

Pro gradu –tutkielma

**Kutupesän ominaisuudet sekä mätimunien
isotooppikoostumus kuteneiden taimenten (*Salmo trutta*)
koon ja vaellusten arvioinnin työkaluna**

Olli Sivonen



Jyväskylän yliopisto

Bio- ja ympäristötieteiden laitos

Akvaattiset tieteet

16.12.2015

JYVÄSKYLÄN YLIOPISTO, Matemaattis-luonnontieteellinen tiedekunta

Bio- ja ympäristötieteiden laitos

Akvaattiset tieteet

SIVONEN OLLI, P.: Kutupesän ominaisuudet sekä mätimunien isotooppikoostumus kuteneiden taimenten (*Salmo trutta*) koon ja vaellusten arvioinnin työkaluna

Pro gradu: 31 s.

Työn ohjaajat: FT Jukka Syrjänen, FT Mikko Kiljunen

Tarkastajat: FT Jukka Syrjänen, FT Juhani Pirhonen

Joulukuu 2015

Hakusanat: elinkierto, hiili, naaras, paikallinen, typpi, vaeltava

TIIVISTELMÄ

Taimen (*Salmo trutta* L.) on kasvu- ja elinkiertostrategioiltaan monipuolinen kalalaji. Se voi elää koko elinikänsä niin pienissä puroissa kuin suuremmissa joissa, käyden mahdollisella syönnösvaelluksella järvellä tai merellä. Eri alueilla eläessään ja ruokaillessaan taimen käyttää isotooppiselta koostumukseltaan hyvinkin erilaista ravintoa. Ravinnon mukana tulevien typen ja hiilen vakaiden isotooppien suhteet pystytään määrittämään kalan suomuista ja niiden perusteella voidaan melko luotettavasti päätellä, onko kyseinen yksilö käynyt syönnöksellä järvessä tai meressä vai viettänyt valtaosan ajastaan paikallisena yksilönä joessa. Myös taimenen mätimunia voidaan määrittää isotooppisuhteet. Tällöin saadut tulokset heijastavat suurimmaksi osaksi kuteneen taimennaaraan isotooppisuhteita. Taimenten vaellustutkimusta voidaan tehdä myös kalamerkitöiden tai kutupesäinventointien avulla. Oletuksena kutupesäinventoinneissa on, että paikallisia naaraita suuremmaksi kasvavat vaeltavat naarat tekevät suuremman kutupesän. Tietyn raja-arvon määrittäminen esimerkiksi kutupesän pituudelle erottamaan järviwaeltavan ja paikallisen naaraan tekemät kutupesät toisistaan ei ole kuitenkaan yksiselitteistä. Tutkimuksessa kerättiin taimenen mätimunia yhteensä 109 kutupesästä kuudelta eri joelta. Kutupesistä mitattiin veden syvyys, pituus, leveys ja virrannopeus. Mätimunille tehtiin vakaiden isotooppien analyysi hiilen ja typen suhteen. Tässä tutkimuksessa ei pystytty luotettavasti käyttämään hiilen ja typen isotooppisuhteita erottamaan järviwaeltavia ja paikallisia naaraita toisistaan. Suuremmat kutupesät löytyivät keskimäärin syvemmältä sekä niistä löytyi keskimäärin kuivamassaltaan painavampia mätimunia.

UNIVERSITY OF JYVÄSKYLÄ, Faculty of Science

Department of Biological and Environmental Science

Aquatic sciences

SIVONEN OLLI, P.: Redd characteristics and isotopic composition of eggs as a tool to evaluate the size and migrations of spawned brown trouts

Master of Science Thesis: 31 p.

Supervisors: PhD Jukka Syrjänen, PhD Mikko Kiljunen

Inspectors: PhD Jukka Syrjänen, PhD Juhani Pirhonen

December 2015

Key Words: carbon, female, lifetime strategy, migratory, nitrogen, resident

ABSTRACT

Brown trout (*Salmo trutta* L.) is a versatile species based on its growth and lifetime strategy. It can live its whole life either in creeks or in rivers, migrating potentially to a lake or to the sea to feed. While living in different environments brown trout consumes isotopically distinct nutrition. Carbon and nitrogen isotope ratios of the nutrition can be quantified from scales. Based on those values it can be quite reliably concluded whether a certain individual has migrated to a lake or to the sea to feed or if it has spent most of its life as a resident individual in a river. Isotope ratios can also be quantified from brown trout eggs. In that case the isotope ratios reflect mainly the ratios of the female fish. Migration research can also be done by fish tagging and redd counting. The presumption in redd countings is that compared to resident females, the bigger growing migrating females make a bigger redd. Defining a certain threshold value for example for redd length to differentiate redds made by migrating females and resident females is not that straightforward. In this study 109 brown trout egg samples were collected from six rivers. Depth, length, width and stream velocity were measured from redds. In this study I did not succeed to reliably differentiate resident individuals from migrating ones based on carbon and nitrogen isotope ratios. Bigger redds were found on average from areas of deeper water and eggs found from those were heavier on average.

Sisältö

1. JOHDANTO	5
2. TUTKIMUKSEN TAUSTA	5
2.1. Kuteminen ja kutupaikkavalinta.....	7
2.2. Mätimunat ja kehittyminen	10
2.3. Luonnon vakaat isotoopit vaellustutkimuksessa	10
2.3.1. Mitä isotoopit ovat?.....	10
2.3.2 Vakaiden isotooppien analyysi.....	11
2.3.3. Kalojen vaellustutkimus isotoopeilla	11
3. AINEISTO JA MENETELMÄT	12
3.1. Tutkimuskohteet	12
3.2. Taimenen kutupesäinventointi	13
3.3. Suomujen ja mätimunien mittaukset ja isotooppianalyysit	14
3.4. Tilastollinen testaaminen.....	15
4. TULOKSET	15
5. TULOSTEN TARKASTELU	21
5.1. Isotooppianalyysit	21
5.2. Kutupesät ja kuteneiden naaraiden koko.....	23
5.3. Mätimunat	24
5.4. Tulevaisuuden tutkimustarpeet.....	25
KIITOKSET	26
KIRJALLISUUS	26

1. JOHDANTO

Taimen (*Salmo trutta* L.: Salmonidae) on kasvu- ja elinkiertostrategialtaan monimuotoinen kalalaji (Elliott 1994). Osa saman taimenpopulaation yksilöistä voi vaeltaa elämänsä aikana useita kertoja syönnökselle järvelle tai merelle, kun taas toiset yksilöt saattavat viettää koko ikänsä synnyinjoessaan (L’Abee-Lund ym. 1989, Jonsson & Jonsson 1993). Meri- ja järviwaeltavat yksilöt ruokailevat ravintovaroiltaan runsaammilla alueilla ja tästä johtuen ne saavuttavat keskimäärin purojen tai pienten jokien paikallisia yksilöitä suuremman koon ja paremman lisääntymispotentiaalin (Berg & Jonsson 1990, Olsson ym. 2006). Vaelluksen hintana ovat kuitenkin kasvaneet energiakustannukset sekä suurempi predaatoririski (Bohlin ym. 2001, Dieperink ym. 2002). Elinkiertostrategioiltaan erilaiset yksilöt voivat syksyisin risteytyä keskenään jos taimenyksilöt ovat peräisin samaan jokeen kutevista taimenkannoista (Jonsson 1985, Pettersson ym. 2001, Charles ym. 2004). Yksilön ilmiasu, joka on sen perintö- ja ympäristötekijöiden summa, vaikuttaa sen elinkiertostrategiaan (Jonsson & Jonsson 1993, Klemetsen ym. 2003). Naarailta vaellus on yleisempää kuin koirailta suuremman energiantarpeen takia (Jonsson & Jonsson 1993, Klemetsen ym. 2003).

Taimenen ilmiasun (väriyty, koko, muoto) eli fenotyypin perusteella voidaan taimenyksilö yrittää määrittää paikalliseksi tai vaeltajaksi, joskaan tähän menetelmään ei voi täysin luottaa. Mittaamalla hiilen ja typen isotooppien suhteita kalan suomusta voidaan taimenyksilöt kuitenkin määrittää melko luotettavasti joko paikallisiksi yksilöiksi tai merivaeltajiksi. Lisäksi suomujen vuosirenkaiden kasvunopeuksista voidaan laskea meressä tai järvessä vietetty aika eli niin sanottu nopean kasvun jakso (Satterfield & Finney 2002).

Tutkimuksen ensisijaisina hypoteeseina oli: 1.) Pyrkä selvittämään voidaanko taimenen mätimunista mitattujen hiilen ja typen vakaiden isotooppien suhteilla erottaa paikallinen ja järviwaeltava naarastaimen luotettavasti toisistaan. Oletuksena oli, että järvi- ja jokialueet eroavat isotooppisesti riittävän paljon toisistaan, jotta mätimunille tehtävällä isotooppianalyysillä voidaan erottaa kuteneet vaelluksen tehneet ja vaeltamattomat naaraat toisistaan. 2.) Tarkoituksena oli myös selvittää, onko vaeltajien ja paikallisten naaraiden kaivamien kutupesien pituuksissa tai muissa mitatuissa muuttujissa merkitsevää eroa. Oletuksena oli, että vaelluksen tehneet suuremmat naarastaimenet tekevät suuremman kutupesän ja esimerkiksi kutupesän pituutta voidaan käyttää jatkossa erottamaan paikallisten ja vaeltavien naaraiden tekemät kutupesät toisistaan.

2. TUTKIMUKSEN TAUSTA

Taimen kuuluu lohikalojen heimoon ja kirjallisuudessa siitä on erotettu kolme eri ekologista muotoa; purotaimen (*S. trutta morpha fario*), järvitaimen (*S. trutta m. lacustris*) ja meritaimen (*S. trutta m. trutta*), jotka eroavat toisistaan elinkiertostrategioidensa suhteen (Elliott 1994). Kolmen eri nimityksen käyttäminen esimerkiksi Suomessa on kuitenkin jokseenkin vanhoillista ja esimerkiksi pienen taimenyksilön määrittäminen puro- tai järvitaimeneksi lähes mahdotonta. Eri nimien käytön sijaan tulisi käyttää yleisnimeä taimen, ja mahdollisena lisämäärittäksenä paikallinen tai vaeltava taimen.

Paikalliset taimenet viettävät yleensä koko elämänsä synnyinjoessaan. Kalat voivat elää hyvinkin pienissä puroissa saavuttamatta koskaan kovin suurta kokoa, mutta myös suuremmissa joissa osa yksilöistä voi jäädä elämään jokeen saavuttaen mahdollisesti jopa 60–65 cm pituuden (Oraluoma 2011). Pienten purojen taimenpopulaatiot voivat muodostaa

kääpiöityneitä kantoja osin ravinnonpuutteen takia. Paikallisilla yksilöillä sukukypsyyskoko on usein meri- ja järvivaeltavaa taimenta huomattavasti pienempi (Klemetsen ym. 2003). Merelle vaeltavat yksilöt kuuluvat anadromiseen vaellustyyppiin eli ne ovat syönnöksellä muutaman vuoden merellä tai jokisuun läheisyydessä (Jonsson & Jonsson 2002) ja nousevat sen jälkeen takaisin synnyinjokiinsa lisääntymään. Merivaeltavat taimenet saavuttavat keskimäärin näistä kolmesta muodosta suurimman koon, joskin myös suurilla järvillä taimenet voivat kasvaa jopa 13–15 kg:n painoisiksi. Suuremman koon ansiosta merivaeltajilla on myös parempi lisääntymispotentiaali (Acolas ym. 2008). Järvelle syönnökselle vaeltavat taimenet ovat lähtöisin puroista tai joista (Klemetsen ym. 2003) saavuttaen paikallisia yksilöitä suuremman koon ja paremman lisääntymispotentiaalin. Järvivaeltavat taimenet kuuluvat potamodromiseen vaellustyyppiin eli ne nousevat syksyisin järvistä jokiin ja suurehkoihin puroihinkin kudulle, mutta myös järven alapuolisiin virtavesiin suuntautuva kutuvaellus on mahdollista joissakin taimenpopulaatioissa.

Vaellusten hyötynä on pääsy paremmille ruokailualueille, mikä mahdollistaa nopeamman kasvun ja siten paremman kilpailukyvyn niin ravinnosta, tilasta kuin parinvalinnassa (Jonsson 1985, Klemetsen ym. 2003). Lisäksi suuremmat naaraat tuottavat suurempia mätimunia, jolloin niistä kuoriutuneiden poikasten selviytyvyys ja kasvu paranee (Einum & Fleming 1999). Vaellus vaatii vastaavasti enemmän resursseja kuin paikalliseksi jääminen, lisäksi saaliiksi joutumisen riski kasvaa (Berg & Jonsson 1990). Syönnösvaellukselle lähtevät yksilöt saattavat kohdata lisäksi paikallisia yksilöitä suuremman kalastuspaineen ja voivat joutua saaliiksi ilman, että ne ovat ehtineet lisääntyä. Tällaisessa tapauksessa vaellukselle ohjaavien perintötekijöiden osuus populaatioissa saattaa vähentyä (Gross 1987, Näslund 1993). Suomessa useimmilla järvillä kalastuspaine on huomattavan korkea ja luonnonvarainen villi ja vaeltava taimen on katoamassa tai kadonnut lähes kokonaan useista virtavesistä (Syrjänen & Valkeajärvi 2010).

Yksilön perintö- ja ympäristötekijät vaikuttavat siihen, lähteekö taimen vaellukselle vai jääkö se paikalliseksi (Jonsson & Jonsson 1993, Klemetsen ym. 2003). Kudun aikainen stressi voi vaikuttaa hormonaalisesti naaraan mätimuniin ja näkyä poikasissa myöhemmin kasvuhäiriöinä tai käyttäytymisessä (McCormick 1998, Eriksen ym. 2006). Vaeltavien kalojen jälkeläisillä on luultavammin suurempi taipumus lähteä syönnösvaellukselle kuin paikallisten yksilöiden jälkeläisillä. Myös ympäristöolot, kuten vähävetinen kesä, poikkeuksellinen veden lämpötila tai kilpailu ruuasta, voivat vaikuttaa kalan vaellukselle lähtöön ja sen ajoittumiseen (Jonsson & Jonsson 1993). Naaraiden lisääntymiseen vaatiman suuremman energiantarpeen takia on vaeltajien joukossa keskimäärin suhteellisesti suurempi osa naaraita kuin koiraita (Jonsson & Jonsson 1993, Klemetsen ym. 2003). Keskimäärin taimenet lähtevät vaellukselle noin parin vuoden ikäisenä. Sekä populaatioiden välistä että populaation sisäistä vaihtelua esiintyy vaellukselle lähtöiässä (Jonsson & Jonsson 2002). Keskisessä Suomessa tehtyjen joesta pyydettyjen taimenten merkintöjen perusteella taimenet lähtevät vaellukselle 2–5 –vuotiaina (Syrjänen ym. 2014). Vaellus tapahtuu yleensä loppukeväästä/alkukesästä (Klemetsen ym. 2003, Syrjänen ym. 2014a, b). Nopeammin kasvavat taimenenpoikaset lähtevät yleensä hitaammin kasvavia yksilöitä aiemmin ja pienikokoisempina vaellukselle (Forseth ym. 1999). Koiraat voivat palata takaisin kotijokeensa jo samana syksynä, kun taas naaraspuoliset yksilöt voivat viettää useammankin vuoden meressä tai järvessä, ennen kuin palaavat syksyllä synnyinjokeensa kudulle. Eri elinkiertostrategian valitsevat yksilöt voivat paritella jos taimenyksilöt kohtaavat syksyllä synnyinjoessaan kutuaikaan (Jonsson 1985, Hindar ym. 1991, Pettersson ym. 2001, Charles ym. 2004). Kudun jälkeen osa yksilöistä voi jäädä

talvehtimaan jokeen toisten vaeltaessa takaisin järvelle tai mereen (Jonsson & Jonsson 2002, 2009).

Taimenen vaellustutkimuksia, liittyen syönnös- tai kutuvaelluksiin, on tehty paljon erilaisten kalamerkintöjen tai telemetriaseurannan avulla. Tutkimuksen kohteena on useinmiten kuitenkin ollut merivaeltava taimen (Svendsen ym. 2004, Rubin ym. 2004), järvivaeltavan taimenen jäädessä vähemmälle huomiolle (Rustadbakken ym. 2004, Saraniemi ym. 2008). Myös Suomessa taimenten järvivaelluksia on tutkittu lähinnä erilaisten kalamerkintöjen sekä telemetriaseurantojen avulla. Telemetriaseuranta on kallista ja Carlin- tai ankkurimerkatuista taimenista ei välttämättä saada merkkipalautuksia järviltä. Keski-Suomen alueella kalamerkkien palautusprosentti on ollut noin 5 prosentin luokkaa (Syrjänen ym. 2014b). Kymijoen vesistöissä sijaitsevilla virtavesillä on vuosina 1999–2013 merkattu Carlin- tai T-ankkurimerkeillä yhteensä 5762, pääosin villiä, taimenta. Näistä kaloista on tullut merkkipalautuksia järviltä, järvien yläpuolisilta virtavesiltä tai järveltä synnyinjokeen kutemaan palanneista kaloista yhteensä 108 kappaletta (Syrjänen ym. 2014b). Merkintätutkimusten lisäksi vain DNA:n mikrosatelliitteja on käytetty Inarijärveen laskevien jokien taimenpopulaatioiden vaelluskäyttäytymisen tutkimiseen (Swatdipong ym. 2010). Suomessa vastaavia tutkimuksia ei ole tehty tässä työssä käytetyillä vakaiden isotooppien suhteisiin perustuvalla menetelmällä. Uusi tieto taimenten vaelluskäyttäytymisestä on tarpeen, koska napapiirin eteläpuolisilla alueilla järvivaeltava taimen on määritetty erittäin uhanalaiseksi lajiksi (Rassi ym. 2010).

Taimenen kutupesäinventoinneilla saadaan tietoa kutukannan vuosittaisesta koosta, kutupaikkavalinnoista sekä myös esimerkiksi koskikunnostusten onnistumisesta. Lisäksi kutupesän koon perusteella voidaan karkeasti arvioida kutuneen naaraan kokoa ja mahdollisten järvivaeltavien naaraiden osuutta kutukannasta. Suomessa kutupesäinventoinneissa järvivaeltavan naaraan tekemän kutupesän minimipituutena on käytetty 2,5–3,0 metriä (Syrjänen ym. 2013). Kymijoen vesistöalueella pienemmissä virtavesissä kutupesien pituus on ollut 2000-luvulla keskimäärin 1,5–2,0 m. Kuusamossa Oulanka- ja Kuusinkijoella, joissa kutee järvelle vaeltavat villit ja villiintyneet poikasistutuksista peräisin olevat yksilöt, on pesien keskipituus ollut 2,5–3,1 m (Syrjänen, julkaisematon). Esimerkiksi Ruotsissa muutamassa Vättern-järveen laskevassa pienessä joessa, joissa kaikissa kutee järvivaeltava taimen, kutupesien keskipituus oli syksyllä 2012–2013 2,6–3,0 m (Syrjänen ym. 2013). Kutupesän pituuteen vaikuttaa kuitenkin naaraan koon lisäksi myös pohjan raekoko ja virrannopeus (Wollebæk ym. 2008). Pienikokoiset rakeet lähtevät helpommin virran mukaan naaraan kaivaessa kuoppaa muodostaen näin pidemmän pesän. Kutupesän hännän eli harjanteen pituuden perusteella voidaan myös suuntaa-antavasti arvioida kutuneen taimennaaraan kokoa (Crisp & Carling 1989). Myös muilla lohikaloilla tehdyissä tutkimuksissa on havaittu kutupesän hännän pituuden korreloivan merkitsevästi naaraan pituuden kanssa (Edo ym. 1999).

2.1. Kuteminen ja kutupaikkavalinta

Taimen kutee syksyisin virtaavien vesien kivi- ja sorapohjille, kun veden lämpötila on 3–11 °C (Zimmer & Power 2005). Taimenten on havaittu kutevan jonkun verran myös järvissä alueilla, joissa pohjavettä purkaantuu pohjan läpi. Syiksi tähän on arveltu muuan muassa vakaampia veden lämpötiloja sekä pienempää sedimentaatiota, vaikka purkautuva pohjavesi lienee muuten vähähappisempaa kuin pintavesi (Brabrand ym. 2002). Keskisessä Suomessa on havaittu taimenen alkavaa kutukäyttäytymistä, kun veden lämpötila on ollut 10–14 °C (henkilökohtainen havainto). Tšekissä 2002–2004 tehdyssä tutkimuksessa havaittiin taimenten kutevan kun veden lämpötila oli 6–8 °C (Piecuch ym. 2007). Suomessa taimen kutee syyskuun ja joulukuun välisenä aikana, pohjoisessa aiemmin kuin

etelässä. Tarkkaan kudun ajoittumiseen vaikuttaa sekä päivän pituus että veden lämpötila. Jokien ja populaatioiden välillä voi olla huomattavaakin vaihtelua kudun ajankohdassa (Armstrong ym. 2003). Veden lämpötila on tärkein ympäristötekijä, joka vaikuttaa fysiologisten muutosten nopeuteen kudun aikana. Koko kututapahtuma voi kestää jopa kuukauden, naaraiden aktiivisimman ajan kestäessä noin viikon verran (Louhi & Mäki-Petäys 2003).

Virtaaman on havaittu vaikuttavan vaihtelevasti kutemaan nousevien kalojen jokeen nousuun, riippuen osin joen koosta. Kasvava virtaama joessa, tiettyyn rajaan asti, vaikuttaa positiivisesti lohikalojen kudulle nousuun jokiin (Jonsson & Jonsson 2011). Varsinkin pienissä virtavesissä kalojen nousu jokeen on havaittu korreloivan positiivisesti virtaaman kanssa (Svendsen ym. 2004, Piecuch ym. 2007), kun taas isommissa joissa kalat voivat nousta suhteellisesti suuremmalla virtaamavaihtelulla. Kanadassa ja Euroopassa tehdyissä tutkimuksissa havaittiin lohien ja taimenten suosivan laskevan virtaaman vaihetta (Lilja & Romakkaniemi 2003, Svendsen ym. 2004). Pieniin puroihin ja jokiin kudulle nousevat kalat voivat jäädä odottamaan jokisuuhun sopivia ympäristöolosuhteita. Pienissä joissa kalat eivät myöskään välttämättä nouse kutemaan ennen kuin ne ovat siihen lähes täysin valmiita (Jonsson & Jonsson 2011). Gotlannissa pienellä taimenjoella tehdyssä tutkimuksessa havaittiin noin kahden kolmanneksen naaraista kutevan joko samana tai seuraavana yönä niiden noustua jokeen (Rubin ym. 2004). Isommissa joissa kalat saattavat nousta jokeen jo alkukesästä, mutta hakeutuvat kutualueille vasta syksyllä vesien viilennettyä (Saraniemi ym. 2008). Mistassini-joella Kanadassa järvilohien kutuvaellus kesti kesäkuun puolivälistä elokuun puoliväliin, kudun tapahtuessa lokakuun puolivälissä (Trépanier ym. 1996). Aiemmin jokeen nousseet kalat olivat keskimäärin isompia ja viettäneet pidemmän ajan järvellä kuin myöhemmin jokeen nousseet yksilöt.

Koiraat saapuvat kutualueille ennen naaraita ja ne kilpailevat keskenään reviiireistä. Naaraat saapuvat alueelle myöhemmin ja etsivät aktiivisesti kutemiseen sopivaa pohjaa ja voivat olla aggressiivisia toisia naaraita kohtaan. Ne voivat testata useita alueita ennen lopullista kutupesän kohtaa. Suurimmat naaraat valtaavat parhaat kutualueet. Vahvimmasta koiraasta tulee naaraan pääasiallinen parittelukumppani mutta myös pienemmät koirat voivat päästä jatkamaan sukua. Naaraan parittelukumppanin valinnassa myös koiraan värityksellä sekä rasvaevän koolla voi olla vaikutusta (Jonsson & Jonsson 2011). Sopivan kutualueen löydyttyä naaras alkaa puhdistaa pohjaa ja kaivaa kuoppaa kääntymällä sivuttain ja värisyttämällä nopeasti pyrstöään. Tällä tavoin pohjalla oleva orgaaninen aines poistuu sekä pienemmät kivet liikkuvat alavirtaan muodostaen kutupesän hännän loppuosan. Pohjan puhdistuessa myös sorapatjan sisäinen happitilanne paranee. Naaras testaa välillä pyrstön avulla pesän valmiutta ja tarvittaessa jatkaa kaivamista, mutta myös pesän hylkääminen tässä vaiheessa on mahdollista. Myös mahdolliset häiriötekijät, kuten ihminen tai muut eläimet, voivat saada naaraan keskeyttämään kuopan kaivamisen ja vaihtamaan kutupaikkaa joessa. Kun naaras on valmis, siirtyvät koiras ja naaras vierekkäin. Molemmat väristyvät ruumistaan ja naaras laskee mätimunat pohjalle koiraan hedelmöittäessä ne. Tämän jälkeen naaras siirtyy ylävirtaan ja peittää mätimunat soran sisään muodostaen näin munataskun. Isompien naaraiden kohdalla tapahtuma voi toistua useita kertoja, kunnes pesä on kokonaan valmis. Elliottin ja Hurleyn (1998) tutkimuksessa havaittiin pesien sisältävän 2–5 munataskua.

Esteven (2005) mukaan varsinkin isommat naarastaimenet voivat tehdä usemman kutupesän. Rubinin ym. (2004) ja Elliottin ja Hurleyn (1998) tutkimuksissa naarastaimenet kaivoivat sen sijaan ainoastaan yhden kutupesän. Naaraan kaivaessa usemman pesän, pesät voivat tällöin olla osin vierekkäin tai päällekkäin tai eri puolilla koskea (Klemetsen ym. 2003). Elliottin (1984) Black Brows Beck -joella tekemässä tutkimuksessa

taimennaaraiden havaittiin tekevän vain yhden kutupesän. Taggartin ym. (2001) eräällä Dee -joen latvajoella tehdyssä tutkimuksessa havaittiin, että yli 50 % lohikoiraista ja -naaraista oli osallisena useammassa kuin yhdessä kutupesässä. Yksi naaras teki jopa kuusi kutupesää, yhden koiraan ollessa osallisena seitsemässä eri kutupesässä. Saman naaraan kutupesien väliset etäisyydet vaihtelivat muutamista metreistä jopa muutamiin kilometreihin. Essingtonin ym. (1998) ja Youngsonin ym. (2010) tutkimuksissa havaittiin taimenen suosivan päällekkäisiä tai hyvin läheisiä alueita aiemmin tehtyjen kutupesien kanssa. Aiemmin tehdyn kutupesän päälle kuteminen voi vähentää poikasten välistä kilpailua. Lisäksi entisestään puhdistetun kutusoraikon sisällä on parempi happitilanne, mikä siten voi parantaa poikasten selviytyvyyttä. Aiemmin puhdistettuun sorikkoon on myös helpompi haudata mätimunat, mikä vähentää naaraan kutemiseen kuluttamaa energian määrää (Essington ym. 1998). Isoimmat koiraat voivat hedelmöittää useiden naaraiden mätimunat, kun taas pienemmät koiraat saattavat pysytellä isompien naaraiden lähistöllä ja tilaisuuden tullessa osallistuvat myös mätimunien hedelmöitykseen. Yhdessä kutupesässä voi siten olla useammankin koiraan hedelmöittämiä mätimunia. Kutualueet pysyvät vuosittain melko samoina, tosin pientä ympäristömuuttujista aiheutuvaa vaihtelua voi olla (Rubin 2004, Radtke 2008, Jonsson & Jonsson 2011).

Suuremmat naarasyksilöt kutevat yleensä syvemmillä alueilla ja suurempiin virrannopeuksiin sekä hautaavat mätimunat syvemmälle soran sisään (Ottaway ym. 1981). Elliottin (1984) tutkimuksessa ei kuitenkaan havaittu merkitsevää riippuvuutta kuteneen naaraan koon sekä mätimunien hautaamissyvyyden välillä. Mitä suurempi naaras, sen karkeampaa on yleensä myös pohjalla olevan soran raekoko. Taimennaaraiden on havaittu suosivan kutualueiksi sellaisia kohtia, joissa pohja koostuu vaihtelevan kokoisista sorapartikkeleista ja joistakin isommista kivistä (Jonsson & Jonsson 2011). Liian pienikokoisen soran sisään haudatuista mätimunista ja sittemmin kuoriutuneista poikasista voi merkittävä osa jäädä vangiksi soran sisään (Sternecker & Geist 2010). Taimenen lisäksi myös muilla lohikaloilla on havaittu samansuuntaisia tuloksia naaraan koon ja kutupesästä mitattujen muuttujien välillä (van den Berghe & Gross 1984, Fleming 1996). Eräällä norjalaisilla joilla tehdyssä tutkimuksessa havaittiin taimenten kutevan jopa yli kahden metrin syvyyteen (Wollebæk ym. 2008). Crispin ja Carlingin (1989) sekä Grost ym. (1990) tutkimuksissa havaittiin, että taimenten minimivirrannopeus kutupesän suhteen on noin 15–20 cm s⁻¹. Useissa tutkimuksissa ei ole kuitenkaan mainittu, miltä syvyydeltä virrannopeus on mitattu. Wollebækin ym. (2008) tutkimuksessa keskimääräinen virrannopeus kutupesän kuopan edessä 5 cm pohjan yläpuolella oli 29 cm s⁻¹. Tammelan (2009) mukaan taimen suosii Keski-Suomen koskilla kutualueinaan 20–60 cm s⁻¹ virrannopeuksia, 60–80 cm syvyyttä sekä halkaisijaltaan 16–64 mm olevia sorapartikkeleita. Kymijoen vesistöalueella 2000–2012 tehdyissä kutupesälaskennoissa keskimäärin 70 % pesistä sijaitsi korkeintaan 50 cm päässä suojapaikasta (Syrjänen ym. 2013). Suojapaikaksi laskettiin yli 40 cm halkaisijaltaan oleva kivi, rantapenkki tai yli 1 m pitkä ja 10 cm paksu puun runko. Varsinkin pienemmissä joissa pesät sijaitsivat usein koskialueilla olevien pienten peilimäisten alueiden loppupäässä, jossa pohja viettää ylöspäin sekä virtaus kiihtyy. Liettuassa mereen vaeltavalla taimenella tehdyssä tutkimuksessa tutkituista kutupesistä lähes 40 % sijaitsi alle kahden metrin päässä suojasta (Nika ym. 2011).

Crisp & Carling (1989) tutkivat kutupesän koon yhteyttä kuteneen taimennaaraan kokoon. Tutkimuksessa tarkkailtiin soraikoilla olevia taimen- ja lohinaaraita kutu-aikaan. Kun kudun todettiin yksilön kohdalla olevan ohi, kala pyydystettiin sähkökalastamalla. Tämän jälkeen kalan pituus mitattiin sekä otettiin muut tarvittavat tiedot kalasta. Kutupesästä mitattiin kuopan ja hännän pituus ja leveys sekä syvyys kuopasta, hännästä

sekä kolmesta kohtaa kuopan ympäriltä. Virrannopeus mitattiin vesipatsaan 60 % syvyydeltä kutupesästä sekä kolmesta kohtaa kutukuopan ympäriltä. Tutkimuksessa havaittiin merkitsevä lineaarinen regressio kutuneen naaraan pituuden ja kutupesän hännän pituuden välillä. Kutupesän pituuteen vaikuttavat kuitenkin naaraan koon lisäksi myös virtaama ja pohjan raekoko, joten kutuneen naaraan pituuden laskeminen kutupesän hännän pituuden perusteella ei välttämättä anna kovin tarkkoja arvioita.

Kudun jälkeen naaraat poistuvat yleensä melko nopeasti kutualueilta (Radtke 2008). Koiraat sen sijaan voivat jäädä vartiomaan kutupesän lähetyville pidemmäksi aikaa (Rubin ym. 2004). Isoissa joissa, joissa kalat ovat vaeltaneet pitkän matkan kutualueille, voivat kalat jäädä myös talvehtimaan jokialueen syvempiin kohtiin, palaten järvelle vasta seuraavana keväänä (Saraniemi ym. 2008).

2.2. Mätimunat ja kehittyminen

Hedelmöityneet mätimunat kehittyvät talven yli joen pohjassa sorapeitteen sisällä. Poikaset kuoriutuvat Suomessa keväällä maaliskuu-toukokuun tienoilla, kun tarvittavat päiväasteet on saavutettu. Päiväasteilla tarkoitetaan mädin hedelmöityksestä kuoriutumiseen vaadittavaa aikaa. Yksiasteisessa vedessä kertyy vuorokaudessa yksi päiväaste. Kehittyminen mätimunasta kuoriutuneeksi poikaseksi voi kestää jopa yli 200 vuorokautta, jos veden lämpötila talven aikana on lähellä nollaa (Louhi & Mäki-Petäys 2003). Keski-Suomessa tehdyissä kokeissa, päiväasteita vaadittiin noin 250–365, jotta 95 % mätimunista kuoriutui (Syrjänen ym. 2008).

Syönnösvaelluksella järvellä käyneet suurempikokoiset taimennaaraat tuottavat halkaisijaltaan suurempia mätimunia (Jonsson & Jonsson 2011). Myös muissa tutkimuksissa on havaittu taimenen mätimunien kuivamassan (Ojanguren ym. 1996) sekä tuoremassan (Jonsson & Jonsson 1999) korreloivan positiivisesti naaraan koon kanssa. Paikallisten naaraiden mätimunien kuivamassan on havaittu kuitenkin eräissä tutkimuksissa olevan 10 % suurempi kuin ensimmäistä kertaa kutevien merivaeltavien naaraiden (Jonsson & Jonsson 1999). Mätimunien koossa on kuitenkin vaihtelua populaatioiden välillä ja sisällä johtuen osin kutevien naaraiden koosta ja iästä (Ojanguren ym. 1996). Mätimunia on suuremmilla naarailta ruumiin massa suhteutettuna kappalemääräisesti vähemmän kuin pienemmillä lajitovereilla. Mätimunien optimikoko on kuitenkin se, joka maksimoi lisääntymiskykyisten ja lisääntymisikään selvinneiden poikasten määrän. Suuremmista mätimunista kuoriutuu suurempia poikasia, jotka pystyvät käyttämään paremmin erikokoista ravintoa ja mahdollisesti myös selviytyvät paremmin ravintopulan aikana (Jonsson & Jonsson 2011). Isomman naaraan suuremmat mätimunat kestävät myös paremmin alhaisia happipitoisuuksia (Einum ym. 2002). Kuoriuduttuaan poikaset viettävät vielä 5–10 viikkoa veden lämpötilasta riippuen soran sisässä ruskuaispussin sisältämän ravinnon turvin (Syrjänen ym. 2008). Tämän jälkeen poikaset nousevat soran sisästä ja alkavat käyttää ulkoista ravintoa (Rubin 1998).

2.3. Luonnon vakaat isotoopit vaellustutkimuksessa

2.3.1. Mitä isotoopit ovat?

Kaikilla alkuaineilla on luonnossa vaihtelua atomimassassa johtuen neutronien eri määristä atomin ytimessä. Näitä erimassaisia muotoja kutsutaan alkuaineen isotoopeiksi. Neutronien määrän vaihtelu ei kuitenkaan vaikuta alkuaineen kemiallisiin ominaisuuksiin, mutta ne mahdollistavat saman alkuaineen eri isotooppien suhteellisen koostumuksen määrittämisen aineesta. Useilla alkuaineilla osa isotoopeista on vakaita, mutta joidenkin alkuaineiden isotoopit hajoavat itsestään radioaktiivisesti ajan mittaan (Jardine ym. 2003).

2.3.2 Vakaiden isotooppien analyysi

Vakaiden isotooppien analyysi perustuu alkuaineiden eri massaisten muotojen pitoisuuksien suhteiden vertailuun. Ekologisissa tutkimuksissa mitattavia isotooppeja ovat erityisesti hiili (C), typpi (N) ja rikki (S). Lisäksi isotooppimäärittämiä voidaan tehdä myös hapestä (O) ja vedystä (H) (Jardine ym. 2003).

Isotooppipitoisuuksien mittaaminen (Stable Isotope Analysis, SIA) tapahtuu isotooppimassaspektrometrillä (Stable Isotope Ratio Mass Spectrometry, SIRMS). Isotooppien koostumuksia ilmoitettaessa käytetään δ -arvoja, jotka ovat tuhannesosien eroja (‰) standardimääriin nähden (Jardine ym. 2003). Isotooppisuhteiden laskemiseen käytetään kaavaa:

$$\delta X = [(R_{\text{NÄYTE}} / R_{\text{STANDARDI}}) - 1] * 10^3,$$

jossa X on alkuaineen raskaampi isotooppi (^{13}C , ^{15}N , ^{34}S). R on isotooppien $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$, $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ tai $^{34}\text{S}/^{32}\text{S}$, joko näytteiden tai standardien, suhde. Maailmanlaajuiset isotooppien mittauksissa käytettävät standardiarvot ovat määritelty hiillelle PeeDeen alueen (Etelä-Kalifornia) kalkkikivestä, typelle ilmakehän tyyppisestä sekä rikille Canyon Diablon meteoriittista alkuperää olevasta troiliitista (Jardine ym. 2003). Kasvu δX -arvoissa ilmentää raskaamman isotoopin määrän kasvua ja lasku sen pienenemistä. Matalan δX -arvon omaava materiaali sisältää siis vähemmän isotoopin raskaampaa muotoa ja on siten ”köyhtynyt” suhteessa materiaaliin, jolla on korkeampi, raskaan isotoopin suhteen ”rikastunut” δX -arvo.

2.3.3. Kalojen vaellustutkimus isotoopeilla

Vakaiden isotooppien analyysiä on käytetty noin viimeisen 35 vuoden ajan ravintoverkkojen rakenteiden selvittämiseen ja eläinten liikkeiden tutkimiseen niin maalla, ilmassa kuin vedessä (McConnaughey & McRoy 1979, Cabana & Rasmussen 1996). Maaperän tai vesistöjen alkuaineiden suhteissa on maantieteellistä vaihtelua, joka heijastuu myös eri isotooppien suhteisiin ravintoverkossa (Peterson & Fry 1987). Myös biologiset prosessit, kuten yhteyttävien kasvien perustuotanto maalla ja meressä, aiheuttavat alueiden välisiä eroja isotooppisuhteissa (Peterson & Fry 1987). Eläimiin tämä isotooppileima siirtyy pääasiassa ravinnon kautta. Isotooppileima ravintokohteessa onkin suoraan verrannollinen sitä syövään eläimeen (Jardine ym. 2003). Eläinten vaelluksista tehtävät päätelmät pohjautuvat niiden käyttämään isotooppisuhteiltaan erilaiseen ravintoon eri alueilla (Hershey ym. 1993, Doucett ym. 1999a, Hobson ym. 1999). Esimerkiksi Linnansaari ym. (2010) käyttivät hiilen, typen ja vedyn suhteen tehtäviä isotooppianalyysijä selvittääkseen lohien vaelluspoikasten alkuperäisiä kasvualueita Torniojoen vesistöissä.

Vakaiden isotooppien analyysiin perustuvassa kalojen vaellustutkimuksessa isotooppipitoisuuksia voidaan mitata kalan eri osista kuten suomuista, lihaksista, mätimunista, otoliiteista, rasvaevästä tai koko kalasta (Schwarcz ym. 1998, Doucett ym. 1999a, Sweeting ym. 2007). Mätimunat heijastavat sekä hiilen että typen suhteen enimmäkseen kutuneen naaraan isotooppisuhteita (Grey 2001). Naaraan isotooppisuhteet alkavat heijastua mädin munasoluihin aineenvaihdunnan myötä loppukevällä, noin 6–8 kuukautta ennen kutemista, jolloin gonadien nopea kasvu alkaa (Acolas ym. 2008). Skotlannissa taimenella tehdyssä tutkimuksessa havaittiin mätimunista saatujen $\delta^{13}\text{C}$ ja $\delta^{15}\text{N}$ -arvojen olevan $1,5 \pm 0,8$ ‰ ja $0,8 \pm 0,4$ ‰ pienempiä verrattuna naaraan lihaksesta määritettyihin arvoihin (Grey 2001).

Isotooppisuhteet kalan kudoksissa kuitenkin muuttuvat nopeasti sen jälkeen, kun ruskuaispussin ravinnon kuluttanut poikanen alkaa käyttää ulkoista ravintoa. Mätimunista tehtyä hiilen ja typen isotooppianalyysia on käytetty erottamaan paikalliset ja merelle vaeltavat taimenet toisistaan (McCarthy & Waldron 2000, Acolas ym. 2008). Pohjois-Amerikassa Ontario-järveen laskevissa joissa tehdyssä tutkimuksessa pystyttiin mätimunille hiilen ja typen suhteen tehtävällä isotooppianalyysillä erottamaan saman kesän järvilohi-istukkaiden sekä villiintyneiden laitosalkuperää olevien istukkaiden tekemät kutupesät toisistaan (Fitzimons ym. 2013). Isotooppisuhteet kudoksissa muuttuvat ajan myötä, jos kala esimerkiksi siirtyy joesta mereen tai merestä jokeen (Acolas ym. 2008). Isotooppisuhteiden muutosnopeus vaihtelee eri kudosten välillä (Bearhop ym. 2004). Nopeasti uudistuvat kudokset, kuten maksa, heijastavat nopeasti ravinnossa tapahtuvia isotooppien suhteiden muutoksia, toisin kuin hitaasti uusiutuva, kuten luukudos (Bearhop ym. 2004). Nopeasti kasvavilla ja vilkkaan aineenvaihdunnan omaavilla kaloilla on isotooppisuhteiden muutos myös nopeaa (Doucett ym. 1999b).

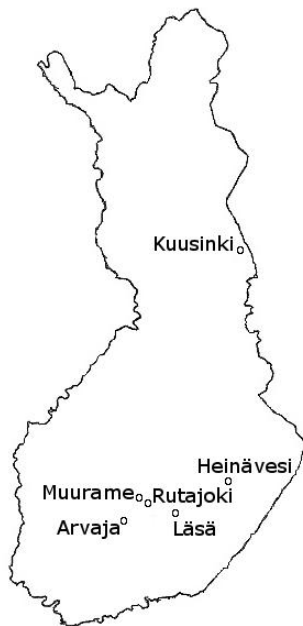
Isotooppisuhteista voidaan melko luotettavasti määritellä, onko kyseessä oleva taimenysilö viettänyt suurimman osan eliniästään paikallisena, vaeltamattomana kalana joessa vai onko kyseinen yksilö käynyt syönnösvaelluksella meressä. Meressä elävillä kaloilla $\delta^{13}\text{C}$ ja $\delta^{15}\text{N}$ -arvot ovat tyypillisesti korkeammat kuin makeassa vedessä elävillä. (Doucett ym. 1999a, Post 2002). Kalan $\delta^{15}\text{N}$ -arvo on yhteydessä sen ravintoketjutasoon (Doucett ym. 1999b). $\delta^{13}\text{C}$ -arvoa puolestaan käytetään usein, kun arvioidaan ravinnon tai ravintoketjun energialähteen alkuperää. Taimenen ruokaillessa merivaelluksellaan korkeammalla ravintoverkon tasolla on myös typen isotooppiarvo suurempi (Kling ym. 1992, Cabana & Rasmussen 1994). Esimerkiksi Peterson & Fryn (1987) tutkimuksessa on ilmoitettu keskiarvoksi ^{15}N -muutoksille trofiatasojen välillä 3,2 ‰, kun taas hiilen vastaava muutos on 0,2 ‰. Myös France ja Peters (1997) saivat useita tutkimuksia käsittävässä tutkimuksessaan keskiarvoksi hiilen muutokselle trofiatasolta toiselle 0,2 ‰. Vander Zandenin ja Rasmussenin (2001) tutkimuksessa typen muutokselle trofiatasolta toiselle saatiin vastaavasti keskimäärin 3,49 ‰. Tässä työssä pyritään käyttämään hyväksi oletettavasti huomattavasti pienempiä eroja vakaiden isotooppien suhteissa jokien (paikalliset taimenet) ja järvien (vaeltavat taimenet) välillä, joten lienee haastavampaa erottaa, onko taimen käynyt syönnöksellä järvellä vai pysytellyt joessa.

3. AINEISTO JA MENETELMÄT

3.1. Tutkimuskohteet

Tutkimuskohteina tässä tutkimuksessa ovat Päijänteeseen laskevat Joutsan Rutajoki, Muuramen Muuramenjoki ja Kuhmoisten Arvajan reitti, Puulaveteen laskeva Kangasniemen Läsäkoski, Haukiveteen laskevan Heinäveden reitin Kermankoski, Haapakoski ja Vihonvuonne sekä Kuusamon Ala-Vuotunkijärvestä alkunsa saava ja Oulankajoen kautta Venäjän puolelle Paanajärveen ja siitä Pääjärveen laskeva Kuusinkijoki (Kuva 1). Joutsan Rutajoki on 5,7 km pitkä, pienimuotoinen jokireitti, joka laskee Rutajärvestä Rutalahteen (pudotuskorkeus 44,8 m) Päijänteen itärannalla. Jokiosuudella vuorottetelevat koskiosuudet ja hidasvirtaisemmat osuudet sekä kaksi pientä lampiosuutta jokireitin yläosilla. Rutajärven luusuassa oleva säännöstelypato säännöstelee joen virtaamaa. Muuramenjoki on noin 1,5 km mittainen jokipätkä Muuramessa, laskien Muuratjärvestä Muuramenlammen kautta Päijänteeseen, Lehtisselälle Pudotuskorkeutta Muuramenjoella on 11,8 m. Arvajan reitti on lähes 20 km pituinen jokireitti Kuhmoisissa. Joki saa alkunsa Isojärvestä ja virtaa hidas- ja kiivasvirtaisempien osuuksien ja muutamien pienten järvimäisten osuuksien kautta Arvajanlahteen, Päijänteeseen. Reitillä on

pudotuskorkeutta lähes 41 metriä. Heinäveden reitin aineisto on kerätty kolmelta lähekkäiseltä koskiosuudelta. Kosket ovat luonteeltaan enemmänkin lyhyitä ja vuolaita reittikoskia. Tutkimuskoskien ylä- ja alapuolisen järvien välillä on pudotuskorkeutta 3,3 m. Kuusinkijoki saa alkunsa Kuusamon Ala-Vuotunkijärvestä. Se laskee noin 20 km matkan ennen kuin yhtyy Oulankajokeen ja jatkaa matkaansa Venäjän puolella noin 10 km laskien Paanajärveen. Läsäkoski sijaitsee Kangasniemen ja Mikkelin rajalla. Joki virtaa noin neljän kilometrin matkan Rauhajärvestä Puulan Vuojaselälle. Matkalla pudotuskorkeutta kertyy 5,4 metriä.

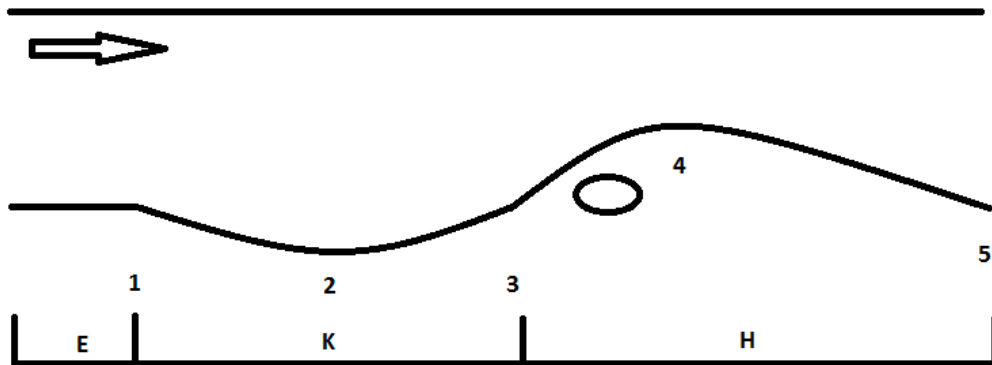


Kuva 1. Tutkimuskohteiden maantieteelliset sijainnit. Kuusinki = Kuusinkijoki, Heinävesi = Heinäveden reitti, Läsä = Läsäkoski, Muurame = Muuramenjoki ja Arvaja = Arvajen reitti.

3.2. Taimenen kutupesäinventointi

Kutupesäinventointi tapahtui kahlaamalla joessa noin 1,0–1,2 metrin syvyyteen asti, riippuen virrannopeudesta ja veden väristä, ja tarkastelemalla pohjaa vesikiikareiden avulla. Kutupesät näkyvät usein ympäristöään vaaleampina alueina, taimennaaraiden puhdistettua sorapohja levästä ja hienosta sedimentistä. Lisäksi naaraan kaivamisen seurauksena on pohjalla oleva sora lajittunut siten, että kutupesän ylävirran puoleisessa päässä sora on karkeampaa kuin alavirran puolella, muodostaen kutupesän kuopan ja hännän (Zimmer & Power 2006). Inventointien yhteydessä pesä avattiin oletetusta munataskun kohdasta varovasti mätikuokan avulla kiviä käännellen. Toinen henkilö piti samaan aikaan potkuhaavia alavirran puolella. Pesistä kerättiin talteen 1–5 mätimunaa. Mätikuokka on metallinen sauva, jonka varressa on mittanauha sekä sauvan toisessa päässä on koukumainen uloke. Toisinaan kutupesän pinnalla voi olla myös irrallisia, munataskujen ulkopuolisia mätimunia. Mätimunat laitettiin pieniin lasiampulleihin, jotka tämän jälkeen säilöttiin pakastimeen. Yleensä pesäinventoinneissa mätimunia ei kerätä talteen, vaan pesää avataan tarvittaessa sen verran, että pohjalla nähdään mätimuna ja voidaan varmistua oikeasta kutupesästä. Pesistä mitattiin kuopan ja hännän eli harjanteen pituus ja leveys, syvyys viidestä kohtaa (kuopan etureuna, kuoppa, kuopan ja hännän raja, hännän laki, hännän pää), virrannopeus kuuden sekunnin keskiarvona viidestä kohtaa kolmelta kolmelta eri syvyydeltä (3 cm pohjan yläpuolelta, 0,6 ja 0,2 x veden syvyys) sekä arvioitiin pohjan raekoko kuopan etupuolelta, kuopasta ja hännästä käyttäen muunnettua Wentworth -

asteikkoa (Kuva 2, Taulukko 1). Tämän tutkimuksen aineisto kerättiin lokakuun lopun ja joulukuun alun välisenä aikana vuonna 2011.



Kuva 2. Kutupesän sivuprofiili. Nuoli kuvaa veden virtaussuuntaa. Kutupesän eri osat: E = etureuna, K = kuoppa, H = häntä eli harjanne. Syvyyden ja virrannopeuden mittauspisteet: 1 = etureuna, 2 = kuoppa, 3 = kuopan ja hännän raja, 4 = hännän laki, 5 = hännän pää. Soikio kuvaa munataskujen sijaintia.

Taulukko 1. Raekoon arvioinnissa käytettävä muunnettu Wentworth -asteikko.

Raekoko (mm)	Luokka
0,07–2,0	1
2,1–8,0	2
8,1–16,0	3
16,1–32,0	4
32,1–64,0	5
64,1–128,0	6
128,1–256,0	7
256,1–512,0	8
512,1<	9

Taimenten kutupesien hännän pituuden perusteella laskettiin takautuvasti arvio kutuneen naaraan lovipituudesta seuraavalla kaavalla (Crisp & Carling 1989):

$$= \exp(0,6 \cdot \ln(x) + 0,86), \text{ jossa } x = \text{kutupesän hännän pituus (cm).}$$

Kutupesien pinta-alan laskemiseen käytettiin kaavaa

$$= \pi \cdot ab, \text{ jossa } a = \text{kutupesän kokonaispituuden puolikas ja } b = \text{kuopan ja hännän leveyksien keskiarvon puolikas).}$$

3.3. Suomujen ja mätimunien mittaukset ja isotooppianalyysit

Tutkimusalueilta oli olemassa vieheellä, verkolla tai sähkökoekalastusten yhteydessä pyydystetyistä taimenista aiemmin talteen otettuja suomunäytteitä, jotka oli säilötty kuivattuna suomupusseihin. Suomuja tarkasteltiin aluksi mikrofilmin lukulaitteella. Järveltä pyydystettyjen referenssikalojen suomuista leikattiin uloin osa (järvivaihe) erilleen terävän veitsen avulla ja vain tämä osa käytettiin isotooppianalyysissä. Jokipoikasten suomut puolestaan analysoitiin kokonaisena. Ennen suomunäytteistä mitattavia isotooppiarvoja suomuja hapotettiin kahden minuutin ajan 1.2 mol L^{-1} suolahapossa (HCl), jonka jälkeen suomut huuhdeltiin tislattulla vedellä (Gerdeaux & Perga 2006). Tämän tarkoituksena oli poistaa muualta kuin ravinnon kautta tulleet karbonaatit, jotka muuten

aiheuttaisivat vääristymiä ^{13}C -arvojen mittaamisessa suomuista (Jardine ym. 2003). Tämän jälkeen näytteitä kuivattiin uunissa 24 tuntia $60\text{ }^{\circ}\text{C}$:n lämpötilassa.

Mätimunua varten tehtiin alumiinifoliosta pieniä kuppeja, jotka kuivattiin vuorokauden ajan $60\text{ }^{\circ}\text{C}$:n lämpötilassa, jonka jälkeen kupit esipunnittiin. Mätimunat pakastekuivattiin alumiinikupeissa kokonaisina 24 tunnin ajan Christ ALPHA 1–4 LD Plus -kylmäkuivaajalla. Mätimunista mitattiin kuivamassa, jonka jälkeen ne jauhettiin morttelissa. Kuivatuista suomuista sekä jauheeksi jauhetuista mätimunista punnittiin noin 0,2–0,7 milligramman näyte pieniin tinakuppeihin (Jardine ym. 2003). Näytteet analysoitiin hiilen ja typen isotoopeille Jyväskylän yliopiston bio- ja ympäristötieteiden laitoksen Thermo Finnigan DELTA^{plus} Advantage -massaspektrometrillä, joka oli yhdistettynä FlashEA 1112 -alkuaineanalyysointilaiteeseen. Isotooppianalyysit suoritettiin kevään 2014 aikana.

Mätimunista määritettyjä hiilen ja typen isotooppisuhteita korjattiin vastaamaan suomuista määritettyjä arvoja kirjallisuudesta peräisin olevilla arvoilla (hiili $\delta^{13}\text{C} +2,616$, typpi $\delta^{15}\text{N} -2,1$) (Bilby ym. 1996, McCarthy & Waldron 2000, Grey 2001, Sinnatamby ym. 2008, Fitzimons ym. 2013). Korjauksen tarkoituksena oli parantaa näytteiden luotettavampaa vertailtavuutta referenssiarvoihin.

Mätimunista määritetyt isotooppisuhteet normalisoitiin hiilen suhteen Rutajoella, Muuramenjoella, Arvajen reitillä, Läsäkoskella sekä Heinäveden reitillä käyttäen kaavaa (Basic Mixing Model, Phillips 2012):

$$\begin{aligned}\delta^{13}\text{C}_{\text{näyte}} &= f_1\delta^{13}\text{C}_1 + f_2\delta^{13}\text{C}_2, \\ f_1 + f_2 &= 1, \\ f_1 &= (\delta^{13}\text{C}_{\text{näyte}} - \delta^{13}\text{C}_2) / (\delta^{13}\text{C}_1 - \delta^{13}\text{C}_2) \\ f_2 &= 1 - f_1,\end{aligned}$$

jossa C_1 ja C_2 ovat mätimunista määritettyjen isotooppisuhteiden ääriarvot (minimi ja maksimi). Täten mätimunat saavat arvoja välillä 0–1 arvon 0 heijastaessa paikallista leimaa ja arvon 1 vaeltavaa. Tämän jälkeen tutkittiin hiiliarvojen ja lovipituuden välistä riippuvuutta.

3.4. Tilastollinen testaaminen

Tilastollisessa testaamisessa käytettiin IBM SPSS Statistics 22 -ohjelmaa. Järvi- ja jokikalojen suomuista määritettyjen isotooppien suhteiden vertailuun käytettiin Mann-Whitney U -testiä. Pesän kokonaispinta-alan ja veden syvyyden, pesän kokonaispinta-alan ja mätimunien kuivamassan, naaraan pituuden ja normalisoidun hiilen sekä naaraan pituuden ja kuopan ja hännän väliseltä rajalta pohjasta mitatun virrannopeuden korrelaatioita testattiin Spearmanin järjestyskorrelaatiokertoimella.

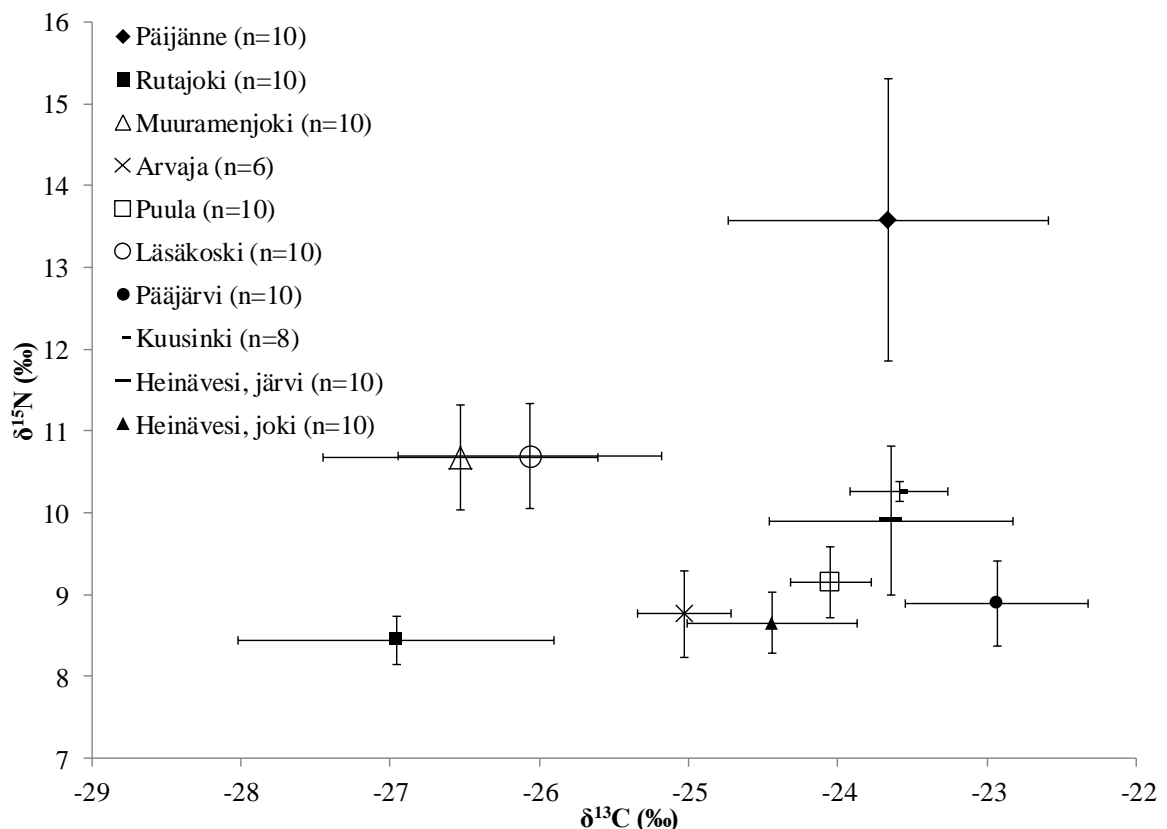
4. TULOKSET

Tutkimuksen aineistoon pyrittiin saamaan kattava otos erikokoisia kutupesäitä eri paikoista. Pesien määrä jäi vähäiseksi Muuramenjoella. Pesien pituuden vaihteluväli oli jokaisessa tutkimuskohteessa melko laaja, samoin kuin kutupesistä kerättyjen mätimunien kuivamassa (Taulukko 2).

Taulukko 2. Paikkakohtainen kutupesien määrä, kutupesien kokonaispituuden vaihteluväli (cm), pesien pituuksien keskiarvo (\bar{x} , cm), mätimunien kuivamassan (mg) vaihteluväli sekä keskiarvo (\bar{x} , mg). Heinävesi = Kermankoski, Vihonvuonne ja Haapakoski, Arvaja = Arvajen reitti.

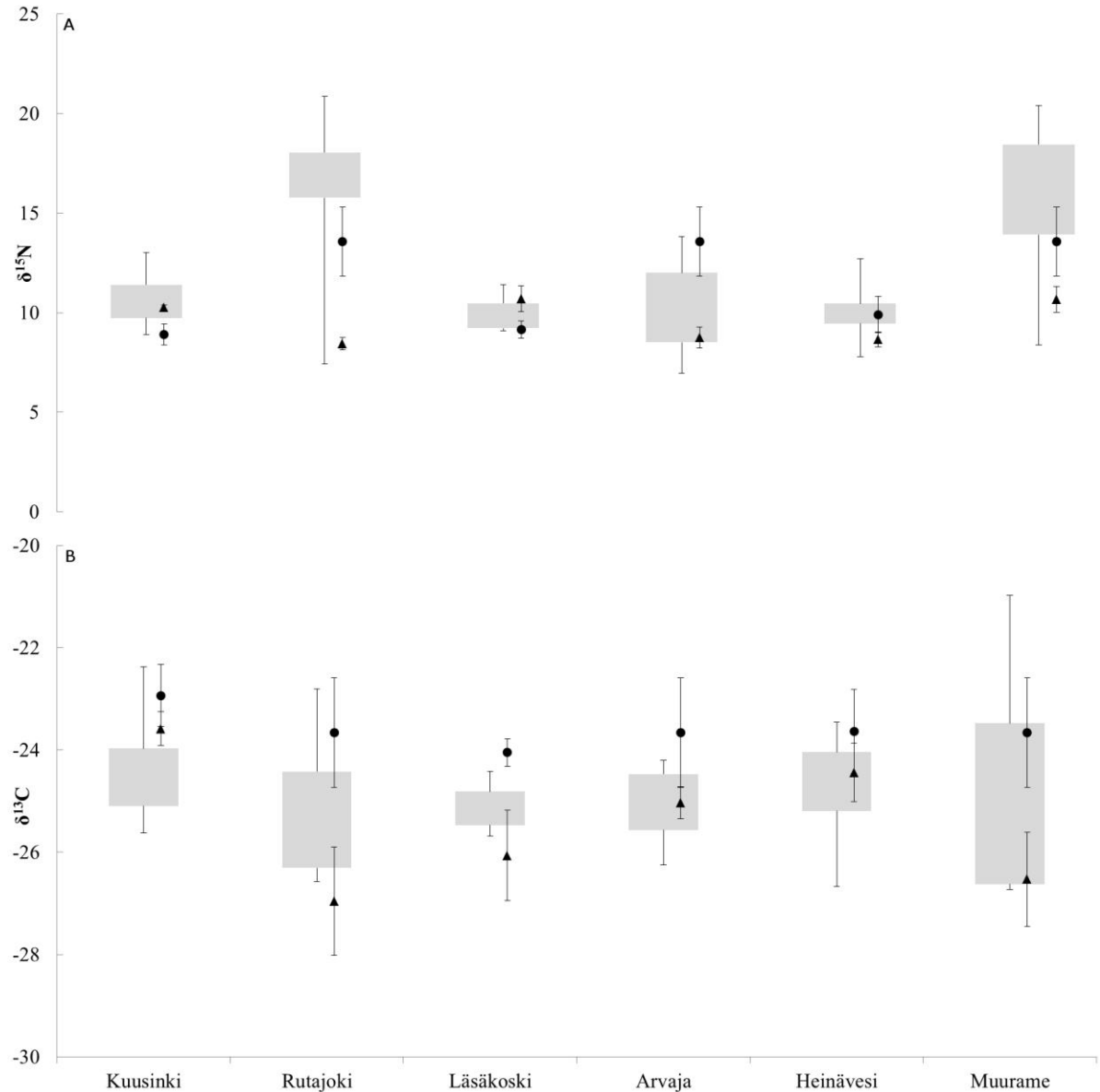
Paikka	n	vaihteluväli (cm)	Pituusluokka (cm)				\bar{x} (cm)	kuivamassa (mg)	\bar{x} (mg)
			<100	101-200	201-300	>300			
Rutajoki	22	80-325	2	14	5	1	178	31,2-57,4	39,3
Läsäkoski	21	90-445	1	8	9	3	216	23,7-47,6	37,6
Heinävesi	17	130-560	0	6	4	7	314	35,7-66,6	50,6
Kuusinkijoki	27	85-445	1	10	9	7	236	35,3-54,5	42,8
Muurame	7	50-330	1	5	0	1	161	25,8-37,2	32,6
Arvaja	15	120-450	0	6	8	1	212	26,0-56,5	40,5

Järven ja joen referenssiarvoina toimineiden taimenten suomunäytteiden isotooppisuhteet olivat merkitsevästi erilaisia järven ja joen välillä kaikkialla muualla paitsi hiilen suhteen Heinäveden reitillä ($\delta^{13}\text{C}$: Heinävesi, Mann-Whitney $U = 25,000$, $p = 0,063$, Läsäkoski $U = 1,000$, $p < 0,001$, Kuusinki $U = 14,000$, $p = 0,021$, Muuramenjoki $U = 4,000$, $p = 0,001$, Arvajen reitti $U = 10,000$, $p = 0,031$, Rutajoki $U = 2,000$, $p < 0,001$. $\delta^{15}\text{N}$: Heinävesi $U = 8,000$, $p = 0,001$, Läsäkoski $U = 0,000$, $p < 0,001$, Kuusinki $U = 0,000$, $p < 0,001$, Muuramenjoki $U = 1,000$, $p < 0,001$, Arvajen reitti $U = 0,000$, $p < 0,001$, Rutajoki $U = 0,000$, $p < 0,001$) (Kuva 3).



Kuva 3. Taimenten suomunäytteistä määritetyt joki- ja järviokohtaiset hiilen ja typen isotooppisuhteiden keskiarvot sekä keskihajonnat (janat). Päijänne on järvireferenssinä Muuramenjoelle, Rutajoelle sekä Arvajen reitille.

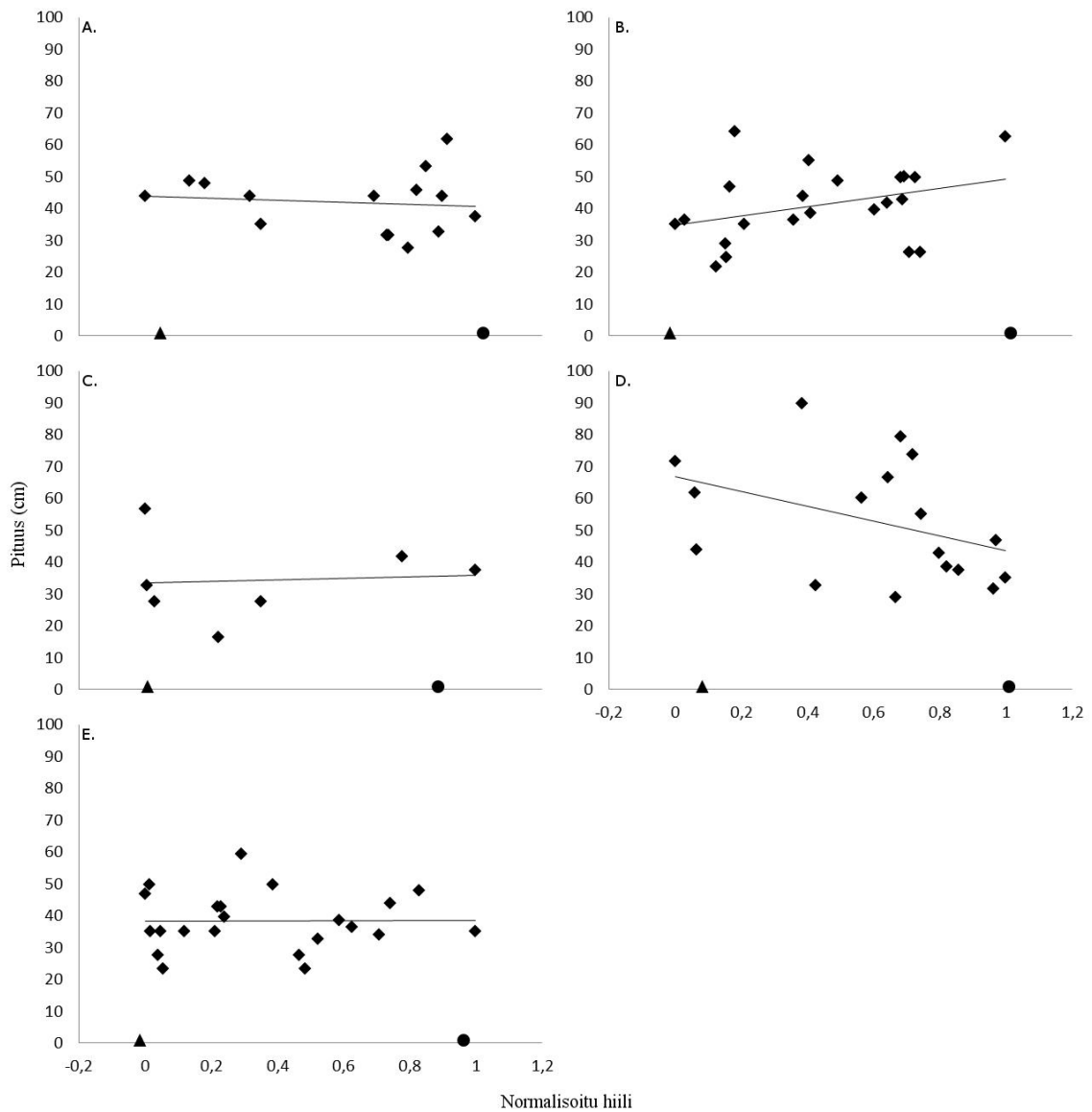
Mätimunista määritetyt ja sittemmin korjatut hiilen ja typen isotooppien suhteet poikkesivat paikoin varsin paljon oletetuista arvoista (Kuva 4a). Tästä johtuen typen isotooppisuhteita ei käytetty jatkoanalysoinneissa. Myös mätimunista ja referenssisuomuista määritettyjen hiilen isotooppisuhteiden erilaisuus Kuusinkijoen johti siihen, että Kuusinkijoki jätettiin pois jatkoanalysoinneista isotooppien suhteen (Kuva 4b).



Kuva 4 a & b. Taimenten mätimunista määritettyjen typen (a) ja hiilen (b) isotooppisuhteiden vaihteluväli. Laatikko kuvaa 50 %:n osuutta aineistosta, janojen kärjet vaihteluvälin ääriarvoja. Laatikkojanojen vieressä järvi- (pallo) ja jokikalojen (kolmio) suomuista määritetyt typen ja hiilen isotooppisuhteiden keskiarvot ja keskihajonnat. Huomaa y-akselin asteikko kuvassa b.

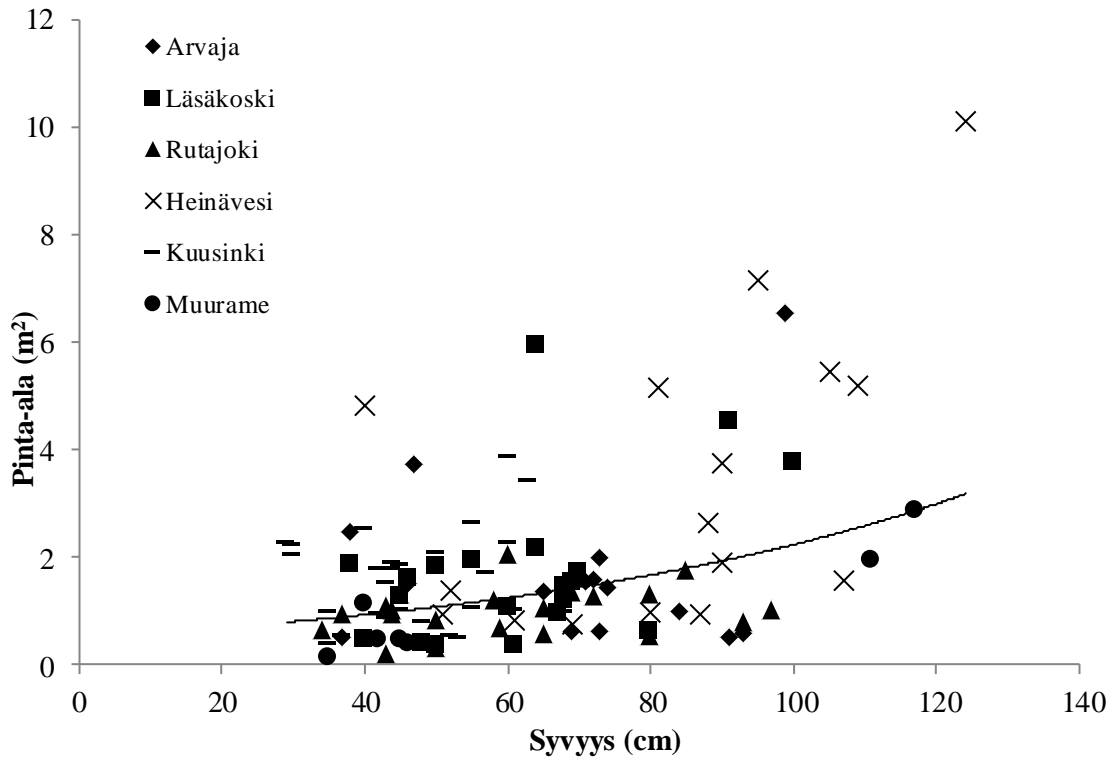
Jos järvivaelluksen tehneen taimenen lovipituudeksi, kutupesän hännän pituuden perusteella takautuvasti laskettuna, oletettaisiin vähintään 60 cm ja mätimunien normalisoidun hiilen isotoopin olevan lähellä arvoa 1, olisi järvivaelluksen tehneitä taimenia ollut tutkituista yksilöistä seuraavasti (Kuva 5): Arvajen reitti 1, Läsäkoski 1, Muuramenjoki 0, Heinäveden reitti 3 sekä Rutajoki 0 yksilöä. Riippuvuus oli positiivista Läsäkoskella ($y = 13,446 \cdot x + 34,98$, $r^2 = 0,1019$, $p = 0,107$) sekä Muuramenjoella ($y = 2,4751 \cdot x + 3,3471$, $r^2 = 0,0006$, $p = 0,895$), vaikkakin se ei ollut tilastollisesti merkitsevä.

Arvajan reitillä ($y = -3,2797 \cdot x + 43,946$, $r^2 = 0,0135$, $p = 0,893$), Heinäveden reitillä ($y = -23,762 \cdot x + 68,177$, $r^2 = 0,1353$, $p = 0,142$) ja Rutajoella ($y = -1,7575 \cdot x + 39,399$, $r^2 = 0,0034$, $p = 0,810$) riippuvuus oli negatiivista. Regressiosuoran tulisi oletetusti olla nouseva siirryttäessä x -akselilla oikealle.

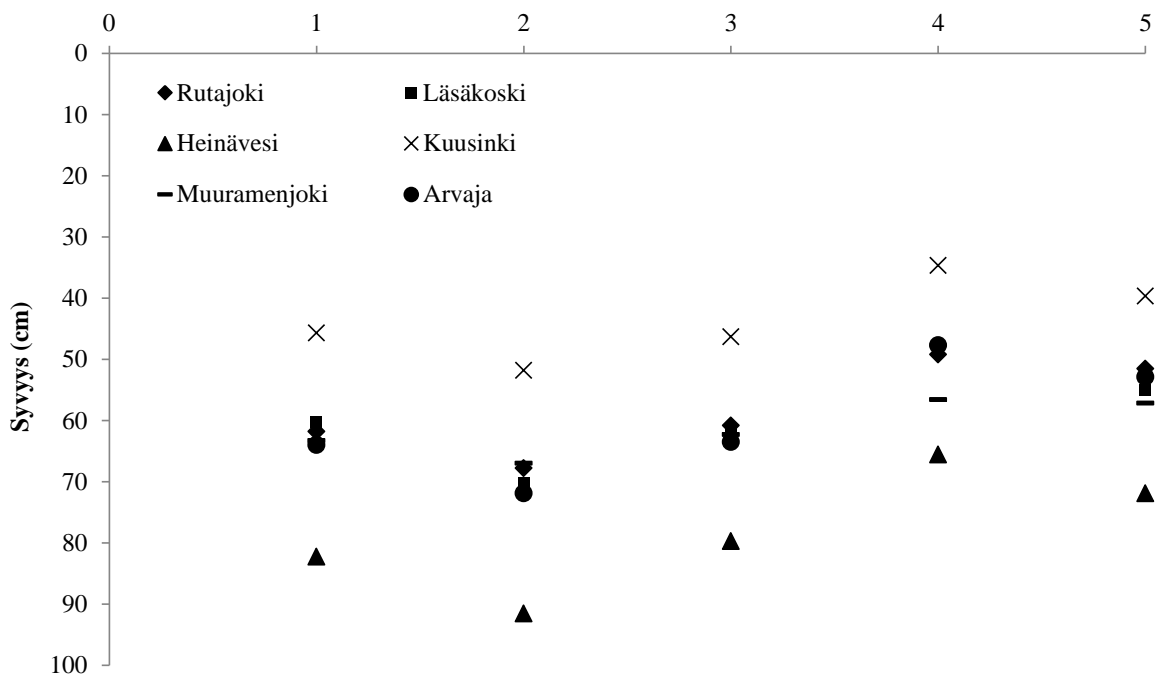


Kuva 5. Kutupesän hännän pituuden perusteella takautuvasti laskettu taimennaaraan lovipituus (y-akseli) ja hiilen isotooppisuhteiden normalisoidut arvot (x-akseli) ja näiden välinen korrelaatio. Lähellä nollaa olevat yksilöt heijastavat paikallista leimaa, kun taas lähellä yhtä olevat yksilöt järvilleimaa. X-akselilla oleva kolmio kuvastaa jokikalojen referenssisuomujen sijoittumista suhteessa mätimunien minimiarvoon ja pallo järvikalojen referenssisuomujen sijoittumista suhteessa maksimiarvoon. A = Arvajan reitti, B = Läsäkoski, C = Muuramenjoki, D = Heinäveden reitti ja E = Rutajoki.

Tutkittaessa kaikkien kohteiden kaikkien pesien pinta-alan ja kutusyvytyden yhteyttä, oletuksena, että iso kala tekee isomman pesän ja syvempään veteen, havaittiin merkitsevä positiivinen korrelaatio syvyyden ja pesän kokonaispinta-alan välillä ($p = 0,003$, $r = 0,283$, $n = 109$) (Kuva 6). Veden syvyys kutupesän kohdalla riippuu paljon myös uoman profiilista ja vesitilanteesta (Kuva 7).



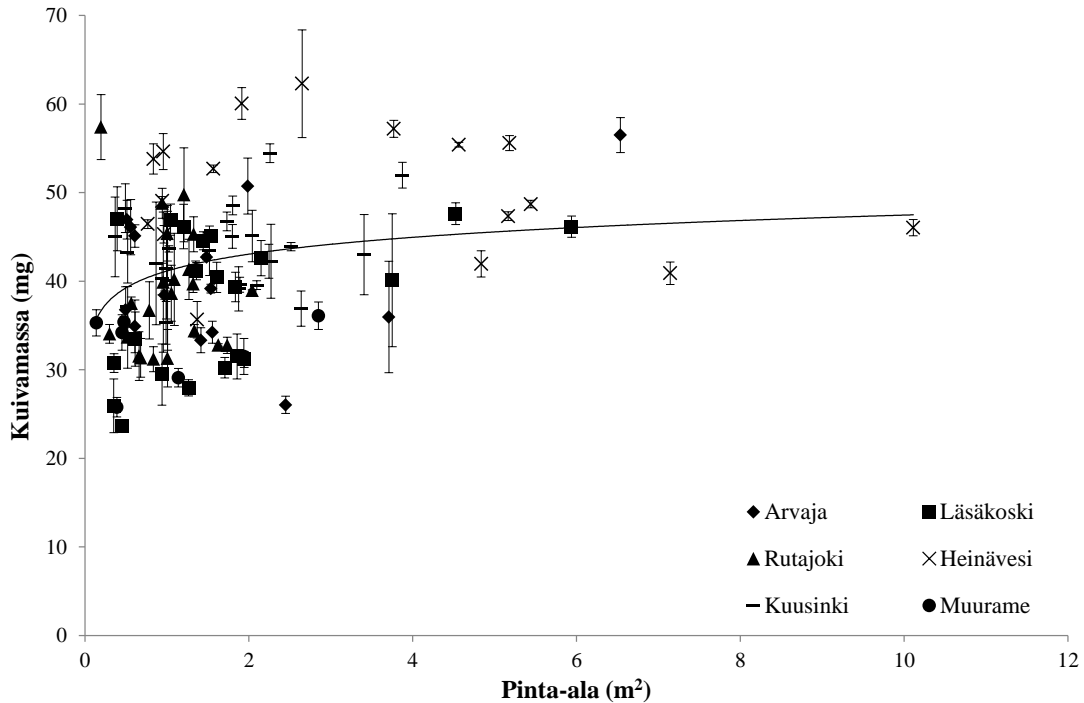
Kuva 6. Taimenten kutupesien kokonaispinta-ala (m^2) suhteessa kutupesän kuopan ja hännän rajalta mitattuun veden syvyyteen (cm). $y = 0,5214e^{0,0146x}$.



Kuva 7. Paikkakohtaisesti kaikkien kutupesien eri osien keskisyvyys (cm). 1. Kuopan etureuna, 2. Kuopan pohja, 3. Kuopan ja hännän raja, 4. Hännän laki, 5. Hännän pää. Heinävesi = Heinäveden reitti, Arvaja = Arvajen reitti. Rutajoki $n = 22$, Arvaja $n = 15$, Läsäkoski $n = 21$, Heinävesi $n = 17$, Kuusinki $n = 27$ ja Muuramenjoki $n = 7$.

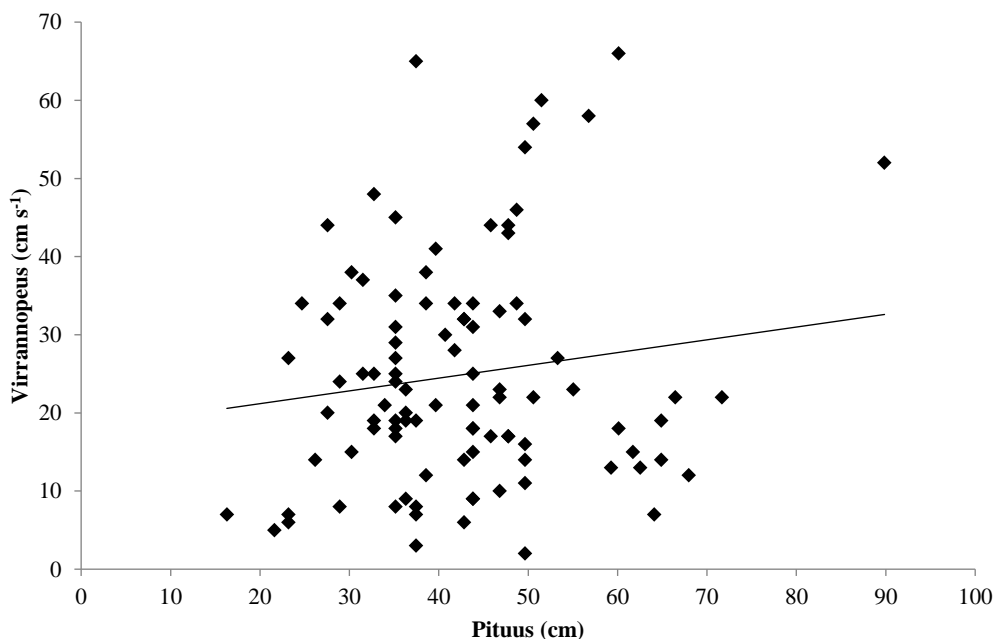
Myös kutupesän pinta-alan ja mätimunien kuivamassan havaittiin korreloivan merkitsevästi positiivisesti keskenään ($p = 0,001$, $r = 0,304$, $n = 107$). Isommista

kutupesistä löytyvät keskimäärin suuremmat mätimunat (Kuva 8). Samasta kutupesästä kerättyjen mätimunien välillä havaittiin suurimmillaan lähes 20 % ero kuivamassassa. Keskihajonnan keskiarvo oli 2,12 mg samasta kutupesästä kerättyjen mätimunien välillä koko aineistossa.



Kuva 8. Taimenten kutupesien pinta-ala (m^2) suhteessa mätimunien kuivamassaan (mg). Yksi merkki on kutupesästä kerättyjen mätimunien kuivamassan keskiarvo \pm keskihajonta. $y = 3,289 \cdot \ln(x) + 40,353$.

Tarkasteltaessa takautuvasti kutupesän hännän pituudesta laskettua naaraan lovipituutta ja kuopan ja hännän rajalta 3 cm pohjan yläpuolelta mitattua virrannopeutta, ei näiden välillä havaittu merkitsevää korrelaatiota ($r^2 = 0,002$, $p = 0,624$, $n = 99$) (Kuva 9). Kuopan ja hännän rajalta mitatut virrannopeudet olivat välillä $10\text{--}29 \text{ cm s}^{-1}$ yli puolessa mitatuista kutupesistä, kokonaisvaihteluvälin ollessa $2\text{--}66 \text{ cm s}^{-1}$.



Kuva 9. Takautuvasti kutupesän hännän pituudesta laskettu taimennaaraan lovipituus (cm) suhteessa kutupesän kuopan ja hännän rajalta, 3 cm pohjan yläpuolelta mitattuun virranopeuteen (cm s^{-1}). $y = 17,8 + 0,17 * x$.

5. TULOSTEN TARKASTELU

5.1. Isotooppianalyysit

Hiilen ja typen isotooppien käyttö kutuneen taimennaaraan elinkierron selvittämisessä osoittautui vaikeammaksi kuin alun perin oli ennakoitu. Kasvualueet joessa ja syönnösalueet järvellä voivat olla esimerkiksi hiilen isotooppien suhteen samankaltaisempia kuin esimerkiksi joen ja merialueen välillä. Esimerkiksi McCarthy & Waldronin (2000) tutkimuksessa erot hiilen ja typen isotooppisuhteissa merivaeltavien ($\delta^{13}\text{C} -19,9 \pm 1,1 \text{‰}$, $\delta^{15}\text{N} 14,3 \pm 1,5 \text{‰}$) ja paikallisten ($\delta^{13}\text{C} -25,7 \pm 1,9 \text{‰}$, $\delta^{15}\text{N} 9,2 \pm 1,8 \text{‰}$) naaraiden mätimunien välillä olivat melko suuret. Myös Acolas ym. (2007) saivat vastaavia tuloksia. Lisäksi he havaitsivat, että typen isotooppisuhteiden vaihtelu oli suurempaa paikallisten naaraiden välillä ja hiilen vaihtelu suurempaa merivaeltavien naaraiden välillä. Alkuperäinen ajatus mätimunien jaosta kahteen ryhmään, paikallisiin ja vaeltajiin, ei vaikuttanut isotooppisuhteita tarkastellessa luotettavalta, joten mätimunia käsiteltiin suhteellisin todennäköisyyksin. Tuloksia tuleekin tulkita suuntaa-antavina ja pohjana mahdollisille muille vastaaville tuleville tutkimuksille.

Typen isotooppisuhteiden erilaisuus suhteessa järvi- ja jokikalujen suomuista määritettyihin pitoisuuksiin johti siihen, että typen isotooppisuhteita ei analysoitu tuloksissa tarkemmin. Lähinnä ainoastaan Läsäkoskella mätimuniasta määritetyt typen isotooppisuhteet osuivat suomuista määritettyjen pitoisuuksien hajontavälin sisäpuolelle (Kuva 4a).

Heinäveden reitin ja Kuusinkijoen erojen pienuus jokikalujen ja järvikalujen suomuista määritetyissä hiilen isotooppisuhteissa voi johtua ympäristön samankaltaisuudesta lisääntymis- ja kasvualueiden välillä (Kuva 3). Heinävedellä osa

järvivaellukselle lähtevistä yksilöistä voi lähteä alavirtaan ja osa ylävirtaan, mikä voi myös vaikuttaa tuloksiin. Toistuva liikkuminen joen ja järven välillä lienee myös mahdollista, sillä koskialue on luonteeltaan enemmän reittikoski kuin pidempi jokialue. Sen sijaan Kuusinkijoella järvikaloista määritetyt jokikalaja pienemmät typen isotooppisuhteet ovat arvoituksellisia. Ravintoverkko järvestä lienee erilainen kuin joessa ja mahdollisesti taimenen ravintoketjusta ”puuttuu” yksi ravintotaso. Sama koskee myös Puulasta ja Läsäkoskesta pyydettyjen kalojen suomuista määritettyjä typen isotooppisuhteita. Jokien alaosilla elävät suurikokoiset paikalliset naaraat voivat ruokailla osan vuodesta järvestä nousevilla pikkukaloilla, jolloin ne voivat heijastaa enemmän järvi- kuin jokileimaa. Esimerkiksi Läsäkoskella, lähellä 0 -arvoa olevat pidemmät naaraat antavat tukea ajatukselle siitä, että myös joessa eläessään taimenet voivat saavuttaa suuremman koon. Takautuvasti kutupesän hännän pituudesta laskettuja naaraan pituuksia tulee pitää suuntaa-antavina arvoina.

Korkeat typpiärvot Muuramenjoen ja varsinkin Rutajoen mätimunista määritetyissä isotooppisuhteissa (Kuva 4a) voivat johtua esimerkiksi valuma-alueella olevasta maataloudesta tai maankäytön muutoksista (Harrington ym. 1998, Anderson & Cabana 2004). Esimerkiksi tyypipitoinen lannoite voi sitoutua virtaveden leviin ja sitä kautta rikastua ravintoketjussa jo pohjaeläimistä lähtien. Tämän tulisi luultavasti heijastua myös paikallisten kalojen suomunäytteisiin, jos kyse olisi pitkäkestoisesta antropogeenisestä typen lähteestä, mitä ei kuitenkaan tässä tapauksessa tapahtunut. Toinen mahdollinen syy voi olla mätimunien sisäinen typen eritys ja kierto. Pidemmällä kehitysvaiheessa olevien mätimunien typen eri isotooppien osuudet voivat muuttua alkion käyttäessä ruskuaispussin ravintoa, mikä voisi näkyä siten myös näissä tuloksissa (Hobson ym. 1993). Mätimunat pyrittiin kuitenkin keräämään kaikkialla mahdollisimman samaan aikaan mätimunien ollessa oletettavasti samassa kehitysvaiheessa. Rutajoelta löydettiin aineiston keräysvaiheessa yhdestä kutupesästä vastakuoriutuneita ruskuaispussipoikasia. Näistä poikasista määritetyt typen isotooppisuhteet (ruskuaispussipoikaset $\delta^{15}\text{N}$ 18,59) eivät kuitenkaan eronneet merkittävästi muista, aiemmassa kehitysvaiheessa olevista mätimunista määritetyistä isotooppisuhteista (kaikki $\delta^{15}\text{N}$ $17,94 \pm 1,47$). Myös Arvajan reitiltä löydettiin yhdestä kutupesästä ruskuaispussipoikasia. Myöskään näistä poikasista määritetyt isotooppisuhteet eivät eronneet merkittävästi muista mätimunista määritetyistä isotooppisuhteista (ruskuaispussipoikaset $\delta^{15}\text{N}$ 11,25, kaikki $\delta^{15}\text{N}$ $10,35 \pm 2,16$). Vastaavia havaintoja ruskuaispussipoikasten löytymisestä jo syksyllä ei tiettävästi ole aiemmin tehty ainakaan keskisen Suomen alueella.

Tulokset suomujen ja mätimunien isotooppianalyseistä olivat paikoin keskenään hieman ristiriitaiset ja tuloksia voidaan pitää suuntaa-antavina. Mätimunille tehty isotooppianalyysi ei vaikuttanut täysin luotettavalta kutuneen naaraan vaellushistorian selvittämisessä makeassa vedessä. Mätimunille hiilen ja typen suhteen tehtävää isotooppianalyysiä voitaneen käyttää jossain paikoissa erottamaan paikallisten ja vaeltajien tekemät kutupesät toisistaan. Mätimunille tehdyt kirjallisuuteen (Bilby ym. 1996, McCarthy & Waldron 2000, Grey 2001, Sinnatamby ym. 2008, Fitzimons ym. 2013) perustuvat korjaukset voivat myös vääristää tuloksia, eikä samaa korjausarvoa voida käyttää jokaisella maantieteellisellä alueella. Tarkemmat isotooppisuhteet voisi saada määrittämällä paikallisesti kuteville naaraille mätimunien ja suomun väliset erot isotooppisuhteissa, esimerkiksi pyytämällä kutuvalmiita naaraita, sekä eri kehitysvaiheessa olevista mätimunista voisi määrittää hiilen ja typen isotooppisuhteet. Mätimunien ja suomun tai muiden kudosten väliset erot isotooppisuhteissa voivat vaihdella myös alueellisesti ja ajallisesti, joten saman korjausarvon käyttäminen eri kohteissa voi paikoin vääristää tuloksia. Mätimuna voi olla ”köyhempi” typen raskaamman isotoopin suhteen

verrattuna lihakseen (Grey 2001), ”rikastuneempi” (Bilby ym 1996) tai eroa ei näiden välillä ole (McCarthy & Waldron 2000). Mätimunän rasvojen ja proteiinien suhde voi vaihdella yksilöiden välillä. Rasvapitoiset kudokset ovat vähentyneitä ¹³C -isotoopin suhteen verrattuna muihin mätimunän rakenneosiin, mikä voi myös vaikuttaa yksilön isotooppisuhteisiin (DeNiro & Epstein 1977). Samalla ravinnolla koeoloissa ruokittujen yksilöiden välillä voi olla jopa 2 ‰ ero hiilen isotooppisuhteissa (DeNiro & Epstein 1978). Esimerkiksi Kuusinkijoen kohdalla saman korjausarvon käyttäminen olisi luokitellut kaikki tutkitut yksilöt paikallisiksi taimeniksi, vaikka merkintä- ja takaisinpyynnin perusteella tiedetään Kuusinkijossa kutevan järvivaeltava taimen. Pienet käsittelyvirheet tai säilytys voivat myös aiheuttaa toisinaan vääristymiä tuloksissa, joskaan sillä ei nähty olevan merkitystä tässä tutkimuksessa (Moore & Semmens 2008).

5.2. Kutupesät ja kuteneiden naaraiden koko

Kutupesän hännän pituuden perusteella voidaan takautuvasti arvioida kuteneen naaraan lovipituus (Crisp & Carling 1989). Menetelmä ei ole kuitenkaan kovin tarkka ainakaan yksilötasolla ja saatuja pituuksia voidaan pitää suuntaa-antavina. Jokikohtaisen laskukaavan edellä mainitulle menetelmälle saisi pyytämällä kutevia naaraita kudun ollessa käynnissä, mittaamalla naaraita, tarkkailemalla kutua ja kudun ollessa ohi, mittaamalla kutupesän mitat. Menetelmä on kuitenkin työläs, ja riippuen joesta, paikoin erittäin vaikeasti toteutettavissa. Naaraiden määrä voi olla pieni, kohteen profiili soveltumaton emokalapyyntiin ja naaraita lienevät varovaisempia liikkeissään kudun alla verrattuna koiraisiin. Vesi voi myös olla niin ruskeaa, että kaloja on vaikea nähdä ja pyytää. Esimerkiksi Heinäveden reitin Kermankoskella viime vuosina tehdyissä emokalapyynneissä ovat naaraiden määrät jääneet muutamiin yksilöihin, koiraiden määrän ollessa moninkertainen, vaikka myöhemmin suoritetuissa kutupesäinventoinneissa on löytynyt kymmeniä kutupesäitä. Jos vesi on väriltään riittävän kirkasta, kutevia naaraita voisi myös vain tarkkailla rannalta, arvioida kalan pituus silmämääräisesti ja myöhemmin mitata kutupesän pituus.

Jos järvellä syönnösvaelluksella käyneen taimennaaraan pituudeksi oletettaisiin vähintään 60 cm ja normalisoidun hiilen isotoopin olevan lähellä arvoa 1, olisi vaelluksen tehneitä naaraita ollut tutkituista yksilöistä seuraavasti (Kuva 5): Arvajan reitti 1, Läsäkoski 1, Muuramenjoki 0, Heinäveden reitti 3 sekä Rutajoki 0 yksilöä. Varsinkin Heinäveden reitillä lähempänä 0–arvoa olevat yli 60 cm arvioidut yksilöt lienevät kuitenkin yläpuoliselle järvelle vaeltaneita yksilöitä, sen sijaan, että olisivat puhtaita paikallisia naaraita. Vaeltavien yksilöiden määrät ovat samansuuntaisia, mitä viime vuosina pelkkien kutupesien pituuden perusteella on arveltu vaeltavia yksilöitä olevan. Esimerkiksi Järven (1936) mukaan Läsäkoskella vuosina 1914–1915 mätihautomoa varten pyydettyjen taimennaaraiden keskipituus oli 68,6 cm ja -massa 4,6 kg (n = 41). Jos vaeltavien naaraiden määrä laskettaisiin kutupesän kokonaispituuden perusteella, käyttäen rajana kolmen metrin pituutta, olisi tutkimuskohteissa ollut vaeltavia yksilöitä seuraavasti (tutkitut kutupesät): Rutajoki 1, Läsäkoski 3, Muuramenjoki 1, Arvajan reitti 1, Heinäveden reitti 7 ja Kuusinkijoki 7. Tarkastellessa vain normalisoidun hiilen perusteella järvivaelluksen tehneiden naaraiden määriä, normalisoidun hiilen arvon ollessa lähellä yhtä, olisivat määrät olleet seuraavanlaisia: Rutajoki 2, Arvajan reitti 7, Muuramenjoki 2, Heinäveden reitti 6 ja Läsäkoski 1 yksilöä.

Suuremmat naaraita kutevat yleensä syvempään veteen niiden vaatiessa yleensä enemmän suojaa verrattuna pienempiin lajikumppaneihin (Ottaway ym. 1981). Myös tässä tutkimuksessa tarkasteltaessa kutupesän kokonaispinta-alan ja syvyyden korrelaatiota kaikkien pesien suhteen (Kuva 5.), havaittiin merkitsevä positiivinen korrelaatio pinta-alan

ja kuopan ja hännän rajalta mitatun syvyyden välillä. Kutupesien syvyyden vaihtelu ryhmien tai yksilöiden välillä riippuu paljon alueen profiilista. Esimerkiksi Kuusinkijoen tutkimusalueella pohja on kauttaaltaan melko tasaista, eikä suuria syvyysvaihteluita esiinny. Sen sijaan esimerkiksi kirkasvetisellä ja profiililtaan erilaisella Heinäveden reitillä vaihtelu on suurempaa ja kalojen on havaittu kutevan jopa 1,7 m syvyyteen (henkilökohtainen havainto). Kutupesien inventointi kahlaamalla onnistuu kohtalaisesti yleensä noin 1,0–1,2 m syvyyteen asti, riippuen osin virtaamasta ja veden väristä. Heinäveden reitin koskilta voisi siten löytyä kutupesäitä vieläkin syvemmillä. Pienemmissä, läpi uoman kahlattavissa joissa ja koskissa on myös helpompi löytää lähes kaikki kutupesät ja saada tarkempi tieto joen kutukannan vuosittaisesta vahvuudesta.

Kutusyvytydet vaihtelevat kuitenkin syksyisen vesitilanteen mukaan (Kuva 7). Tarkka syvyys ei liene niin määrittävä tekijä kutupaikan valinnassa, sillä kalojen on havaittu kutevan täysin samoihin kohtiin useina peräkkäisinä syksyinä veden korkeuden vaihdella vuosien välillä (henkilökohtainen havainto). Pohjan laatu ja raekoko sekä pohjan läheinen virrannopeus lienee tarkempia määrittäviä tekijöitä naaraan kutupaikan valinnassa. Esimerkiksi Tammelan (2010) tutkimuksessa kutupesien kuopan ja hännän rajalta mitattu keskisyvyys Rutajoella vuonna 2008 oli 51 ± 15 cm, kun vastaava syvyys tässä tutkimuksessa oli 62 ± 19 cm. Kaikkien kohteiden kutupesien kuopan ja hännän rajan keskisyvyys vaihteli välillä 47–83 cm. Vastaavasti Tammelan tutkimuksessa (2010) kaikkien pesien kuopan ja hännän rajalta pohjan yläpuolelta mitatut virrannopeudet eri kohteissa vaihtelivat välillä $15\text{--}24$ cm s⁻¹, kun taas tämän tutkimuksen kaikissa kohteissa virrannopeuden keskiarvo vaihteli välillä $20\text{--}30$ cm s⁻¹. Tutkimuksessa kutupesistä mitatut virrannopeudet ovat vastaavia muiden tutkimusten kanssa (Grost ym. 1990, Wollebæk ym. 2008). Kutupesän etureunasta pohjalta mitatut virrannopeuksien keskiarvot vaihtelivat Zimmer & Powerin (2006) tutkimuksessa välillä $23,4\text{--}49,6$ cm s⁻¹. Tässä tutkimuksessa ei havaittu merkitsevää riippuvuutta kutuneen naaraan pituuden ja kuopan ja hännän rajalta, 3 cm pohjan yläpuolelta mitatun virrannopeuden välillä (Kuva 9). Erikokoiset kalat suosinevat samansuuntaisia virrannopeuksia. Yli 50 prosentissa tutkituista kutupesistä kuopan ja hännän rajalta mitattu pohjanläheinen virrannopeus oli välillä $10\text{--}29$ cm s⁻¹. Louhen ym. (2008) useita tutkimuksia kattavassa yhteenvedossa ilmoitettiin taimenen suosivan kutualueinaan $15\text{--}45$ cm syvyyksiä sekä $20\text{--}55$ cm s⁻¹ virrannopeuksia.

5.3. Mätimunat

Syönnösvaelluksella käyvät naaraat kasvavat usein joessa eläviä lajitovereitaan suuremmiksi (Klemetsen 2003). Mätimunan massan on havaittu korreloivan naaraan koon kanssa (Ojanguren ym. 1996). Jonsson & Jonssonin (1999) tutkimuksessa havaittiin kuitenkin paikallisten naaraiden mätimunien massan olevan noin 10 % suurempi kuin ensimmäistä kertaa kutevien merivaeltavien naaraiden. Sen sijaan toisen tai useamman kerran kutevilla merivaeltavilla naaraila mätimunien massa oli suurempi kuin samankokoisilla paikallisilla yksilöillä. Myös Olofsson & Mosegaard (1999) saivat samanlaisia tuloksia vertaillessaan samassa joessa kutevien paikallisten ($65,9\text{--}108,5$ mg) ja merivaeltavien ($76,8\text{--}84,2$ mg) naaraiden mätimunien massoja. Ojangurenin ym. (1996) tutkimuksissa havaittiin kutuneen naaraan koon ($20,0\text{--}36,2$ cm) korreloivan merkitsevästi mätimunien kuivamassan ($20,0\text{--}35,0$ mg) ($r^2 = 0,655$, $p = <0,001$) sekä kuoriutuneen ja sorasta nousseen poikasen lovipituuden kanssa ($r^2 = 0,739$, $p = 0,006$). Kutupesän pinta-alan ja mätimunien kuivamassan havaittiin tässä tutkimuksessa korreloivan merkitsevästi positiivisesti keskenään (Kuva 8). Yksittäisen naaraan mätimunien massa voi vaihdella jopa 20 % (Einum & Fleming 1999). Mätimunia kerättiin talteen tässä tutkimuksessa vain 1–5 kappaletta per kutupesä, joten sattumalla voi myös olla vaikutusta. Myös tässä

tutkimuksessa mätimunien kuivamassa vaihteli suurimmallaan noin 20 % samasta kutupesästä kerättyjen mätimunien välillä.

Taimenet voivat jossain määrin kutea aiemmin tehtyjen kutupesien päälle. Aiemmin tehdyn pesän päälle kuteminen on helpompaa, happitilanne paranee entisestään soraikon sisällä sekä kyse voi olla myös tarkoituksenmukaisesta kilpailijoiden eliminoimisesta (Essington ym. 1998). Mahdollisella päällekkäiskudulla ei liene juuri vaikutusta tämän tutkimuksen tuloksiin. Aineiston keräysvaiheessa kutupesät, joissa oli päällekkäiskudun mahdollisuus, jätettiin pois. Isomman kalan kutiessa pienemmän pesän päälle tuhoutuneet aiemmin tehty pesä kokonaan tai ainakin viimeisimpänä kutuneen isomman kalan mätimunat ovat päällimmäisenä. Pienemmän kalan taas kudettua isomman kalan aiemmin tekemän kutupesän päälle, on pienempi kutupesä usein selkeämmin havaittavissa (henkilökohtainen havainto). Suurempi kerättyjen mätimunien määrä antaisi tarkemmat tulokset, joskin tutkimuslajin uhanalaisuus tulee ottaa myös huomioon (Rassi ym. 2010).

5.4. Tulevaisuuden tutkimustarpeet

Tämän tutkimuksen perusteella tehdyt arviot järvivaelluksen tehneiden naaraiden määristä ovat samansuuntaisia kuin viime vuosina pelkkien kutupesien pituuksien perusteella tehdyt arviot (henkilökohtainen havainto). Varsinkin Heinäveden reitillä osa yli 60 cm pituisista ”paikallisista” kaloista on voinut todellisuudessa tehdä syönnösvaelluksen yläpuoliselle järvaltaalle. Muuramenjoella, Arvajen reitillä ja Rutajoella vuosittain järvivaelluksen tehneiden kutevien naaraiden todellinen määrä lienee 0–3 yksilöä. Läsäkoskellä vastaavat vuosittaiset määrät lienee 0–10 yksilöä, Heinäveden reitillä 10–20 yksilöä, kun taas Kuusinkijoella määrät lienevät vähintään kymmeniä.

Isompi paikkakohtainen aineisto antaisi tarkemman tuloksen kutukannan koostumuksesta, ja mahdolliset erot kutupesistä mitattavissa muuttujissa paikallisten ja vaeltavien naaraiden välillä voisivat tulla paremmin esiin. Myös mahdollisesti muiden isotooppien, kuten hapen, vedyn tai rikin, käyttöä olisi syytä kokeilla. Mahdollisissa vastaavissa tulevilla tutkimuksissa olisi kannattavaa keskittyä yhteen, isotooppisesti samankaltaisempaan mutta riittävän erilaiseen järvi-joki -alueeseen, esimerkiksi Pohjois-Päijänteeseen ja siihen laskeviin pienvirtavesiin. Kutuvalmiita emokalvoja pyytämällä saisi tarkemmin määritettyä paikkakohtaisesti erot isotooppisuhteissa eri kudosten välillä. Pesiiä ja mätimunia yksilökohtaisesti tutkimalla ja ottamalla huomioon useampia muuttujia yhtäaikaaisesti voisi vaeltavien ja paikallisten arvioidut määrät olla erilaiset kuin tässä tutkimuksessa. Kolmen yhtäaikaisen muuttujan käyttäminen erottamaan vaeltajat ja paikalliset toisistaan on kuitenkin melko hankalaa.

Järvelle istutetut ja sittemmin jokeen kutemaan nousseet yksilöt voivat vaikuttaa myös tuloksiin. Kalat voivat heijastaa järven isotooppileimaa, mutta kutukäyttäytyminen voi olla erilaista, ja esimerkiksi Fitzsimonsin ym. (2013) tutkimuksessa havaittiin istukkaiden tekevän keskimäärin puoli metriä lyhyemmän kutupesän kuin samankokoisten villien kalojen. Varsinkin isommissa joissa paikalliset naaraat voivat myös kasvaa pieniä järvivaeltavia yksilöitä suuremmaksi, tehden suuremman kutupesän ja vähentäen näin eroja kutupesien keskipituuksissa paikallisten ja järvivaeltavien naaraiden välillä. Tämän työn tulosten perusteella ei liene kuitenkaan mielekästä asettaa tiettyä raja-arvoa pituuden suhteen, jonka ylityttyä voitaisiin pesän sanoa varmasti olleen järvivaeltavan naaraan tekemä.

Sisävesien taimentutkimus on ainakin Suomessa ollut vähäisempää verrattuna meritaimeneen. Sähkökoekalastuksia tehdään syksyisin ympäri maata, osana velvoitetarkkailuja tai muuta vuosittaista seurantaa. Taimenten Carlin- tai

ankkurimerkinnöillä ja merkkipalautuksilla saadaan tietoa vaellusreiteistä ja reitillä olevista selviytymisen kannalta ongelmallisista pullonkauloista. Varsinkin keskisen Suomen alueella kutupesäinventointien määrät ovat kasvaneet osana taimentutkimusta. Järvi-Suomen alueella järvelle vaeltavien poikasten määrää on tiettävästi tutkittu kertaalleen vain Muuramenjoella sekä Läsäkoskella (Syrjänen ym. 2014). Erittäin uhanalaisen taimenen tilaa tulisi kuitenkin tutkia entistä enemmän ja tiukempia paikkakohtaisia rajoituksia tulisi määrätä, jos tavoitteena olisi elvyttää viljejä vaeltavia taimenkantoja. 1.1.2016 voimaan tulevassa uudessa kalastusasetuksessa on villi taimen rauhoitettu sisävesissä leveyspiirin 64°00' N eteläpuolella. Nähtäväksi jää, onko tällä vaikutusta villien taimenten määriin ja kuinka nopeasti vaikutukset näkyvät. Ihmisten tietämättömyys sekä välinpitämättömyys aiheuttavat kuitenkin ongelmia viljeille taimenkannoille. Kalamäärät ovat melko pieniä ja kalakannoista yhä suurempi osa koostuu istutetuista taimenista. Vuosina 1921–1945 Keski-Suomessa tehdyissä emokalojen merkintäpöytäkirjoissa merkattiin lähes tuhat naarasta, keskimassan ollessa 4,3 kg (Valkeajärvi 2013). Nykyisin tuon kokoisia naaraita havaitaan Keski-Suomen koskilla vuosittain vain yksittäisiä. Villien järvivaeltavien naaraiden ja koiraiden keskikoko lienee huomattavasti pienempi sekä vaeltajien määrät vain murto-osa siitä, mitä ne ovat aikoinaan olleet. Suurimpana syynä tähän on vuosikymmeniä jatkunut liian korkea kalastuskuolleisuus sekä jokien patoaminen energian tuotantoon ja kutualueiden tuhoutuminen.

KIITOKSET

Suuret kiitokset ohjaajille FT Jukka Syrjäselle ja FT Mikko Kiljuselle pitkästä ja kärsivällisestä tutkielmaan liittyvästä ohjauksesta. Kiitos myös tutkielman tarkastajille FT Jukka Syrjänen ja FT Juhani Pirhonen. Lisäksi suuret kiitokset kaikille aineiston keruussa auttaneille henkilöille. Olvi -säätiölle kiitokset taloudellisesta tukemisesta.

KIRJALLISUUS

- Acolas M.L., Roussel J.M. & Baglinière J.L. 2008. Linking migratory patterns and diet to reproductive traits in female brown trout (*Salmo trutta* L.) by means of stable isotope analysis on ova. *Ecol. Freshw. Fish* 17: 382–393.
- Anderson C. & Cabana G. 2004. $\delta^{15}\text{N}$ in riverine food webs: effects of N inputs from agricultural watersheds. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 62: 333–340.
- Armstrong J.D., Kemp P.S., Kennedy G.J.A., Ladle M. & Milner N.J. 2003. Habitat requirements of Atlantic salmon and brown trout in rivers and streams. *Fish. Res.* 62: 143–170.
- Bearhop S., Adams C.E., Waldron S., Fuller R.A. & Macleod H. 2004. Determining trophic niche width: a novel approach using stable isotope analysis. *J. Anim. Ecol.* 73: 1007–1012.
- Berg O.K. & Jonsson B. 1990. Growth and survival rates of the anadromous trout, *Salmo trutta*, from the Vardnes river, Northern Norway. *Environ. Biol. Fish.* 29: 145–154.
- Bilby R.E., Fransen B.R. & Bisson P.A. 1996. Incorporation of nitrogen and carbon from spawning coho salmon into the trophic system of small streams: evidence from stable isotopes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 53: 164–173.
- Bohlin T., Pettersson J. & Degerman E. 2001. Population density of migratory and resident brown trout (*Salmo trutta*) in relation to altitude: evidence for a migration cost. *J. Anim. Ecol.* 70: 112–121.

- Brabrand Å., Koestler A.G. & Borgstrøm R. 2002. Lake spawning of brown trout related to groundwater influx. *J. Fish Biol.* 60: 751–763.
- Cabana G. & Rasmussen J.B. 1994. Modeling food chain structure and contaminant bioaccumulation using stable nitrogen isotopes. *Nature* 372: 255–257.
- Cabana G. & Rasmussen J.B., 1996. Comparison of aquatic food chains using nitrogen isotopes. *P. Natl. A. Sci. USA* 93: 10844–10847.
- Charles K., Roussel J.-M. & Cunjak R.A. 2004. Estimating the contribution of sympatric anadromous and freshwater resident brown trout to juvenile production. *Mar. Freshwater Res.* 55: 185–191.
- Crisp D.T. & Carling P.A. 1989. Observations on siting, dimensions and structure of salmonid redds. *J. Fish Biol.* 34: 119–134.
- DeNiro M.J. & Epstein S. 1977. Mechanism of carbon isotope fractionation associated with lipid synthesis. *Science* 197: 261–263.
- DeNiro M.J. & Epstein S. 1978. Influence of diet on the distribution of carbon isotopes. *Geochim. Cosmochim. Ac.* 42: 495–506.
- Dieperink C., Bak B.D., Pedersen L.F., Pedersen M.I. & Pedersen S. 2002. Predation on Atlantic salmon and sea trout during their first days as postsmolts. *J. Fish Biol.* 61: 848–852.
- Doucett R.R., Booth R.K., Power G. & McKinley R.S. 1999a. Effects of the spawning migration on the nutritional status of anadromous Atlantic salmon (*Salmo salar*): insights from stable isotope analysis. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 56: 2172–2180.
- Doucett R.R., Hooper W., Power G. 1999b. Identification of anadromous and nonanadromous brook trout and their progeny in the Tabusintac river, New Brunswick, by means of multiple-stable-isotope analysis. *T. Am. Fish. Soc.* 128: 278–288.
- Edo K., Kawamura H. & Higashi S. 1999. The structure and dimensions of redds and egg pockets of the endangered salmonid, Sakhalin taimen. *J. Fish Biol.* 56: 890–904.
- Einum S. & Fleming I.A. 1999. Maternal effects of egg size in brown trout (*Salmo trutta*): norms of reaction to environmental quality. *Proc. R. Soc. Lond. B.* 266: 2095–2100.
- Einum S., Hendry A.P. & Fleming I.A. 2002. Egg-size in aquatic environments: does oxygen availability constrain size? *Proc. R. Soc. Lond. B* 269: 2325–2330.
- Elliott J.M. 1984. Numerical changes and population regulation in young migratory trout *Salmo trutta* in a lake district stream, 1966–1983. *J. Anim. Ecol.* 53: 327–350.
- Elliott J.M. 1994. Quantitative ecology and the brown trout. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Elliott J.M. & Hurley M.A. 1998. An individual-based model for predicting the emergence period of sea trout fry in a Lake District stream. *J. Fish Biol.* 53: 414–433.
- Eriksen M.S., Bakken, M., Espmark Å., Braastad B.O. & Salte R. 2006. Prespawning stress in farmed Atlantic salmon *Salmo salar*: maternal cortisol exposure and hyperthermia during embryonic development affect offspring survival, growth and incidence of malformations. *J. Fish Biol.* 69: 114–129.
- Essington T.E., Sorensen P.W. & Paron D.G. 1998. High rate of redd superimposition by brook trout (*Salvelinus fontinalis*) and brown trout (*Salmo trutta*) in a Minnesota stream cannot be explained by habitat availability alone. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 55: 2310–2326.
- Esteve M. 2005. Observations of spawning behavior in Salmoninae: *Salmo*, *Oncorhynchus* and *Salvelinus*. *Rev. Fish Biol. Fisher.* 15: 1–21.
- Fitzimons J.D., Dalton A., MacVeigh B., Heaton M., Wilson C. & Honeyfield D.C. 2013. Use of stable isotopes to identify redds of putative hatchery and wild Atlantic salmon and evaluate

- their spawning habitat and egg thiamine status in a lake Ontario tributary. *N. Am. J. Fish. Manage.* 33: 741–753.
- Fleming I.A. 1996. Reproductive strategies of Atlantic salmon: ecology and evolution. *Rev. Fish Biol. Fisher.* 6: 379–416.
- Forseth T., Naesje T.F., Jonsson B. & Hårsaker K. 1999. Juvenile migration in brown trout: a consequence of energetic state. *J. Anim. Ecol.* 68: 783–793.
- France R.L. & Peters R.H. 1997. Ecosystem differences in the trophic enrichments of $\delta^{13}\text{C}$ in aquatic food webs. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 54: 1255–1258.
- Gerdeaux D. & Perga M.-E. 2006. Changes in whitefish scales $\delta^{13}\text{C}$ during eutrophication and reoligotrophication of subalpine lakes. *Limnol. Oceanogr.* 51: 772–780.
- Grey J. 2001. Ontogeny and dietary specialization in brown trout (*Salmo trutta* L.) from loch Ness, Scotland, examined using stable isotopes of carbon and nitrogen. *Ecol. Freshw. Fish* 10: 168–176.
- Gross M.R. 1987. Evolution of diadromy fishes. *Am. Fish. S. S.* 1: 14–25.
- Grost R.T., Hubert W.A. & Wesche T.A. 1990. Redd site selection by brown trout in Douglas creek, Wyoming. *J. Freshwater Ecol.* 5: 365–371.
- Harrington R.R., Kennedy B.P., Chamberlain C.P., Blum J.D. & Folt C.L. 1998. ^{15}N enrichment in agricultural catchments: field patterns and applications to tracking Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Chem. Geol.* 147: 281–294.
- Hershey A.E., Pastor J., Peterson B.J., Kling G.W. 1993. Stable isotopes of sulfur, carbon and nitrogen as indicators of trophic level and fish migration in the Lower Mackenzie River Basin, Canada. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 48: 2258–2265.
- Hindar K., Jonsson B., Ryman N. & Ståhl G. 1991. Genetic relationships among landlocked, resident and anadromous brown trout, *Salmo trutta* L. *Heredity* 66: 83–91.
- Hobson K.A., Alisauskas R.T. & Clark R.G. 1993. Stable-nitrogen isotope enrichment in avian tissues due to fasting and nutritional stress: implications for isotopic analyses of diet. *Condor* 95: 388–394.
- Hobson K.A., Wassenaar L.I., Taylor O.R. 1999. Stable isotopes (δD and $\delta^{13}\text{C}$) are geographic indicators of natal origins of monarch butterflies in east North America. *Oecologia* 120: 397–404.
- Jardine T.D., McGeachy S.A., Paton C.M., Savoie M. & Cunjak R.A. 2003. Stable isotopes in aquatic systems: sample preparation, analysis and interpretation. *Canadian Manuscript Report of Fisheries and Aquatic Sciences* 2656: 39 p.
- Jonsson B. 1985. Life history patterns of freshwater resident and sea-run migrant brown trout in Norway. *T. Am Fish. Soc.* 114: 182–194.
- Jonsson B. & Jonsson N. 1993. Partial migration: niche shift versus sexual maturation in fishes. *Rev. Fish Biol. Fish.* 3: 348–365.
- Jonsson B. & Jonsson N. 2009. Migratory timing, marine survival and growth of anadromous brown trout *Salmo trutta* in the River Imsa, Norway. *J. Fish Biol.* 74: 621–638.
- Jonsson B. & Jonsson N. 2011. *Ecology of Atlantic salmon and brown trout - Habitat as a template for life histories*. Springer, London.
- Jonsson N. & Jonsson B. 1999. Trade-off between egg mass and egg number in brown trout. *J. Fish Biol.* 55: 767–783.
- Jonsson N. & Jonsson B. 2002. Migration of anadromous brown trout in Norwegian rivers. *Freshwater Biol.* 47: 1–11.

- Järvi T.H. 1936. Eräistä Puulaveden ja Läsäkosken järvilohista. *Suomen kalastuslehti* 43: 207–212.
- Klemetsen A., Amundsen P.-A., Dempson J.B., Jonsson B., O'Connell M.F. & Mortensen E. 2003. Atlantic salmon *Salmo salar* L., brown trout *Salmo trutta* L., and Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.): a review of aspects of their life histories. *Ecol. Freshw. Fish* 12: 1–59.
- Kling G.W., Fry B. & O'Brien W.J. 1992. Stable isotopes and plankton trophic structure in arctic lakes. *Ecology* 73: 561–566.
- L'Abée-Lund J.H., Jonsson B., Jensen A.J., Sætem L.M., Heggberget T.G., Johsen B.O. & Naesje T.F. 1989. Latitudinal variation in life-history characteristics of sea-run migrant brown trout *Salmo trutta*. *J. Anim. Ecol.* 58: 525–542.
- Linnansaari T., Romakkaniemi A., Vähä V., Perä I., Cunjak R. & Graham B. 2010. Pysyvien isotooppien käyttö Tornionjoen eri vesistönsien lohen poikastuotannon arvioinnissa. *Selvityksiä XX/2010*. Riista- ja kalatalous. 1–35.
- Louhi P. & Mäki-Petäys A. 2003. Elämää soraikon ulkopuolella ja sisällä – lohen ja taimenen kutupaikan valinta sekä mädin elinympäristövaatimukset. *Kalaturkimuksia* 191: 1–23.
- Louhi P., Mäki-Petäys A. & Erkinaro J. 2008. Spawning habitat of Atlantic salmon and brown trout: General criteria and intragravel factors. *River Res. Appl.* 24: 330–339.
- McCarthy I.D. & Waldron S. 2000. Identifying migratory *Salmo trutta* using carbon and nitrogen stable isotope ratios. *Rapid Commun. Mass Sp.* 14: 1325–1331.
- McCormick M. I. 1998. Behaviorally induced maternal stress in a fish influences progeny quality by a hormonal mechanism. *Ecology* 79: 1873–1883.
- McConnaughey T. & McRoy C.P. 1979. Food-web structure and the fractionation of carbon isotopes in the Bering Sea. *Mar. Biol.* 53: 257–262.
- Metsähallitus. Oulangan taimen. Kutukannan koostumus ja vaellustavat. <http://www.oulangantaimen.fi/tutkimustulokset/kutukannan-koostumus-ja-vaellustavat.html>. Hakupäivä 26.8.2015.
- Moore J.W. & Semmens B.X. 2008. Incorporating uncertainty and prior information into stable isotope mixing model. *Ecol. Lett.* 11: 470–480.
- Nika N., Virbickas T. & Kontautas A. 2011. Spawning site selection and redd gravel characteristics of sea trout *Salmo trutta* in the lowland streams of Lithuania. *Oceanol. Hydrobiol. St.* 40: 46–56.
- Näslund I. 1993. Migratory behaviour of brown trout, *Salmo trutta* L.: importance of genetic and environmental influences. *Ecol. Freshw. Fish* 2: 51–57.
- Olofsson H. & Mosegaard H. 1999. Larger eggs in resident brown trout living in sympatry with anadromous brown trout. *Ecol. Freshw. Fish* 8: 59–64.
- Olsson I.C., Greenberg L.A., Bergman E. & Wysujack K. 2006. Environmentally induced migration: the importance of food. *Ecol. Lett.* 9: 645–651.
- Ojanguren A.F., Reyes-Gavilán F.G. & Braña F. 1996. Effects of egg size on offspring development and fitness in brown trout, *Salmo trutta* L. *Aquaculture* 147:9–20.
- Oraluoma M. 2011. Sisävesikoskien yli 50 cm pituisten taimenten (*Salmo trutta*) kasvu- ja vaellushistoria. Luonnontieteiden kandidaatti -tutkielma. Jyväskylän yliopisto, Bio- ja ympäristötieteiden laitos.
- Ottaway E.M., Carling P.A., Clarke A. & Reader N.A. 1981. Observations on the structure of brown trout, *Salmo trutta* Linnaeus, redds. *J. Fish Biol.* 19: 593–607.
- Peterson B.J. & Fry B. 1987. Stable isotopes in ecosystem studies. *Annu. Rev. Ecol. Evol. S.* 18: 293–320.

- Pettersson J.C., Hansen M.M., & Bohlin T. 2001. Does dispersal from landlocked trout explain the coexistence of resident and migratory trout females in a small stream? *J. Fish Biol.* 58: 487–495.
- Phillips D.L. 2012. Converting isotope values to diet composition: the use of mixing models. *J. Mammal.* 93: 342–352.
- Piecuch J., Lojkásek M., Lusk S. & Marek T. 2007. Spawning migration of brown trout, *Salmo trutta*, in the Morávka reservoir. *Folia Zool.* 56: 201–212.
- Post D.M. 2002. Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods and assumptions. *Ecology* 83: 703–718.
- Radtke G. 2008. Some characteristics of the lake trout *Salmo trutta* m. Lacustris L. redds in the upper Wda river system (North Poland). *Archives of Polish Fisheries* 16: 119–134.
- Rassi P., Hyvärinen E., Juslén A. & Mannerkoski I. 2010. Suomen lajien uhanalaisuus - Punainen kirja 2010. Ympäristöministeriö & Suomen ympäristökeskus, Helsinki.
- Rubin J.-F. 1998. Survival and emergence pattern of sea trout fry in substrata of different compositions. *J. Fish Biol.* 53: 84–92.
- Rubin J.-F., Glimsäter C. & Järvi T. 2004. Characteristics and rehabilitation of the spawning habitats of the sea trout, *Salmo trutta*, in Gotland (Sweden). *Fisheries Manag. Ecol.* 11: 15–22.
- Rubin J.-F., Glimsäter C. & Järvi T. 2005. Spawning characteristics of the anadromous brown trout in a small Swedish stream. *J. Fish Bio.* 66: 107–121.
- Rustadbakken A., L'Abéelund J.H., Arnekleiv J.V. & Kraabøl M. 2004. Reproductive migration of brown trout in a small Norwegian river studied by telemetry. *J. Fish Biol.* 64: 2–15.
- Saraniemi M., Huusko A. & Tahkola H. 2008. Spawning migration and habitat use of adfluvial brown trout, *Salmo trutta*, in a strongly seasonal boreal river. *Boreal Environ. Res.* 13: 121–132.
- Satterfield F.R. IV and Finney B.P. 2002. Stable isotope analysis of Pacific salmon: insight into trophic status and oceanographic conditions over the last 30 years. *Prog. Oceanogr.* 53: 231–246.
- Schwarcz H.P., Gao Y., Campana S., Browne D., Knyf M. & Brand U. 1998. Stable carbon isotope variations in otoliths of Atlantic cod (*Gadus morhua*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 55: 1798–1806.
- Sinnatamby R.N., Dempson J.B. & Power M. 2008. A comparison of muscle- and scale-derived $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ across three life-history stages of Atlantic salmon, *Salmo salar*. *Rapid Commun. Mass Sp.* 22: 2773–2778.
- Sternecker K. & Geist J. 2010. The effects of stream substratum composition on the emergence of salmonid fry. *Ecol. Freshw. Fish* 19: 537–544.
- Svendsen J.C., Koed A. & Aarestrup K. 2004. Factors influencing the spawning migration of female anadromous brown trout. *J. Fish Biol.* 64: 528–540.
- 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.
- Sweeting C.J., Barry J., Barnes C., Polunin N.V.C. & Jennings S. 2007. Effects of body size and environment on diet-tissue $\delta^{15}\text{N}$ fractionation in fishes. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 340: 1–10.
- Syrjänen J., Kiljunen M., Karjalainen J., Eloranta A. & Muotka T. 2008. Survival and growth of brown trout *Salmo trutta* L. embryos and the timing of hatching and emergence in two boreal lake outlet streams. *J. Fish Biol.* 72: 985–1000.

- Syrjänen J. & Valkeajärvi P. 2010. Gillnet fishing drives lake-migrating brown trout to near extinction in the lake Päijänne region, Finland. *Fish. Manag. Ecol.* 17: 199–208.
- Syrjänen J., Sivonen K., Sivonen O. & Valkeajärvi, P. 2013. Taimenen kutupesälaskenta -menetelmät ja esimerkkituloksia. *Riista- ja kalatalous – Tutkimuksia ja selvityksiä* 9.
- Syrjänen J., Rajala J., Sivonen K., Sivonen O. & Heinimaa P. 2014a. Järvitaimenen vaelluspoikaspyynti Muuramenjoella ja Läsäkoskella keväällä 2013. Riista- ja kalataloudentutkimuslaitos. *Työraportteja* 34.
- Syrjänen J.T., Sivonen K., Sivonen O., Ruokonen T.J., Haatanen J., Honkanen V., Kivinen J., Kotakorpi M., Majuri P., Oraluoma M., Sarpakunnas M., Vesikko I., Heinimaa P., Timperi S. & Valkeajärvi P. 2014b. Virtavesillä merkattujen taimenten vaellukset ja pyynti Kymijoen vesistön järvillä vuosina 1999–2013. *Riista- ja kalatalous – Tutkimuksia ja selvityksiä* 6.
- Taggart J.B., McLaren I.S., Hay D.W., Webb J.H. & Youngson A.F. 2001. Spawning success in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.): a long-term DNA profiling-based study conducted in a natural stream. *Mol. Ecol.* 10: 1047–1060.
- Tammela I. 2009. Taimenen (*Salmo trutta*) kutupaikkavalinta Keski-Suomen koskissa. Pro gradu -tutkielma. Jyväskylän yliopisto, Bio- ja ympäristötieteiden laitos.
- Trépanier S., Rodríguez M.A. & Magnan P. 1996. Spawning migration in landlocked Atlantic salmon: time series modelling of river discharge and water temperature effects. *J. Fish Biol.* 48: 922–936.
- Valkeajärvi P. 2013. Istukkaiden ja villien taimenten vaellukset Keski-Suomessa. Kalastusaluepäivät 13.12.2013. http://konnevedenkalatutkimus.fi/media/kokoukset_seminaarit/Pentti_Valkeajarvi_2013_-_Istukkaitten_ja_villien_taimenten_vaellukset_Keski-Suomessa.pdf. Hakupäivä 20.12.2014.
- Van den Berghe E.P. & Gross M.R. 1984. Female size and nest depth in coho salmon (*Onchorhynchus kisutch*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 41: 204–206.
- Vander Zanden M.J. & Rasmussen J.B. 2001. Variation in $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ trophic fractionation: Implications for aquatic food web studies. *Limnol. Oceanogr.* 46 (8): 2061–2066.
- Wollebæk J., Thue R. & Heggenes J. 2008. Redd site microhabitat utilization and quantitative models for wild brown trout in three contrasting boreal rivers. *N. Am. J. Fish. Manage.* 28: 1249–1258.
- Youngson, A.F. Piertney, S.B., Thorley, J.L., Malcolm, I.A. & Soulsby, C. 2010. Spatial association of nest construction by brown trout *Salmo trutta*. *J. Fish Biol.* 78: 713–725.
- Zimmer M.P. & Power M. 2005. Brown trout habitat selection preferences and redd characteristics in the Credit River, Ontario. *J. Fish Biol.* 68: 1333–1346.