. Some effects of temperature, meal size and body weight on gastric evacuation time in the dab *Limanda limanda* (L.). *Journal of Fish Biology* 10: 291–298.

- Jobling, M., Jorgensen, E.H. & Siikavuopio, S.L. 1993. The influence of previous feeding regime on the compensatory growth response of maturing and immature Arctic charr, *Salvelinus alpinus*. *Journal of Fish Biology* 43: 409–419.
- Jobling, M. 1994. *Fish bioenergetics*. Chapman & Hall, London.
- Jobling, M. & Baardvik, B.M. 1994. The influence of environmental manipulations on inter- and intra-individual variation in food acquisition and growth performance of Arctic charr, *Salvelinus alpinus*. *Journal of Fish Biology* 44: 1069–1087.
- Jobling, M. 1995. Simple indices for the assessment of the influences of social environment on growth performance, exemplified by studies on Arctic charr. *Aquaculture International* 3: 60–65.
- Jobling, M. & Koskela, J. 1996. Interindividual variations in feeding and growth in rainbow trout during restricted feeding and in subsequent period of compensatory growth. *Journal of Fish Biology* 49: 658–667.
- Jobling, M., Koskela, J. & Winberg, S. 1999. Feeding and growth of whitefish fed restricted and abundant rations: influences on growth heterogeneity and brain serotonergic activity. *Journal of Fish Biology* 54: 437–449.
- Koskela, J., Jobling, M. & Pirhonen, J. 1997. Influence of the length of the daily feeding period on feed intake and growth of whitefish, *Coregonus lavaretus*. *Aquaculture* 156: 35–44.
- Karlsen, O., Holm, J.C. & Kjesbu, O.S. 1995. Effects of periodic starvation on reproductive investment in 1<sup>st</sup>-time spawning Atlantic cod (*Gadus morhua* L.). *Aquaculture* 133: 159–170.
- Kim, M.K. & Lovell, R.T. 1995. Effect of restricted feeding regimes on compensatory weight gain and body tissue changes in channel catfish *Ictalurus punctatus* in ponds. *Aquaculture* 135: 285–293.
- Li, M., Robinson, E.H. & Bosworth, B.G. 2005. Effects of periodic feed deprivation on growth, feed efficiency, processing yield, and body composition of channel catfish *Ictalurus punctatus*. *Journal of the World Aquaculture Society* 36: 444–453.
- Litvak, M.K. & Leggett, W.C. 1992. Age and size-selective predation on larval fishes: the bigger-is-better hypothesis revisited. *Marine Ecology: Progress Series* 81: 13–24.
- Lovell, R.T. 1979. Factors affecting voluntary food consumption of the channel catfish. *Proceedings of Annual Conference S.E. Association of Fisheries and Wildlife Agency* 33: 563–571.
- Lundqvist, H., McKinnell, S., Fångstam, H. & Berglund, L. 1994. The effect of time, size and sex on recapture rates and yield after river releases of *Salmo salar* smolts. *Aquaculture* 121: 245–257.
- McCarthy, I.D., Carter, C.G. & Houlihan, D.F. 1992. The effect of feeding hierarchy on individual variability in daily feeding of rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum). *Journal of Fish Biology* 41: 257–263.
- Metcalf, N.B. & Monaghan, P. 2001. Compensation for a bad start: grow now, pay later. *Trends in Ecology and Evolution* 16: 255–260.
- Miglav, I. & Jobling, M. 1989. The effect of feeding regime on proximate body composition and patterns of energy deposition in juvenile Arctic charr, *Salvelinus alpinus*. *Journal of Fish Biology* 35: 1–11.
- Morgan, I.J. & Metcalfe, N.B. 2001. Deferred costs of compensatory growth after autumnal food shortage in juvenile salmon. *Proceedings of the Royal Society of London B* 268: 295–301.
- Mortensen, A. & Damsgård, B. 1993. Compensatory growth and weight segregation following light and temperature manipulation of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) and Arctic charr (*Salvelinus alpinus* L.). *Aquaculture* 114: 261–272.

- Nicieza, A.G., Reiriz, L. & Braña, F. 1994b. Variation in digestive performance between geographically disjunct populations of Atlantic salmon: countergradient in passage time and digestion rate. *Oecologia* 99: 243–251.
- Nicieza, A.G. & Metcalfe, N.B. 1997. Growth compensation in juvenile Atlantic salmon: Responses to depressed temperature and food availability. *Ecology* 78: 2385–2400.
- Nikki, J. 1999. Lämpötilan vaikutus siian (*Coregonus lavaretus* L.) ruokahaluun, kasvuun ja ravinnon muuntotehokkuuteen. Pro gradu –tutkielma. Jyväskylän yliopisto. 35 s.
- Nikki, J., Pirhonen, J., Jobling, M. & Karjalainen, J. 2004. Compensatory growth in juvenile rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum), held individually. *Aquaculture* 235: 285–296.
- Nykänen, M. 2006. Effects of temperature and feeding regime on compensatory growth of rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*. Pro gradu –tutkielma. Jyväskylän yliopisto. 32 s.
- Pirhonen, J. & Forsman, L. 1998. Effect of prolonged feed restriction on size variation, feed consumption, body composition, growth and smolting of brown trout, *Salmo trutta*. *Aquaculture* 162: 203–217.
- Quinton, J.C. & Blake, R.W. 1990. The effect of feeding cycling and ration level on the compensatory growth response in rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*. *Journal of Fish Biology* 37: 33–41.
- Rios, F.S., Kalinin, A.L., Fernandes, M.N. & Rantin, F.T. 2004. Changes in gut gross morphology of traíra, *Hoplias malabaricus* (Teleostei, erythrinidae) during long-term starvation and after refeeding. *Brazilian Journal of Biology* 64(3b): 683–689.
- Ruohonen, K. & Grove, D.J. 1996. Gastrointestinal responses of rainbow trout to dry pellet and low-fat herring diets. *Journal of Fish Biology* 49: 501–513.
- Ruohonen, K., Koskela, J., Vielma, J. & Kettunen, J. 2003. Optimal diet composition for European whitefish (*Coregonus lavaretus*): analysis of growth and nutrient utilisation in mixture model trials. *Aquaculture* 225: 27–39.
- Russell, N.R. & Wootton, R.J. 1992. Appetite and growth compensation in the European minnow, *Phoxinus phoxinus* (Cyprinidae) following short term of food restriction. *Environmental Biology of Fishes* 34: 277–285.
- Russell, N.R. & Wootton, R.J. 1993. Satiation, digestive tract evacuation and return of appetite in the European minnow, *Phoxinus phoxinus* (Cyprinidae) following short periods of pre-prandial starvation. *Environmental Biology of Fishes* 38: 385–390.
- Schultz, E.T. & Conover, D.O. 1999. The allometry of energy reserve depletion: test of a mechanism for size-dependent winter mortality. *Oecologia* 119: 474–483.
- Shearer, K.D., Silverstein, J.T. & Plisetskaya, E.M. 1997. Role of adiposity in food intake control of juvenile chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*). *Comparative Biochemistry and Physiology* 118: 1209–1215.
- Sogard, S.M. 1997. Size-selective mortality in the juvenile stage of teleost fishes: a review. *Bulletin of the Science* 60: 1129–1157.
- Tian, X. & Qin, J.G. 2004. Effects of previous ration restriction on compensatory growth in barramundi *Lates calcarifer*. *Aquaculture* 235: 273–283.
- Wang, Y., Cui, Y., Yang, Y. & Cai, F. 2000. Compensatory growth in hybrid tilapia, *Oreochromis mossambicus* x *O. niloticus*, reared in seawater. *Aquaculture* 189: 101–108.
- Wang, Y., Cui, Y., Yang, Y. & Cai, F. 2005. Partial compensatory growth in hybrid tilapia *Oreochromis mossambicus* x *O. niloticus* following food deprivation. *Journal of Applied Ichthyology*. 21: 389–393.

- Wieser, W. 1991. Limitations of energy acquisition and energy use in small poikilotherms: evolutionary implications. *Functional Ecology* 5: 234–240.
- Wieser, W., Krumschnabel, G. & Ojwang-Okwor, J.P. 1992. The energetics of starvation and growth after refeeding in juveniles of three cyprinid species. *Environmental Biology of Fishes* 33: 63–71.
- Wootton, R.J. (1998) *Ecology of teleost Fishes*, 2nd edition. Kluwer, Dordrecht.
- Zhu, X., Xie, S., Zou, Z., Lei, W., Cui, Y., Yang, Y. & Wootton, R.J. 2004. Compensatory growth and food consumption in gibel carp, *Carassius auratus gibelio*, and Chinese longsnout catfish, *Leiocassis longirostris*, experiencing cycles of feed deprivation and re-feeding. *Aquaculture* 241: 235–247.