

Pro gradu-tutkielma

**Haukiemon (*Esox lucius* L.) koon vaikutus mädin ja
poikasten laatuun**

Matti Kotakorpi



Jyväskylän yliopisto

Bio- ja ympäristötieteiden laitos

Akvaattiset tieteet

30.5.2010

JYVÄSKYLÄN YLIOPISTO, Matemaattis-luonnontieteellinen tiedekunta

Bio- ja ympäristötieteiden laitos
Akvaattiset tieteet

KOTAKORPI MATTI, S.: Haukiemon (*Esox lucius* L.) koon vaikutus mädin ja poikasten laatuun

Pro gradu: 38 s., 1 liite (1 s.)

Työn ohjaajat: MMT Mikko Olin, FT Timo Marjomäki

Tarkastajat: FT Tapio Keskinen, FT Timo Marjomäki

Toukokuu 2010

Hakusanat: *Esox Lucius* L., hauki, kokoriippuvuus, lisääntyminen, mädin kuivamassa, nälkiintymisensieto, poikasten kuivamassa, poikasten pituus

TIIVISTELMÄ

Hauki on erittäin yleinen kala Suomessa ja tärkeä saaliskala kalastajille. Haukipopulaatioissa tavataan suurta kokovaihtelua emokalojen välillä, ja mm. kalastuksensäätelyn näkökulmasta olisi hyödyllistä tuntea erikokoisten emojen merkitys populaatioiden lisääntymiskyvylle. Tutkimuksessa selvitettiin emohaukien koon vaikutusta mädin ja poikasten laatuun. Tarkoitusta varten pyydystettiin yhteensä 26 emo- ja 12 koirashaukea kolmesta pienestä eteläsuomalaisesta metsäjärvestä. Naaraat olivat 22,3-94,5 cm:n ja koiraat 40,0-45,0 cm:n pituisia. Kaikkien naarashaukien mädistä määritettiin mätijyvän keskimääräinen märkä- ja kuivamassa, sekä 16 naaraalta otettiin mätierä hedelmöitykseen. Mäti haudottiin sihtisaaveissa kontrolloiduissa olosuhteissa. Kuoriutuneista poikasista mitattiin pituus ja kuivamassa, sekä 13 naaraalta otettiin 50 poikasen erä nälkiintymiskokeeseen. Emokalan pituudella ja vastakuoriutuneiden poikasten keskimääräisellä kuivamassalla oli positiivinen tilastollisesti merkitsevä riippuvuus. Myös mätijyvän keskimääräinen kuivamassa korreloi suuntaa antavasti vastakuoriutuneen poikasen keskimääräisen kuivamassan kanssa positiivisesti. Emokalan iällä oli positiivinen vaikutus mätijyvän kuivamassaan kahdeksanteen ikävuoteen asti, jonka jälkeen vaikutusta ei ollut. Emokalan pituuden ja mätijyvän keskimääräisen kuivamassan välinen riippuvuus oli yksihuippuinen. Mätijyvän märkämässä vaikutti täysin käyttökelvottomalta laadun ilmentäjältä. Vastakuoriutuneet poikaset selviytyivät ilman lisäravintoa pitkään, heikoimman erän mediaaniarvo oli 329,5 päiväastetta. Poikasten selviytymisaika ei ollut riippuvainen emokalan pituudesta.

UNIVERSITY OF JYVÄSKYLÄ, Faculty of Science

Department of Biological and Environmental Science
Aquatic Sciences

KOTAKORPI MATTI, S.: Contribution of size of female pike (*Esox lucius* L.) to quality of eggs and larvae.

Master of Science Thesis: 38 p., 1 appendix (1 p.)

Supervisors: PhD Mikko Olin, PhD Timo Marjomäki

Inspectors: FT Tapio Keskinen, FT Timo Marjomäki

May 2010

Key Words: egg dry mass, *Esox lucius* L., fry dry mass, fry length, pike, reproduction, size-dependent, starvation resistance

ABSTRACT

Pike is very common fish in Finland and very important fish for fisheries. Variation in size is very large in pike populations and for example for fisheries management's purpose it would be useful to know the importance of female size to reproduction. I investigated the influence of size on the quality of eggs and fry. In total 26 female and 12 male pike were caught from three small forest lakes in southern Finland. Size range of females was 22.3 – 94.5 cm and males were between 40.0-45.0 cm. The mean dry and wet mass of eggs was analysed from every female, and from 16 females artificially fertilized egg sample was cultured in laboratory conditions. Length and dry mass of fry were measured and 50 fry from 13 females were taken to starvation experiment. Length of female had an indicative positive correlation with the mean dry mass of newly hatched fry. Egg dry mass had positive correlation with dry mass of newly hatched fry. Age of female had a significant correlation with mean egg dry mass until the age of 8 years, after which correlation was not significant. Female length had an indicative second order polynomial correlation with mean egg dry mass. Egg wet mass seemed completely uninformative indicator of egg quality. Newly hatched fry survived very long without food, poorest sample had median of 329.5 day degrees. The survival time was not dependent on female size.

Sisältö

TIIVISTELMÄ	2
ABSTRACT.....	3
2. TUTKIMUKSEN TAUSTA.....	6
2.1 Lisäntymistuotteiden tutkiminen	6
2.2 Koon ja iän vaikutus lisäntymistuotteisiin.....	7
2.3 Ympäristötekijöiden vaikutus lisäntymistuotteisiin	9
2.4 Hauen ravinto ja ravinnon vaikutus kalojen lisäntymistuotteisiin.....	10
3. AINEISTO JA MENETELMÄT.....	11
3.1 Tutkimusjärvet.....	11
3.2 Kokeessa käytetyt kalat	11
3.3 Kasvatuskokeet.....	12
3.3.1 Lypsäminen ja hedelmöitys	12
3.3.2 Mädin hautominen.....	13
3.3.3 Nälkiintymiskoe	15
3.4 Mädin ja poikasten mittaukset.....	16
3.5 Kalojen takautuvat iän- ja kasvunmääritykset.....	18
3.6 Tilastolliset menetelmät	19
4. TULOKSET	20
4.1 Emojen ominaisuudet	20
4.2 Emon ominaisuuksien vaikutus mädin ja poikasten laatuun	23
4.2 Mäti- ja poikasmuuttujien väliset riippuvuudet.....	27
5. TULOSTEN TARKASTELU	29
5.1 Emon ominaisuuksien vaikutus	29
5.2 Mädin ja poikasmuuttujien väliset riippuvuudet	31
5.3 Päätelmät ja jatkotutkimustarpeet	33
Kiitokset.....	33
Kirjallisuus	34

1. JOHDANTO

Hauki (*Esox lucius* L.) on erittäin yleinen kala Suomessa (mm. Tonn ym. 1990). Se on levittäytynyt koko maahan niin sisävesissä kuin rannikkoalueellakin. Hauki on petokala, joka viihtyy erityisesti litoraalivyöhykkeellä vesikasvien seassa (Grimm & Klinge 1996). Suomen matalat ja rikkonaiset vesistöt soveltuvat erinomaisesti hauen elinympäristöksi. Hauen pääasiallista ravintoa ovat kalat, mutta se voi käyttää ravintonaan myös pohjaeläimiä, sammakoita ja jopa vesilinnun poikasia. Hauella voi olla suuri vaikutus muuhun kalayhteisöön ravintoverkon huippupetona (He & Wright 1992).

Hauella on huomattava arvo sekä vapaa-ajan- että ammattikalastukselle. Vapaa-ajan kalastuksessa tärkeimpiä pyyntimenetelmiä ovat verkkokalastus, heittouistelu, vetouistelu sekä katiska- ym. pyydyskalastus (Anonyymi 2009a). Ammattikalastuksessa tärkeimmät pyyntimenetelmät ovat verkko- ja rysäkalastus (Anonyymi 2007, 2009). Vuonna 2008 hauki oli ahvenen jälkeen vapaa-ajankalastajien toiseksi tärkein saaliskala massassa mitattuna. Ammattikalastajien saaliissa hauki oli sisävesillä (v. 2006) 8. ja merialueella (v. 2008) kymmenenneksi runsain saaliskala. Hauki on erityisen tärkeä saaliskala Suomessa koko maailman mittakaavassa tarkasteltuna. Vuotuiset ammattikalastuksen haukisaaliit (keskimäärin 7254 t/vuosi) olivat Suomessa vuosina 1974-1984 maailman toiseksi suurimmat Neuvostoliiton jälkeen (Raattinen 1988). Sitten ammattikalastuksen haukisaaliit ovat pienentyneet, mutta vapaa-ajan kalastajien saaliit ovat nykyään lähes tuolla tasolla (6933 t v. 2008) (Anonyymi 2009a).

Vaikka hauki on yksi tärkeimmistä suomalaisista saaliskaloista, ei sen kalastusta ole säädelty Suomessa käytännössä mitenkään. Tutkittua tietoa erilaisten kalastusstrategioiden vaikutuksesta on hyvin vähän, minkä vuoksi on mahdotonta arvioida saadaanko nykyisenkaltaisella lähes rajoittamattomalla kalastuksella lähellekään suurinta tuottoa haukikannoista. Yksi tämän tutkimuksen tavoitteista on tuottaa taustatietoa hauen lisääntymisbiologiasta. Saatuja tietoja voidaan mahdollisesti käyttää apuna kalastuksensäätelystä. Tutkimuskohteena olevat järvet ovat hyvin tyypillisiä suomalaisia järviä, joten tulokset ovat sovellettavissa lukuisiin vesistöihin.

Kalojen lisääntymistuotteiden laatu on erittäin tärkeä asia kalapopulaatioiden lisääntymiskyvyn kannalta (Scott ym. 1999), koska erot lisääntymistuotteiden laadussa saattavat näkyä dramaattisesti koko populaation vuotuisessa poikastuotannossa (Michielsens ym. 2006). Esimerkiksi poikasten koko kuoriutumishetkellä voi vaikuttaa merkittävästi niiden elinkykyyn (Miller ym. 1988), minkä vuoksi poikasten koolla voi olla myös vaikutus poikastuotannon määrään. Lisääntymistuotteiden laadussa saattaa olla merkittäviä eroja erikokoisten emokalojen välillä (Heinimaa & Heinimaa 2004, Lauer ym. 2005). Suuren vaihtelun vuoksi on tärkeää tuntea lisääntymistuotteiden laatuun vaikuttavat tekijät. Tämän vaihtelun tuntemisesta on hyötyä myös kalastuksensäätelystä. Yleisesti mädin ja kuoriutuvien poikasten koko ja säilyvyys kasvavat emon koon myötä (Chambers & Leggett 1996, Johnston 1997, Einum & Fleming 1999, Birkeland & Dayton 2005). Hauen mädin ja poikasten laadun riippuvuutta emokalan koosta on tutkittu jonkin verran. Aiemmissä tutkimuksissa on havaittu korrelaatio haukiemon pituuden ja mätijyvän koon välillä (Wright & Shoesmith 1988), mutta mädin tai poikasten laatuun emokalan koon ei ole havaittu vaikuttavan (Murry ym. 2008). Muilla kalalajeilla emokalan koon on havaittu korreloivan positiivisesti mm. poikasten ruskuaisravinnon määrään (Heyer ym. 2001), mätijyvien energiasisällön (Heinimaa & Heinimaa 2004) ja poikasten kuivamassan kanssa (Mann & Mills 1985).

Tämän Pro gradu -tutkielman tavoitteena on selvittää emohauen koon ja iän vaikutus mädin laatuun sekä poikasten kokoon ja ruskuaisravinnon varassa selviytymiseen.

Selviytymistä tutkitaan nälkiintymiskokeella, joita ei tiettävästi ole aiemmin tehty hauenpoikasilla. Tutkimushypoteesina on, että emokalan koon kasvaessa kasvavat myös mätijyvän kuivamassa sekä poikasten kuivamassa ja nälkiintymisensieto. Myös iän ja kasvunopeuden vaikutusta lisääntymisominaisuuksiin tutkittiin. Tutkimushypoteesina on, että emon edellisen kasvukauden kasvunopeus ja ikä vaikuttavat positiivisesti mädin ja poikasten kuivamassaan. Pro gradu -tutkielma on osa 10-vuotista Kestävän kalastuksen periaate kalakantojen hoidossa -hanketta (KESKALA 2005–2014). Kyseessä on Helsingin yliopiston ja Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitoksen yhteishanke, jonka pääasiallinen rahoittaja on Bergsrådet Bror Serlachius Stiftelse -säätiö.

2. TUTKIMUKSEN TAUSTA

2.1 Lisääntymistuotteiden tutkiminen

Laadukkaat lisääntymistuotteet ovat kaloilla sellaisia, joissa kuolleisuus on vähäistä poikasen varhaiskehitysvaiheissa hedelmöityksestä itsenäiseen ravinnonhankintaan asti (Bromage ym. 1992). Laadukkailla lisääntymistuotteilla on esimerkiksi korkea hedelmöittymis- ja kuoriutumisosuus. Mädin laatu vaikuttaa poikasen elinkykyyn myös kuoriutumisen jälkeen siten, että laadukkaista mätijyvistä kuoriutuneilla poikasilla on enemmän ruskuaisravintoa käytössä (Hutchings 1991).

Kalojen lisääntymismenestystä voidaan arvioida tutkimalla sukutuotteiden määrää ja laatua. Lisäksi tulisi tietää erilaiset kututapahtuman menestyksellisyyteen liittyvät tekijät, koska sukutuotteiden laadun lisäksi kalan lisääntymismenestykseen voi vaikuttaa myös esimerkiksi menestys parinvalintatilanteessa tai onnistuminen laadukkaan kutureviirin valtaamisessa. Usein tutkimuksissa kuitenkin tyydytään vertailemaan sukutuotteiden laatua esimerkiksi mätijyvän halkaisijan, kuivamassan tai ravintoainepitoisuuksien avulla (Spanovskaya & Solininova 1983, Bańbura & Koszalinski 1991, Heinimaa & Heinimaa 2004, Lauer ym. 2005), koska se on mahdollista myös ilman mittavia kenttätöitä. Erikokoisten kalojen kutumenestystä voitaisiin tutkia esimerkiksi vertailemalla reviiirin kokoa tai kutukumppanien määrää, mikäli niiden määrittäminen olisi mahdollista tutkimuskohteessa.

Naaraskalojen sukutuotteiden vertailussa mädin määrän arviointi on tärkeä asia. Sukutuotteiden määrä (=fekunditeetti) määritetään joko laskemalla mätijyvät yksitellen tai arvioimalla osanäytteiden avulla koko mätimäärän massaa hyväksikäyttäen mädin määrä. Fekunditeetin lisäksi sukutuotteiden määrään liittyviä mittareita ovat myös gonadosomaattinen indeksi ($GSI=100 \cdot (\text{sukutuotteiden massa} / \text{kalan kokonaisuusmassa})$) (Wootton 1979) sekä suhteellinen fekunditeetti ($F_r = \text{mätijyvien määrä} / \text{kalan kokonaisuusmassa}$) (Bagenal 1978). Nämä ovat tärkeitä mittareita, kun halutaan tutkia kalojen elinkiertostrategioihin liittyviä kysymyksiä. Suhteellinen fekunditeetti ja GSI kertovat siitä, kuinka paljon kala panostaa lisääntymiseen ja kuinka paljon somaattiseen kasvuun (Wootton 1998).

Kala saa kaikki alkionkehityksen ravintoaineet mätijyvässä, minkä vuoksi mätijyvän laatu on tärkeä tekijä poikasten varhaiskehityksen kannalta. Esimerkiksi nisäkkäillä munasolun ainekset laittavat vain alkionkehityksen käyntiin (Campbell & Reese 2002). Kalojen munasolut ovatkin huomattavasti suurempia kuin esimerkiksi nisäkkäillä (Brooks ym. 1997). Sukutuotteiden laadun arvioinnissa eri tutkimuksissa (Murry ym. 2008, Hutchings 1991, Lauer ym. 2005) on käytetty mätijyvän massaa, halkaisijaa, tilavuutta, kuivamassaa sekä mädin energiasisältöä. Mätijyvän halkaisija sekä märkämässä on mainittu joissain tutkimuksissa huonoina laadun mittareina (Bromage ym. 1992, Murry

ym. 2008). Kaikkien kalalajien mätijyvät eivät ole täysin pyöreitä (Ahlstrom & Moser 1980), mikä saattaa aiheuttaa mittausvirheitä halkaisijan määrittämisessä. Sukutuotteiden laadun lisäksi lisääntymismenestyksen arvioinnissa on tehty jonkin verran jatkokasvatuskokeita (Wilkonska ym. 1995, Murry ym. 2008). Näissä voidaan vertailla kuoriutumisprosenttia, poikasten pituutta, massaa, haudonta-aikaa tai poikasten selviämisaikaa ruskuaisravinnon varassa. Useimmissa tutkimuksissa keskitytään vain mätijyvien koon keskiarvoihin. Saman emon mätijyvien laadunvaihtelua on tutkittu hyvin vähän. Koops ym. (2003) osoittivat, että myös emokohtaiseen mädin koon vaihteluun kannattaisi kiinnittää huomiota, sillä ainakin puronieriällä saman emon mätijyvissä oli merkittävää kokovaihtelua. Myös hauella on havaittu emokohtaista vaihtelua mätijyvän koossa (Bonislawska ym. 2000).

Kalojen lisääntymismenestyksen kannalta tärkeässä poikasten varhaiskehityksessä kriittisimmät vaiheet ovat hedelmöitys, kuoriutuminen ja ulkoiseen ravintoon siirtyminen (Kamler 2006). Mätijyvien suuri koko voi vähentää ainakin nälkiintymiskuolleisuutta, koska joillain lajeilla suurista mätijyvistä kuoriutuu suurempia poikasasia, joilla on enemmän ruskuaisravintoa käytössään kuin pienistä munista kuoriutuneilla poikasilla. Suurempikokoisten poikasten ravintokohteiden kokovalikoima on laajempi kuin pienemmällä poikasilla (Mehner ym. 1998). Suurempien poikasten tuottamisessa voi myös olla haittapuolensa, koska haudonnan aikainen kuolleisuus voi olla korkeampaa mätijyvillä, joista syntyy suuria poikasasia (Murry ym. 2008). Mätijyvän kehitysajan ja koon välillä on havaittu positiivinen korrelaatio (Bonislawska ym. 2000). Pidempi haudonta-aika voi altistaa suuremmat mätijyvät haudonnan aikaisille epäsuotuisille sääoloille sekä predaatiolle. Pienemmistä mätijyvistä poikaset kuoriutuvat nopeammin, jolloin niillä on mahdollisuus paeta epäedullisia olosuhteita (Miller ym. 1988). Suuremmat poikaset voivat myös olla helpommin havaittavia saalistajille (Fuiman 1989).

Koiraiden sukutuotteet ovat yleensä saaneet tutkimuksissa vähemmän huomiota osakseen (Trippel 2003) todennäköisesti siksi, että niitä on monestakin syystä vaikeampi tutkia. Siittiöt ovat huomattavasti pienempiä kuin mätijyvät, ja ne ovat myös herkempiä käsittelylle, minkä vuoksi niiden tutkiminen vaatii tarkkaa mikroskopointityötä. Koirasvaikutuksen tutkimisessa on mahdollista käyttää epäsuoria tutkimusmenetelmiä, kuten esimerkiksi lisääntymismenestyksen arvioiminen jälkikäteen poikasten ja koiraiden DNA -näytteitä vertailemalla (Gage ym. 2004).

Murry ym. (2008) määrittivät hauen mädin ominaisuuksia, ja vertasivat niitä emokalan pituuteen sekä mädistä kuoriutuvien poikasten pituuteen niiden saavuttaessa uintikyvyn. He totesivat, että mätijyvän halkaisija tai märkämässä eivät ole käyttökelpoisia laadun mittareita, koska niillä ei ollut yhteyttä poikasen selviytymiseen liittyviin ominaisuuksiin. Näitä ominaisuuksia olivat mädin ravinnepitoisuudet, kuivamassa sekä poikasen pituus. Wright ja Shoemith (1988) havaitsivat viljelykokeessaan, että emon koko korreloi ainoastaan mätijyvän (silmäpisteasteella, vaihe jossa silmät alkavat erottua) halkaisijan kanssa. Emon koko ei vaikuttanut heidän aineistossaan mätijyvän kokoon, vastakuoriutuneen poikasen kokoon tai pituuteen. Myöskään jatkokasvatetuissa poikasissa ei ollut merkitseviä eroja. Silmäpisteasteella olevan mätijyvän halkaisija ei myöskään korreloinut poikasen kuoriutumispituuden kanssa.

2.2 Koon ja iän vaikutus lisääntymistuotteisiin

Emokalan koon vaikutusta jälkeläisten laatuun on tutkittu maailmalla monien kalalajien osalta (Mann & Mills 1985, Heinimaa & Heinimaa 2004, Lauer ym. 2005). Emokalan koon ja jälkeläisten määrän välistä riippuvuutta on tutkittu useissa julkaisuissa (Spanovskaya & Solininova 1983, Bańbura & Koszalinski 1991, Heinimaa & Heinimaa

2004, Lauer ym. 2005). Kiinnostus näitä kysymyksiä kohtaan on kasvanut viime aikoina, koska kokovalikoivan kalastuksen on havaittu muuttavan kutupopulaatioiden rakennetta (Jørgensen 1990). Kokovalikoivan kalastuksen on havaittu myös aiheuttavan luonnonvalinnan vastaista valintaa kalapopulaatioissa (Edeline ym. 2007). Mikäli kalapopulaatioissa suuremmat kalat tuottavat enemmän ja parempia jälkeläisiä, voi suuria kaloja valikoiva kalastus vaikuttaa negatiivisesti populaation lisääntymispotentiaaliin (Scott ym. 1999).

Mädin määrä on hyvin selkeästi riippuvainen emon koosta lähes kaikilla kalalajeilla (Spanovskaya & Solininova 1983, Bańbura & Koszalinski 1991, Heinimaa & Heinimaa 2004). Useiden tutkimusten mukaan suuret ja vanhat kalat voivat olla tärkeitä yksilöitä populaation lisääntymistehokkuuden kannalta (Berkeley ym. 2004). Mätijyvien koolla ja emon koolla sekä iällä onkin havaittu positiivinen korrelaatio useilla eri kalalajeilla, esim. merikalosta koljalla (*Melanogrammus aeglefinus*) (Hislop 1988), mustaselkäkampelalla (*Pseudopleuronectes americanus*) (Buckley ym. 1991), sillillä (*Clupea harengus*) (Hempel & Baxter 1967) ja villakuoreella (*Mallotus villosus*) (Chambers ym. 1989). Sisävesikalosta ainakin kelta-ahvenella (*Perca flavescens*) (Lauer ym. 2005), ahvenella (Kotakorpi & Kumpulainen 2007, Jutila 2009), lohella (*Salmo salar*) (Heinimaa & Heinimaa 2004) on havaittu positiivinen korrelaatio mädin laadullisten ominaisuuksien ja emokalan koon välillä. Vaikka monilla kalalajeilla isoimmat yksilöt tuottavatkin suurempia mätijyviä, poikkeuksiakin löytyy. Joissain tapauksissa hauella tällaista riippuvuutta ei ole havaittu (Edeline ym. 2007). Lajinsisäinen kilpailu saattaa johtaa siihen, että pientenkin yksilöiden kannattaa panostaa mädin laatuun, koska kova kilpailu karsii pienet poikaset pois (Edeline ym. 2007). Jos kilpailu on lajienvälistä tai lisääntymismenestys riippuu enimmäkseen ympäristökijöistä, saattaa erikokoisilla yksilöillä olla enemmän eroa lisääntymisstrategioissa. Ahvenella on havaittu negatiivinen korrelaatio kalan koon ja GSI:n välillä (Kotakorpi & Kumpulainen 2007, Jutila 2009), eli pienet yksilöt tuottavat enemmän mätiä suhteessa kokoonsa, mutta mädin laatu on heikompa.

Mätijyvän koolla saattaa olla parabolinen riippuvuus kalan iän ja koon suhteen, eli jossain vaiheessa mädin laatu alkaa heiketä. Kalan kasvaessa sen kehon ylläpitämiseen kuluu enemmän energiaa, mikä voi alkaa näkyä mätijyvien laadussa, jos ravintotilanne ei ole optimaalinen. Esimerkiksi muikulla (*Coregonus albula*) (Kamler ym. 1982) mätijyvän laadun on havaittu vaihtelevan iän suhteen parabolisesti joissain populaatioissa. Abdoli ym. (2005) havaitsivat kivisimpun (*Cottus gobio*) mätijyvien halkaisijan alkavan laskea vanhimmissa ikäryhmissä (5 ja 6 v).

Haukiemojen koossa on luonnossa hyvin suurta vaihtelua, jopa alle 20 cm pituisista aina reilusti yli metrin pituisiin (Craig 1996). Emokalojen kokojakauma voikin vaikuttaa merkittävästi niiden yhteenlaskettuun lisääntymiskykyyn. Esimerkiksi Ruotsissa on asetettu haulle 40 cm alamitta ja 75 cm ylämitta merialueella, koska haukikannat ovat taantuneet. Tässä tapauksessa yhtenä perusteena ylämitalle oli se, että suurempien haukien on havaittu tuottavan suurempia mätijyviä (Anonyymi 2009b). Kalastuksen ohjausta suunniteltaessa olisikin tärkeää tuntea erikokoisten kalojen merkitys populaation lisääntymiskyvylle, että voitaisiin laatia kestävä kalastusstrategia (Scott ym. 1999). Hauen hedelmällisyyteen eli fekunditeettiin vaikuttavia asioita on tutkittu melko paljon. Spanovskaya & Solininova (1983) ovat tutkineet hauen fekunditeetin ja emokalan koon välistä riippuvuutta. Heidän havaintojensa mukaan suhteellisessa fekunditeetissä on vuosien välistä vaihtelua populaation sisälläkin ruokailu- ja lisääntymisolosuhteiden mukaan. Warta-joella tehdyssä tutkimuksessa todettiin naarashauen koon selittävän 74 % yksilöiden välisestä absoluuttisen fekunditeetin vaihtelusta (Bańbura & Koszalinski 1991).

2.3 Ympäristötekijöiden vaikutus lisääntymistuotteisiin

Kalan elinympäristö vaikuttaa sen lisääntymispanostukseen monin tavoin. Poikaset kohtaavat varhaisissa elämänvaiheissaan hyvin erilaisia olosuhteita ja haasteita elinympäristöstä riippuen (Fuiman 1989, Hutchings 1991). Eri kalalajien lisääntymisstrategioissa havaittavat erot ovat seurausta sopeutumisesta erilaisiin elinympäristöihin (Bonislawska ym. 2001).

Monet valtamerikalat tuottavat mahdollisimman paljon pieniä mätijyviä. Valtamerissä se on kannattavaa, koska on hyvin epätodennäköistä, että poikaset joutuisivat kohtaamaan kovaa kilpailua (Wootton 1998). Tämän vuoksi kannattavinta on tuottaa paljon poikasia, jolloin on suurin todennäköisyys, että osa poikasista löytää laikuittaiset ravintoresurssit ja selviää poikasvaiheen yli. Toisessa ääripäässä on esimerkiksi puronieriä, jonka poikaset joutuvat kilpailemaan pienten purojen rajallisista reviiereistä ja ravintovaroista. Puronieriä tuottaa suuria mätijyviä, koska poikasen laadulliset ominaisuudet ovat erittäin ratkaisevia niiden selviytymisen kannalta (Hutchings 1991). Elinympäristön ennustamattomuuden on havaittu vaikuttavan puronieriällä mätijyvän koon emokohtaiseen vaihteluun, eli sama emo voi tuottaa samana vuonna kooltaan vaihtelevia mätijyviä.

Mätijyvän koon ja kutuajan pituuden välillä on havaittu negatiivinen korrelaatio, kun asiaa on tutkittu eri lajeja vertailemalla (Vila-Gispert & Moreno-Amich 2002). Suuria mätijyviä tuottavien lajien on tärkeämpää panostaa kututapahtuman onnistumiseen, koska ne tuottavat pienemmän määrän mätiiä. Esimerkiksi mädin hautaaminen tai vartioiminen ovat tällaisia sopeumia kututapahtuman onnistumisen edistämiseksi. Näillä lajeilla onkin tärkeää optimoida ajoitus täydellisesti, mikä johtaa lyhyempään lisääntymiskauteen. Pieniä mätijyviä tuottavat lajit taas tuottavat enemmän mätiiä, jolloin niillä on paremmin varaa hajauttaa lisääntymistä niin ajallisesti kuin paikankin suhteen. Tämä hajauttaminen näkyy pidempänä lisääntymiskautena. Näillä lajeilla lisääntymisen onnistumiseen liittyy enemmän satunnaisuutta, ja ero hyvien ja huonojen kutukertojen välillä voikin olla huikea. Kaikki pieniä mätijyviä tuottavat kalalajit eivät kuitenkaan hajauta kutemistaan ajallisesti. Esimerkiksi kuha (*Sander lucioperca*) tuottaa pieniä mätijyviä, mutta laskee silti kaikki mätijyvänsä kerralla. Koiraskuhat jäävät vartioimaan mätiiä ja kuoriutuvia poikasia, minkä vuoksi sen kannattaa laskea mätii kerralla yhteen paikkaan (Lappalainen ym. 2003).

Haukien lisääntymisympäristön on havaittu vaikuttavan siihen, minkälaista mätiiä ja poikasia se tuottaa. Murry ym. (2008) havaitsivat, että syvään veteen kutevat hauet tuottivat suurempia mätijyviä, joista kuoriutuvat poikaset olivat suurempia ja kuoriutuivat nopeammin kuin latvavesiin kutevan osapopulaation poikaset. Syvään veteen kutevien haukien mätijyvissä hautoutumisen aikainen kuolleisuus oli selvästi korkeampaa.

Hauella on havaittu eroja mädin kehitymisajan kestossa eri osapopulaatioiden välillä. Murry ym. (2008) havaitsivat, että myöhemmin kutevan osapopulaation mätii kehittyi nopeammin viljelykokeessa. Poikasen selviytymisen kannalta on tärkeää milloin ja minkä kokoisena poikanen kuoriutuu suhteessa elinympäristön ravintovarojen määrään ja kokojakaumaan. Kannibalismilla on suuri vaikutus hauen lisääntymismenestykseen (Grimm 1981). Sitä esiintyy niin vuosiluokkien sisällä kuin vuosiluokkien välilläkin. Yksi tärkeimmistä haukipopulaation itsesäätelymekanismeista on yksivuotiaiden haukien nollavuotiaisiin kohdistuva saalistus. Suuremmat poikaset pystyvät paremmin välttämään toisten haukien saalistusta, minkä voisi kuvitella myös suosivan suurempia mätijyviä, joista kuoriutuu suurempia poikasia. Hauen mätijyvät ovat suuria verrattuna muihin kevätkutuisiin lajeihin (Bonislawska ym. 2001). Kuitenkin pienemmät mätijyvät saattavat kehittyä nopeammin (Bonislawska ym. 2000), jolloin poikaset pääsevät nopeammin

siirtymään ulkoiseen ravintoon ja sitä kautta saavuttavat nopeammin riittävän koon kannibalismiin. Allaskokeissa haukien on todettu aloittavan kannibalismin noin viiden viikon ikäisinä (Giles ym. 1986).

Hauen fekunditeettiin vaikuttavat lämpötila, ravinnon saatavuus, sosiaalinen vuorovaikutus, hydrologiset tekijät, naaraan koko ja fysiologinen tila. Lisäksi nämä tekijät ovat vielä vuorovaikutuksessa keskenään (Craig 1996). Myös kannan koolla on suuri merkitys hauen fekunditeettiin. Haukiyksilön mädintuotanto vaihtelee erittäin paljon vuosien välillä, esimerkiksi Windermere-järvellä 66 cm hauki tuotti keskimäärin 51 000 mätijyvää vuonna 1950 ja 102 000 mätijyvää vuonna 1976 (Craig & Kipling 1983). Tämän vaihtelun on havaittu korreloivan negatiivisesti haukikannan koon kanssa, eli hauet tuottavat enemmän mätiä silloin, kun populaation biomassassa on pienempi. Tutkimuksessa käytettiin kannan kokona biomassaa kaksi vuotta ennen kutua. Myös Wright & Shoesmith (1988) havaitsivat alhaisen fekunditeetin liittyvän tiheään aikuisten haukien kantaan. Edeline ym. havaitsivat (2007) Windermere-järvellä, että hauen somaattinen kuntokerroin vaikuttaa lisääntymispanostukseen enemmän kuin aikaisempi kasvuhistoria. Muita heidän havaitsemiaan tilastollisesti merkitseviä lisääntymispanostukseen vaikuttavia tekijöitä olivat pituus, ikä ja vuosi. He havaitsivat myös tilastollisesti merkitsevän yhdysvaikutuksen iällä ja pituudella, eli pituuden vaikutus lisääntymispanostukseen oli riippuvainen myös kalan iästä ja toisinpäin. Myös vuodella ja pituudella oli yhdysvaikutus, eli tutkimusvuosi vaikutti pituuden vaikutukseen ja toisinpäin. Lisäksi pituudella, iällä ja vuodella oli yhteisvaikutus, eli nämä kaikki kolme muuttujaa vaikuttivat siihen, minkälainen vaikutus muilla muuttujilla oli lisääntymispanostukseen.

2.4 Hauen ravinto ja ravinnon vaikutus kalojen lisääntymistuotteisiin

Hauki käyttää monen muun kalalajin tavoin ravintonaan eläinplanktonia heti kuoriuduttuaan (Craig 1996). Kasvaessaan hauki alkaa yleensä ensin käyttää ravintonaan vesiselkärangattomia ja sen jälkeen kaloja. Yleensä siirtyminen kalaravintoon tapahtuu jo ensimmäisen kesän aikana. Hauen tärkeintä ravintoa ovat kalat, joiden suhteen hauki on jossain määrin valikoiva koon suhteen (Nilsson & Brönmark 2000).

Ravinnon määrä voi vaikuttaa kalojen sukukypsyysikään siten, että hyvän ravintotilanteen vallitessa kalat kasvavat nopeammin ja tulevat sukukypsiksi nuorempina (Yoneda & Wright 2005). Hyvän ravintotilanteen vallitessa kaloilla on mahdollista sijoittaa enemmän resursseja lisääntymistuotteisiin, minkä seurauksena kalat voivat tuottaa enemmän mätiä (Wootton 1972). Heikossa ravintotilanteessa kalat voivat tuottaa vähemmän mätiä, mutta esimerkiksi mätijyvien kokoon ravintotilanteella ei välttämättä ole vaikutusta (Edeline ym. 2007). Heikon ravintotilanteen vallitessa osa populaatiosta saattaa jättää lisääntymisen kokonaan väliin (Rideout ym. 2000). Jotkut kalalajit tuottavat heikoissa ravinto-oloissa suurempia mätijyviä, koska kovassa ravintokilpailussa poikasten kuoriutumiskoko vaikuttaa merkittävästi niiden säilymiseen (Hutchings 1991).

Ravintotekijöistä erityisesti lipidien vaikutusta on tutkittu paljon. Erilaisten lipidien määrän ravinnossa on havaittu korreloivan positiivisesti mätijyvän sekä alkion selviytymisen kanssa (Watanabe ym. 1991). Hiilihydraattien ja proteiinien vaikutusta on tutkittu vähemmän, mutta niilläkin on havaittu olevan merkitystä (Washburn ym. 1990). Alkionkehityksen onnistumisen on havaittu olevan riippuvainen munassa olevien aminohappojen tasapainosta (Fyhn & Segistad 1987).

3. AINEISTO JA MENETELMÄT

3.1 Tutkimusjärvet

Tutkimukseen kuuluneet Haara- Maja- sekä Hokajärvi sijaitsevat Hämeenlinnassa (ent. Lammin kunta) Evon alueella (Taulukko 1). Kaikki järvet ovat Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitoksen hallinnoimia tutkimusjärviä ja ovat olleet pitkään rauhoitettuja kalastukselta. Järvet ovat tyypillisiä suomalaisia runsashumuksisia (väriluku >90 mg Pt/l) oligo-mesotrofisia metsäjärviä (Immonen 2008). Järvien haukipopulaatioita on tutkittu tätä tutkimusta edeltävinä vuosina (Tiainen 2008). Keväällä 2008 Haarajärven haukipopulaation (≥ 35 cm) kooksi arvioitiin merkintä-takaisinpyynti -menetelmällä (Petersen, Chapman-muunnos, Ricker 1975) 267 (19 kpl/ha), Hokajärvellä 132 (16 kpl/ha) ja Majajärvellä 96 (28 kpl/ha) yksilöä (Olin ym. 2009). Haukien biomassa-arvio tehtiin kokojakauman sekä mittauksiin perustuvan pituus- ja massakäyrän avulla. Biomassa-arvio oli Haarajärvellä 11,6 kg/ha, Hokajärvellä 10,8 kg/ha ja Majajärvellä 15,2 kg/ha.

Haukien lisäksi näistä järvistä tavataan ahventa ja särkeä, ja lisäksi Hokajärvellä esiintyy jonkin verran ainakin lahnaa ja salakkaa. Haarajärvellä sekä Hokajärvellä esiintyy myös madetta ja siikaa. Majajärvessä on harvalukuisena myös suutaria. Särki ja ahven ovat selkeästi yleisimmät kalat aikaisempien verkkokoekalastusten perusteella (Tiainen 2008, Olin ym. 2009). Suurin osa särjen ja ahvenen koekalastussaaliista koostuu kaikissa tutkimusjärvissä melko pienistä yksilöistä. Runsaimmat kokoluokat olivat näissä järvissä 10 cm molemmin puolin.

Taulukko 1. Tutkimusjärvien morfometria ja vedenlaatutiedot. Kokonaisfosforin arvot perustuvat kesän 2006 mittauksiin. Väriluvun arvot ovat keskiarvoja vuosien 1997–2005 pintaveden syys- ja talvinäytteistä. (Immonen 2008)

Järvi	Koordinaatit	Pinta-ala(ha)	Keskisyvyys (m)	Suurin syvyys (m)	Kokonaisfosfori ($\mu\text{g/l}$)	Väriluku (mg Pt/l)
Haarajärvi	61°13'58"N 25°11'11"E	13,8	6,1	12,0	13 (8-25)	150
Majajärvi	61°12'53"N 25°8'29"E	3,4	4,6	12,0	28 (21-44)	345
Hokajärvi	61°14'33"N 25°6'36"E	8,4	2,2	6,0	7 (6-9)	124

3.2 Kokeessa käytetyt kalat

Kokeen hluet pyydettiin 17.4. - 12.5.2008 välisenä aikana. Kalastuksessa käytettiin kolmea eri katiskamallia sekä muutamaa erilaista rysämallia. Käytetyt katiskamallit olivat Kivikangas Oy:n valmistamat Teho (solmuväli 13 mm) ja Lokka (solmuväli 18 mm) havaskatiskat sekä tiheäsilmäisestä (12,7 mm) metalliverkosta valmistettu ”Evo”-katiska. Rysät olivat luokkirysä, joissa luokkien materiaaleina oli muoviputki, bambu tai teräslanka. Käytetyin rysämalli oli 8,5 m mittainen Kivikankaan luokkirysä, jonka pyyntikorkeus on 90 cm ja hapaan solmuväli 30 mm. Rysässä on 5 halkaisijaltaan 55–65 cm vannetta, 2 nielua ja 5 m mittainen solmuväliltään 50 mm aitaverkko.

Pyydysten määrä vaihteli järven koon mukaan sekä järven sisällä kudun edetessä. Pyydykset oli sijoiteltu matalaan alle 3 m syvyiseen veteen kattavasti eri puolille järveä, mutta pyydysten paikkoja vaihdeltiin tarvittaessa (Taulukko 2). Saaliiksi saadut hauet siirrettiin muovisaaveissa sumppuihin Evon riistan- ja kalantutkimuksen allasalueelle, mikäli niitä ei voitu lypsää heti. Sumppuina käytettiin halkaisijaltaan n. 2 m leveitä pyöreitä havassumppuja, jotka kelluivat kohoien varassa maa-altaissa siten, että vesisyvyys oli niissä hieman yli 1 m. Naaraille ja koiraille oli omat sumppunsa. Myös erikokoiset kalat laitettiin eri sumppuihin predaation välttämiseksi. Eri järvistä pyydetty kalat olivat myös eri sumpuissa, että kalojen alkuperä pysyisi tiedossa. Kokeeseen käytettyjen kalojen pituus mitattiin mittalaudalla. Lisäksi kalat punnittiin ennen lypsämistä sekä myöhemmin ilman sisäelimiä. Tätä massaa käytettiin somaattisen massan arvona. Tällöin kalan mahan tai gonadien sisältö ei vaikuttanut tuloksiin. Emon kokonaismassan vaikutusta ei testattu lainkaan, koska pyyntihetkellä ei voitu mitenkään varmistua siitä, oliko kala laskenut jo osan mädistä. Sisäelinten poistamisen yhteydessä kalojen sisäelinten kunto tarkastettiin mahdollisten loisten tms. kuntoon vaikuttavien asioiden varalta. Kaloilta ei löytynyt merkittäviä kuntoon vaikuttavia loisia tai tauteja. Koirailta nro 9 ja 11 sekä naaraalla nro 12 oli muutamia loisrakkuloita maksassa.

Taulukko 2. Haukien pyynnin ajoittuminen ja pyyntiponnistus vuonna 2008.

Järvi	Pvm	Katiska, kpl	Katiska, pyynti- vrk	Katiska, pyynti- vrk/ha	Vanne- rysät, kpl
Majajärvi	28.4.-14.5.	8-18	202	59,7	2-4
Hokajärvi	24.4.- 5.5.	15	150	17,8	2-4
Haarajärvi	28.4.- 8.5.	9-33	277	20,0	2-8

3.3 Kasvatuskokeet

3.3.1 Lypsäminen ja hedelmöitys

Kalat pyydystettiin lypsämistä varten haavilla sumpuista. Tavoitteena oli saada samaan aikaan hedelmöitettyä kaksi mahdollisimman erikokoista naarasta yhden koiraan (40,0-44,2 cm) maidilla, jotta mahdollinen koirasta johtuva vaihtelu olisi mahdollisimman vähäistä. Kuturyhmän kalat olivat samasta järvestä. Kutuvalmiiden naaraiden saatavuus oli hyvin vaihtelevaa, minkä vuoksi aina ei saatu hedelmöitettyä kahden naaraan mätiä kerralla. Sopivan mittaisia kutuvalmiita koiraita oli sen sijaan hyvin saatavilla.

Ennen lypsämistä kalat tainnutettiin napakalla puukalikan iskulla. Mädin hedelmöittäminen tehtiin kuivahedelmöityksenä, eli sukutuotteet sekoitettiin ensin keskenään ilman vettä. Molempien sukupuolten sukutuotteet lypsettiin omaan lasiastiaan, jonka jälkeen maiti (50 µl) annosteltiin pipetillä mädin päälle. Mätiä sekoitettiin varovasti linnun sulalla minuutin ajan ennen veden (20 ml) lisäämistä. Sekoittamista jatkettiin haudontajärjestelmään siirtämiseen asti, jotta mäti ei tartuisi lasiastian pohjaan. Naarailta pyrittiin ottamaan 20 g jokaiseen kasvatuserään, mutta kaikilta naarailta ei saatu samaa määrää (toteutuneet määrät taulukossa 3).

3.3.2 Mädin hautominen

Mädin haudontaa varten oli käytössä kaksi erillistä järjestelmää. Ensisijaisesti haudonta tehtiin sihtisaavijärjestelmässä (Kuvat 1 ja 3), mutta mahdollisuuksien mukaan otettiin rinnakkaisnäyte haudontasuppiloon (Kuva 2).

Sihtisaavijärjestelmä rakennettiin Evon riistan- ja kalantutkimuksen tiloissa entiseen rapukoejärjestelmään. Järjestelmän vedenkiertoa pyöritti kaksi eri vesipumppua, jotka nostivat veden hieman muuta järjestelmää korkeammalle, jolloin vesi saatiin kiertämään koko järjestelmässä korkeuseroa hyväksi käyttäen. Yläsäiliössä oli termostaatilla säädettävä lämmitysvastus, jonka avulla järjestelmässä kiertävän veden lämpötila pyrittiin pitämään optimaalisessa 12°C lämpötilassa (Craig 1996). Vesipumpun säiliöön syötettiin vettä läheisestä Majajoesta johdetusta putkesta. Kokeessa putken hana säädettiin siten, että koko ajan järjestelmään tuli hieman uutta vettä samalla, kun osa palaavasta vedestä poistui järjestelmästä, eli kyseessä oli osittainen kiertovesijärjestelmä. Vesipumpun suodatinkangas piti veden puhtaana ylimääräisestä kiintoaineksesta. Vesi kiersi kokeen aikana järjestelmässä siten, että vain toiselle pumpulle tuli uutta vettä järjestelmän ulkopuolelta ja poistovesi- ja tulovesiputket kytkettiin ristiin eri pumppujen kesken. Tällä päästiin siihen, että koko järjestelmässä kiersi mahdollisimman samanlaatuinen vesi.

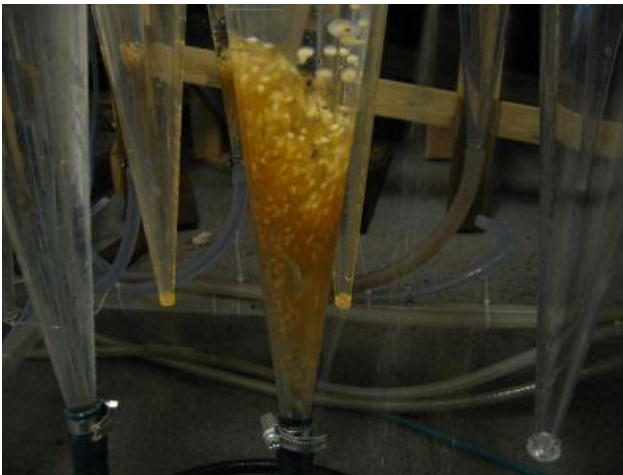
Järjestelmässä oli 16 muoviallasta, joihin jokaiseen tuli 2 vesiletkua kahdesta eri tulovesiputkesta. Jokaisesta altaasta lähti 1 poistovesiputki takaisin vesipumpulle. Mädin hautomista varten vesilaatikoihin laitettiin 1 tai 2 sihtisaavia, joihin tuli 1 tulovesijohto. Sihtisaavit oli valmistettu 30 l muovisaaveista siten, että noin 5 cm pohjan yläpuolelta alkaen oli saavin kylkeen leikattu reikä (20 x 30 cm), jonka päälle oli liimattu metalliverkko (silmäkoko 0,3 mm). Vesi kiersi saaveissa siten, että se putosi vapaasti saavin yläreunalta pohjalle ja poistui sitten sihtiverkkojen läpi järjestelmään.

Toisena järjestelmänä toiminut haudontasuppilojärjestelmä toimi läpivirtausperiaatteella lämmittämättömällä järvisedellä. Suppiloita (2 l) varten oli erillinen haudontapöytä, jonka kannessa oli reikiä, joihin suppilot kiinnitettiin tukevasti pystyasentoon. Järjestelmän vesi tuli läheisestä kirkasvetisestä Syrjäanalunen-lammesta. Vesi tuli lammesta putkea pitkin n. 2 m korkeudella sijaitsevaan muovikouruun, jonka pohjasta olevista hanoista vesi johdettiin letkujen avulla suppiloille. Tuloveden virtausnopeus säädettiin sopivaksi suppilokohtaisesti kourun hanasta. Vesi poistui suppiloiden yläpäästä suppilopöydän kautta viemäriin. Suppiloiden päälle laitettiin muoviverkkoa (Silmäkoko 1 mm) estämään mädin tai kuoriutuneiden poikasten karkaaminen häiriötilanteissa. Mädin haudonnassa lämpötilaa seurattiin HOBO Water Temp Pro [H20-001] -lämpötilatallentimilla (Kuva 4).

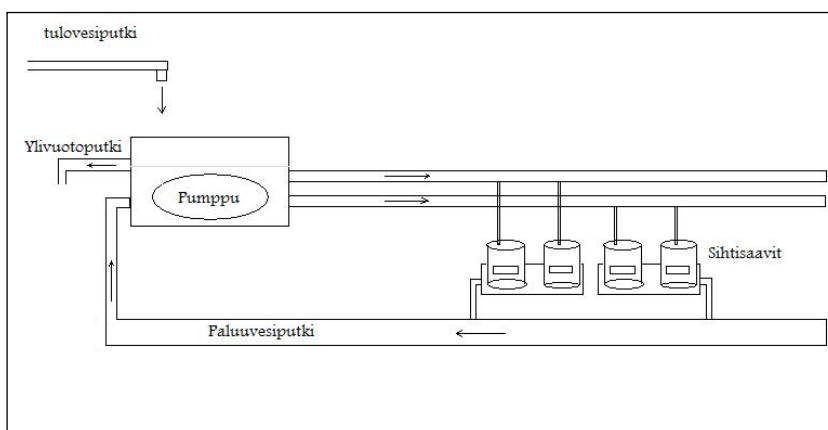
Mädin kehittymistä tarkkailtiin kahdesti päivässä. Pituus- ja kuivamassamittauksiin otettiin molempiin 30 kpl erä, ja näлкиintymiskokeeseen otettiin 50 poikasta. Poikaset valikoitiin satunnaisotoksella ensimmäisenä päivänä kuoriutuneiden poikasten joukosta. Kun kaikki näytteet oli otettu ja kaikki poikaset kuoriutuneet, poikasten kokonaismäärän selvittämiseksi loput poikaset laskettiin ottamalla pipetillä sopiva erä poikasia valkoiselle kertakäyttölusikalle, josta ne oli helppo laskea. Tämän jälkeen jokaiselta emolta siirrettiin 200 poikasta maa-altaisiin, joissa seurattiin poikasten kasvua luonnonravinnolla. Kaikilta emoilta ei kuitenkaan saatu niin paljon poikasia, että niitä olisi riittänyt tähän kokeeseen. Poikaset sekoittuivat altaissa, joten emokohtaista tarkastelua ei niiden suhteen voi tehdä. Poikasista otettiin 50 kpl satunnaisotos pituusmittaukseen altaiden tyhjennyksen yhteydessä (17.6.2008).



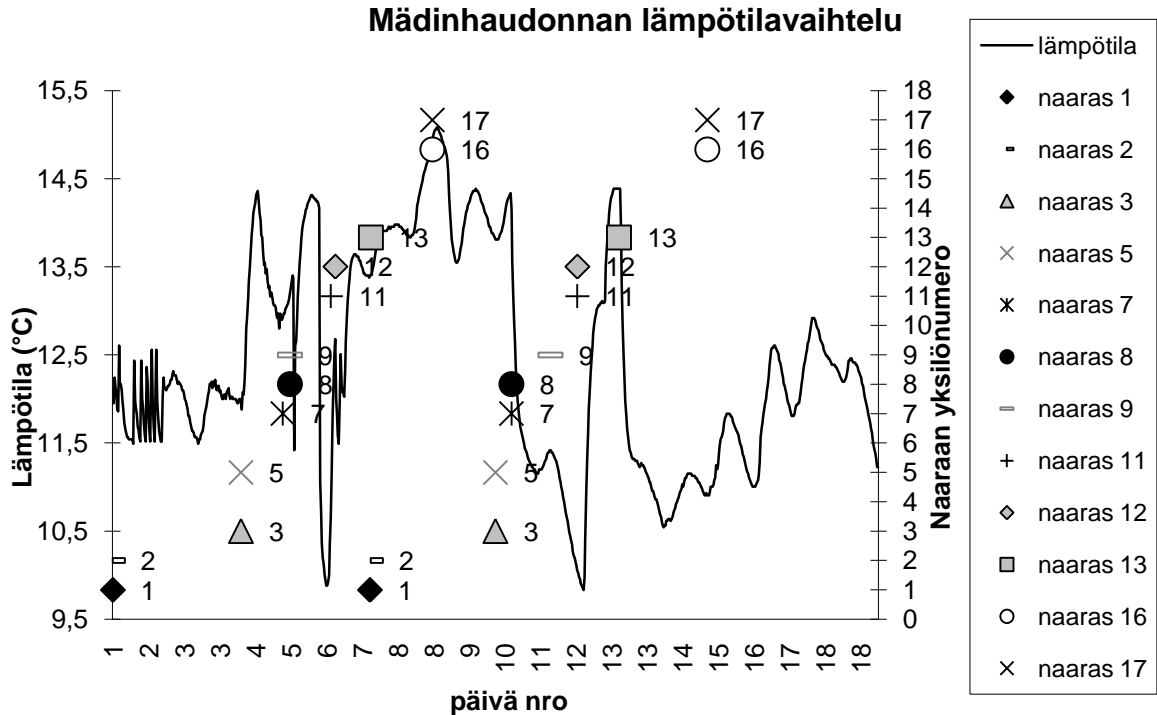
Kuva 1. Mädin haudonnassa käytettyä sihtisaavijärjestelmää.



Kuva 2. Kokeessa käytetty haudontasuppilo.



Kuva 3. Sihtisaavijärjestelmän kaaviokuva.



Kuva 4. Kokeen aikainen lämpötilavaihtelu mädinhaudontajärjestelmässä (Päivä nro 1 = 25.4.2008). Jokaisen naaraan mädinhaudonnan alkuehetki, sekä ensimmäisten poikasten kuoriutumisaika näkyy kuvassa.

3.3.3 Nälkiintymiskoe

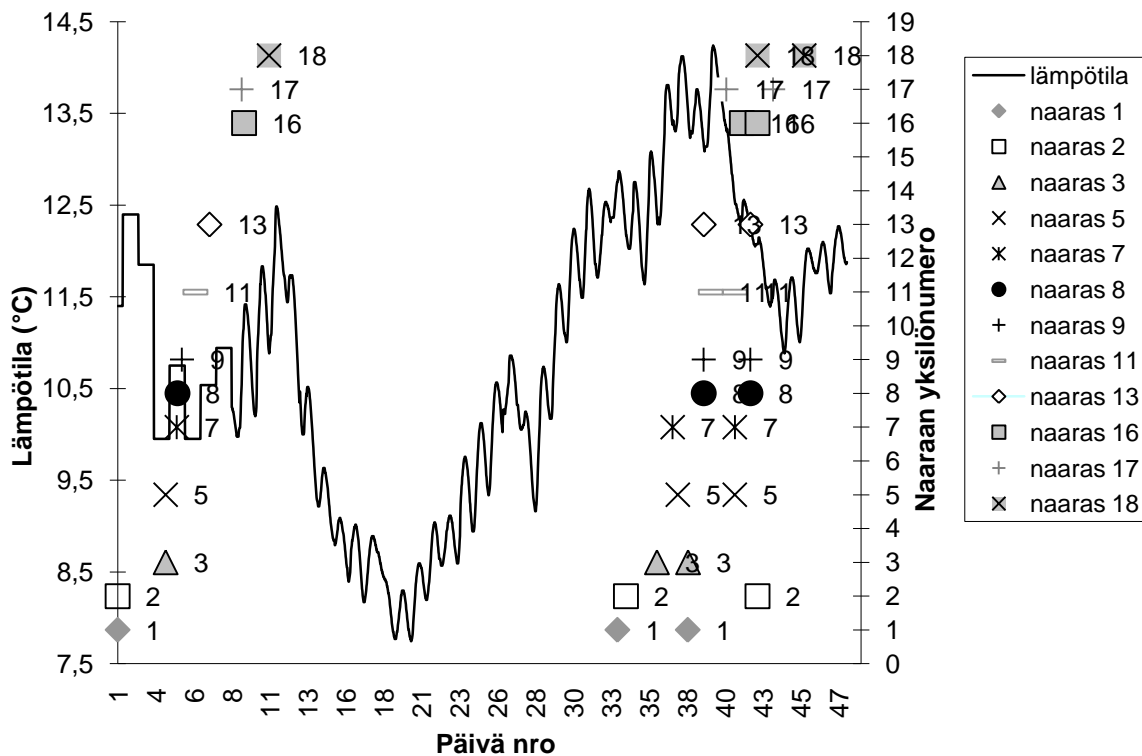
Nälkiintymiskoe tehtiin 2 l lasipurkeissa, joihin laitettiin 1 l planktonhaavin (verkon silmäkoko 50 μm) läpi suodatettua vettä. Lasipurkeissa oli suodatinkankaasta tehdyt kannet (silmäkoko 0,5 mm), joiden tarkoitus oli estää hyönteisten ym. mahdollisen ravinnon joutuminen astioihin. Poikaset (50 kpl) valittiin ensimmäisen päivän kuoriutujista satunnaisesti. Poimiminen tapahtui pipetin avulla siten, että ensin imettiin varovasti sopiva määrä poikasia pipettiin, mistä ne siirrettiin ensin lusikan päälle laskentaa varten ennen laittamista nälkiintymisastioihin.

Kuolleet poikaset laskettiin joka päivä tarkastuksissa aamulla klo 8 sekä illalla klo 19. Tarkastuksessa mitattiin veden lämpötila sekä happipitoisuus elektronisella happi- ja lämpötilamittarilla. Lämpötilaa seurattiin kokeen aikana (Kuva 5) myös em. lämpötilatallentimella, joka oli samanlaisessa vesiastiassa kuin varsinaiset koe-erät. Se mittasi lämpötilan 30 min välein, ja näiden havaintojen päiväkohtaisten keskiarvojen summasta saatiin koe-erän päiväastesumma. Tallennin saatiin laitettua mittaamaan vasta 8.5.2008 klo 18:30, minkä vuoksi tätä hetkeä edeltäneet lämpötilatiedot perustuvat poikasten tarkastuksen yhteydessä mitattuun lämpötilatietoon. Tämä lämpötilatieto on hyvin vertailukelpoinen tallentimen antaman tiedon kanssa, tämän voi todeta vertaamalla keskenään tallentimen ja happipitoisuusmittarin antamia tuloksia myöhemminä vuorokausina. Mikäli jossain astiassa happipitoisuus oli alle 7 mg/l, ilmastettiin kaikkia astioita tavallisen akvaariokäyttöön tarkoitetun ilmastimen avulla. Ilmastuksen jälkeen happipitoisuus tarkastettiin uudelleen. Ilmastusaika oli 40 s, mikä riitti nostamaan happipitoisuuden yli raja-arvon (7mg/l). Lisäksi tarkastuksessa laskettiin kuolleet poikaset, jotka poimittiin pipetillä eppendorf-putkiin pituusmittauksia varten. Poikasten kuoleman toteaminen oli toisinaan hankalaa, koska ne voivat olla elävinäkin täysin liikkumatta pitkään. Hankalimmat tapaukset poimittiin pipetillä kertakäyttölusikkaan, jossa voitiin

varmistua poikasen elottomuudesta. Tarkastuksen yhteydessä astioiden paikat sekoitettiin satunnaisesti pöydällä.

Koe päättyi, kun astian kaikki poikaset olivat kuolleet. Näлкиintymisenkeston mittarina aineistoa käsiteltäessä käytettiin poikaserän LD50-päiväastesummaa, eli kuvissa esitetty näлкиintymisenkeston arvo kuvaa sitä päiväastesummaa, jolloin puolet poikasista oli kuollut. Koe-erien aloituspäivät olivat välillä 1.5.-12.5.2008, ja päättymispäivät olivat välillä 7.6.-19.6.2008. Lämpötila vaihteli kokeen aikana välillä 7,8-14,2 °C.

Näлкиintymiskokeen lämpötilavaihtelu



Kuva 5. Lämpötilanvaihtelu koe-astioissa näлкиintymiskokeen aikana. Jokaiselta naaraalta on laitettu kuvaan 3 pistettä: kokeen aloitusajankohta, näлкиintymisenkeston mediaanivaihtelu sekä viimeisen poikasen kuolinajankohta.

3.4 Mädin ja poikasten mittaukset

Mädistä otettiin lypsämisen yhteydessä satunnaisesti kaksi 10 mätijyvän erää sekä yksi 25 mätijyvän erä kuivamassan määrittämistä varten (Taulukko 3). Useampia eriä otettiin sen takia, että jälkikäteen voitiin analysoida mittausten luotettavuutta ja hylätä epäluotettavat havainnot. Mätijyvien laskeminen tapahtui siten, että ensin laitettiin lasialustalle sopiva määrä mätiä, josta eroteltiin pinsetin kärjellä tarvittava määrä mätijyviä foliokuppiin, joka tehtiin taittelemalla tavallisesta alumiinifoliosta. Vastakuoriutuneet poikaset oli säilytetty pakastettuna vesihautteeseen, ja ne laitettiin sellaisenaan foliokuppiin.

Mätijyvistä sekä vastakuoriutuneista poikasista määritettiin keskimääräinen kuivamassa. Tämä tehtiin kuivaamalla näyte foliokupissa, joka punnittiin etukäteen ilman näytettä, jotta kupin massa voitiin lopuksi vähentää tuloksesta. Näytteitä kuivattiin uunissa 24 h 60 °C lämpötilassa, minkä jälkeen ne punnittiin Sartorius analytical -tarkkuusvaa'alla 0,1 mg tarkkuudella. Mädin kuivamassatuloksista poistettiin naaraalta numero 2 erä 2, koska se poikkesi erityisen paljon eristä 1 ja 3 (Erän 2 keskimassa oli 1,278 kertaa niin

suuri kuin erän 1 ja 1,306 kertaa niin suuri kuin erän 3). Naaraalta numero 24 poistettiin aineistosta erä 2, koska se poikkesi erityisen paljon eristä 1 ja 3 (Erä 2 keskimassa oli 0,707 kertaa niin suuri kuin erän 1 ja 0,747 kertaa niin suuri kuin erän 3). Poikasten kuivamassahavainnoista poistettiin 2 poikkeavaa havaintoa. Naaraalta numero 9 poistettiin aineistosta havainto erästä numero 1, koska se poikkesi erityisen paljon eristä 2 ja 3 (Erän 1 keskimassa oli 0,508 kertaa niin suuri kuin erän 2, ja 0,526 kertaa niin suuri kuin erän 3). Naaraalta numero 13 poistettiin aineistosta havainto erästä numero 3, koska se poikkesi erityisen paljon eristä 1 ja 2 (Erän 3 keskimassa oli 0,512 kertaa niin suuri kuin erän 1, ja 0,498 kertaa niin suuri kuin erän 2). Poikkeavat havainnot poistettiin, koska mittausten epätarkkuus (esim. laskuvirhe tai punnitukseen joutunut ylimääräinen sidosaine) vaikutti todennäköisemmältä syytä kuin aito vaihtelu erien välillä. Poikkeavat erät erottuivat selkeästi muusta erien välillä havaitusta vaihtelusta.

Vastakuoriutuneiden poikasten pituus mitattiin mitta-asteikollisella mikroskoopilla (Nikon) 10-kertaisella suurennoksella. Tulokset kirjattiin asteikolta yhden mittavälin tarkkuudella, mikä tarkoittaa millimetreiksi muutettuna 0,117 mm. Mitta-asteikon kalibroiminen millimetreiksi tehtiin millimetripaperin avulla. Myös näлкиintymiskokeen poikaset mitattiin kokeen päätyttyä. Mittaaminen tehtiin suoraan millimetripaperilla 0,1 mm tarkkuudella. Naarailta 1 ja 2 ei saatu poikasia pituusmittauksiin.

Mädin ja poikasten massatietojen käsittelyssä jokaisen näytteen eri erästä on laskettu yhden mätijyvän tai poikasan keskimääräinen massa, ja näiden keskiarvojen keskiarvoa käytettiin kuivamassan arvona eri testeissä.

Taulukko 3. Kokeen haukien hedelmöitetyn mädin määrä, hedelmöitysajankohta, hedelmöitykseen käytetyn koiraan yksilönumero sekä mäti- ja poikasnäytteiden havaintomäärät naaraskohtaisesti ilmoitettuna.

Naaraan yksilönumero ja järvi	Koiran numero	Hedelmöitysjärjestelmä	Mätiä hedelmöitetty (g)	Nälkiintymiskokeen poikasten lkm.	Vastakuor. poik. pituusnäytteen havaintomäärä	Vastakuor. poikasten kuivamassanäytteiden havaintomäärä	Mädin kuivamassanäytteen havaintomäärä
1 (Majaj.)	1	25.4. klo 11:00	20	50	0	10+10+10	25+10+10
2 (Majaj.)	1	25.4. klo 11:00	20(+20*)	50+50*	0+30*	10+10+10+30*	25+10 ^o +10
3 (Majaj.)	2	28.4. klo 11:00	9	50	23	10+10	25
4 (Majaj.)	-	-	0	0	0	0	18+10+10
5 (Majaj.)	5	28.4. klo 11:00	20	50	27	10+10+10	25+10+10
6 (Majaj.)	-	-	0	0	0	0	25+10+10
7 (Majaj.)	3	29.4. klo 10:50	11,7	50	30	10+10+10	25+7
8 (Hokaj.)	4	29.4. klo 14:30	20(+20*)	50+50*	30+25*	10+10+10+30*	25+10+10
9 (Majaj.)	4	29.4. klo 14:30	20(+20*)	50+50*	30+24*	10 ^o +10+10+30*	25+10+10
10 (Haaraj.)	5	29.4. klo 19:30	15	0	0		25+10+8
11 (Majaj.)	6	30.4. klo 13:30	20(+20*)	50+50*	30+23*	10+10+10+15*	25+10+10
12 (Haaraj.)	7	30.4. klo 16:00	15	0	6	4	25+10+10
13 (Haaraj.)	8	1.5. klo 12:30	10	50	7	10+10+3 ^o +10*	25+10+10
14 (Haaraj.)	-	-	0	0	0	0	25+10+10
15 (Haaraj.)	8	1.5. klo 12:30	10	0	0	0	25+10+10
16 (Haaraj.)	9	2.5. klo 22:50	20(+20*)	50+50*	27+30*	30+30*	25+10+10
17 (Haaraj.)	9	2.5. klo 22:50	15	50	29	10+10+30	10+10+10
18 (Haaraj.)	10	3.5.	0	50	28	30	25+10+10
19 (Haaraj.)	-	-	0	0	0	0	25+10+10
20 (Haaraj.)	-	-	0	0	0	0	25+10+10
21 (Haaraj.)	11	5.5. klo 18:15	20	0	1	0	25+10+10
22 (Haaraj.)	12	-	(20*)	0	0	0	25+10+10
23 (Haaraj.)	-	-	0	0	0	0	25+10+10
24 (Hokaj.)	-	-	0	0	0	0	25+10 ^o +10
25 (Hokaj.)	-	-	0	0	0	0	25+10+10
26 (Haaraj.)	-	-	0	0	0	0	25+10+10

*=Suppilojärjestelmän tietoja

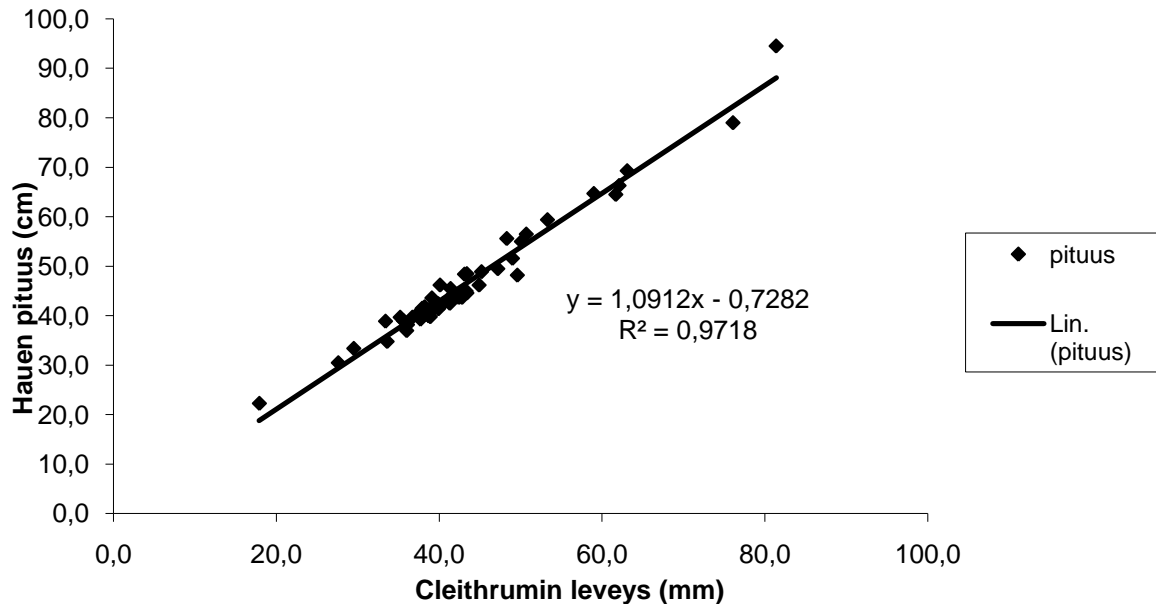
^o=Poikkeava havainto, ei otettu mukaan tuloksiin

3.5 Kalojen takautuvat iän- ja kasvunmääritykset

Näytehaukien iänmäärityksissä käytettiin pääasiassa niiden vasemmanpuolista hartianlukkoluuta (*cleithrum*), mutta sen ollessa vahingoittunut käytettiin oikeanpuolista luuta. Luita tutkittiin binokulaarimikroskoopilla 4,8-kertaisella suurennoksella kylmävalolaitteen valaistuksessa, ja vuosikasvuyöhykkeiden rajakohdat merkittiin luihin lyijykynällä. Merkittyjen kasvuyöhykkeiden leveyksien mittaamiseen käytettiin digitaalista työntömittaa, jonka näyttämät leveydet tallennettiin 0,1 mm tarkkuudella.

Haukinäytteiden takautuvasti määritettyjen vuosittaisten kasvujen laskemisessa oli aluksi tarkoitus käyttää Monastyrskyn kasvuyhtälöä (Bagenal & Tesch 1978). Näytehaukien pituuksien ja luiden säteen allometrisen eli suhteellisen kasvun yhtälön ($y = 1,18 * x^{0,975}$, $R^2 = 0,967$, $n = 53$) korjauskertoimeksi määritettiin arvo $b = 0,975$, joka saatiin kokeessa käytettyjen haukien, sekä muusta kasvu- ja pituusaineistosta mitattujen kokonaispituuksien (x ; cm) sekä niiden luiden kokonaispituuksien (y ; mm) välisestä

regressioyhtälöstä. Haukiaineistoon sovitettua Monastyrskyn kasvumallia verrattiin lineaariseen, eikä b poikennut merkittävästi arvosta 1. Kuitenkin haukiaineistoon sovitetulle lineaariselle mallille ($y = 1,09 * x - 0,73$, $R^2 = 0,972$, $n = 53$) (Kuva 6.) saatiin parempi selitysaste kuin epälineaarille mallille ja siksi sitä käytettiin näytehaukien takautuvasti määritettyjen pituuksien laskemisessa. Casselmanin (1990) mukaan hauen hartianlukkoluun ja kalan pituuskasvun välillä on suora riippuvuus (ts. kasvu on isometristä) ja siksi hauen takautuvassa kasvun määrittämisessä voidaan käyttää lineaarista kasvuyhtälöä (vrt. Lean kasvuyhtälö $L_n = S_n/S$ vs. Monastyrskyn kasvuyhtälö, kun $b = 1$) kasvuyhtälöä, jolloin se on lineaarinen.



Kuva 6. Haukiaineistoon sovitettu lineaarinen kasvumalli $y = 1,09X - 0,73$.

Haukien kasvunopeuksia eri järvien välillä tutkittiin Von Bertalanffyn kasvukäyrän avulla. Parametrien arvot estimoitiin iteratiivisesti pienimmän neliösumman menetelmällä.

Kaava 1. (Von Bertalanffyn kasvuyhtälö):

$$L_i = L_{\infty} * (1 - e^{-K * (i - t_0)})$$

jossa L_i = kalan pituus vuonna i (cm), L_{∞} = kalan asymptoottinen maksimipituus (cm), K = Kasvuvakio, t_0 = laskennallinen pituus vuonna 0.

Kasvunopeuden arvona käytetty G on laskettu viimeisen vuoden pituuskasvun perusteella.

Kaava 2. (Kasvunopeus G):

$$G = \ln W / \ln W_{-1}$$

jossa G = kalan hetkellinen kasvunopeus, $\ln W$ = \ln kalan massa (g), $\ln W_{-1}$ = \ln kalan massa vuosi sitten (g).

3.6 Tilastolliset menetelmät

Aineiston tilastolliset testit tehtiin Statistical Package for the Social Sciences (SPSS) -ohjelmalla. Aineiston normalisuus analysoitiin Kolmogorov-Smirnovin testillä ja tarvittaessa aineistolle tehtiin logaritimuunnos. Mädin ja poikasten ominaisuuksien (mätijyvän kuivamassa, mätijyvän märkämassa, mätimäärään suhteutettu poikasmäärä, haudonta-ajan kesto, poikasen pituus, poikasen kuivamassa ja poikasen nälkiintymisensieto LD50) riippuvuutta emon ominaisuuksista (pituus, somaattinen massa, ikä, kasvunopeus sekä iästä riippumaton kasvunopeus) testattiin lineaarisella regressioanalyysillä. Niissä

tapauksissa, joissa riippuvuus ei vaikuttanut lineaariselta (emon pituus-mätijyvän kuivamassa, emon somaattinen massa-mätijyvän kuivamassa) riippuvuutta testattiin SPSS:n curve estimation-työkalulla. Kvadraattisen mallin antamia tuloksia verrattiin lineaarisen mallin tuloksiin F-testillä.

Kasvunopeuden vaikutusta mädin kuivamassaan tutkittiin laskemalla ensin jäännöstermit ikä-kasvunopeus-regressiosta. Näiden jäännöstermien ja mädin kuivamassan välisestä korrelaatiosta saatiin selville iästä riippumattoman kasvunopeuden vaikutus mädin kuivamassaan. Kasvunopeuden vaikutusta mätijyvän kuivamassaan tutkittiin erikseen eri ikäryhmissä 3-5 ja 6-19 v., koska oli oletettavaa, että nuoret ja vanhat yksilöt jakavat saamansa energian eri tavoin kasvuun ja lisääntymistuotteisiin (esim. Wootton 1998).

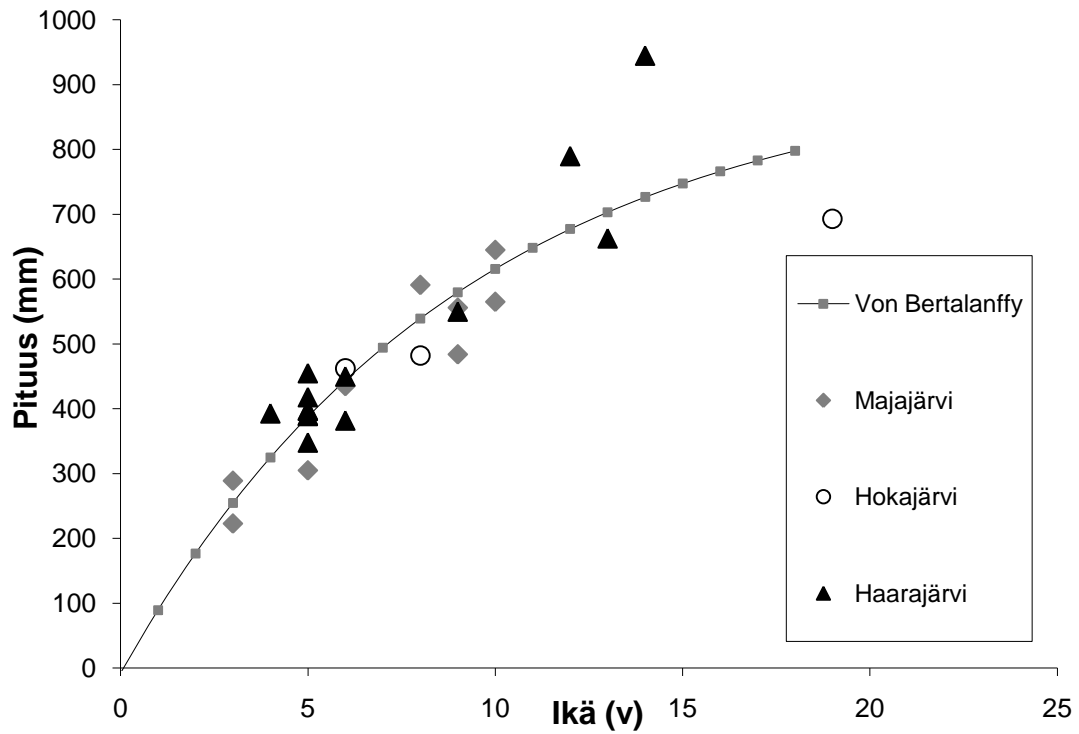
län vaikutusta mätimäärään suhteutettuun poikasmäärään (kuoriutuneita poikasia/1 g hedelmöitettyä mätiiä) tutkittiin SPSS:n Kruskal-Wallis testillä.

4. TULOKSET

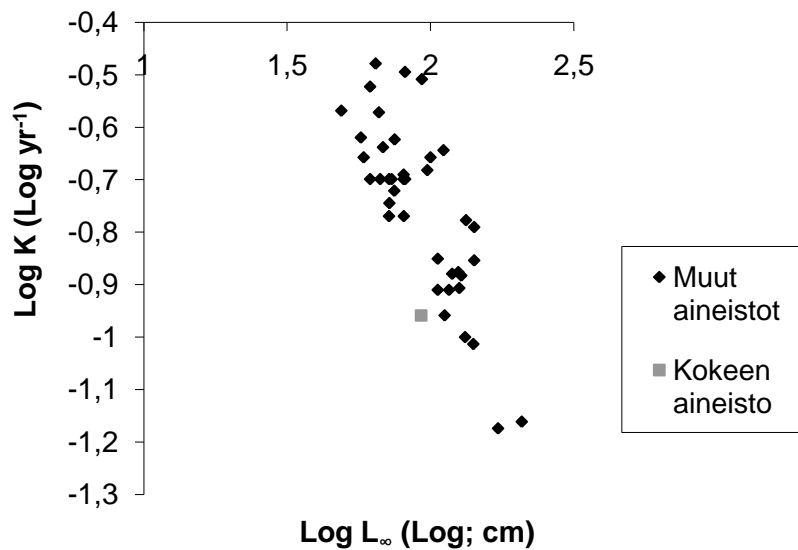
4.1 Emojen ominaisuudet

Kokeessa käytetyt emot (Taulukko 4) pyydystettiin kolmesta järvestä: Haarajärvi (15), Majajärvi (8) ja Hokajärvi (3). Emoien pituusvaihtelu oli tässä tutkimuksessa Haarajärvellä 34,8-94,5 cm (keskipituus 49,4 cm), Hokajärvellä 46,2-69,3 (keskipituus 54,6 cm) sekä Majajärvellä 22,3-64,5 (keskipituus 45,7 cm). Kasvunopeuden G arvot vaihtelivat 0,009:stä 0,674:ään, keskiarvo oli 0,331. Emoien ikä vaihteli välillä 3-19 vuotta, keskiarvo oli 7,5 vuotta.

Von Bertalanffyn kasvumallin (Kaava 1) avulla pystyttiin toteamaan, että kokeessa käytettyjen naarashaukien kasvunopeudessa ei ole merkittäviä eroja eri järvien välillä (Kuva 7). Kasvukäyrän parametrejä verrattiin myös muista haukipopulaatioista saatuihin parametrien arvoihin. Tutkimuspopulaatioiden keskimääräiset kasvuvakion arvot olivat keskimääräistä alhaisempia muihin populaatioihin verrattaessa, mutta kuitenkin jokseenkin tyypillisiä haukipopulaation arvoja (Anonyymi 2010) (Kuva 8).



Kuva 7. Kokeen emokalojen ikään ja pituuteen sovitettu Von Bertalanffyn kasvuyhtälö ($L_{\infty}=927$ mm, $K=0,11$).



Kuva 8. Kokeessa käytettyjen haukien Von Bertalanffyn kasvuyhtälön parametrit $\text{Log}(L_{\infty})$ ja $\text{Log}(K)$ verrattuna muihin haukiaineistoihin eri puolilta maailmaa (Anonyymi 2010).

Taulukko 4. Kokeessa käytettyjen kalojen sukupuoli (sp.), pituus, massa, somaattinen massa, ikä sekä hetkellinen kasvunopeus.

Kalan sp., yksilönumero ja järvi	Pit. (mm)	Massa (g)	Som. massa (g)	ikä (v.)	kasvunopeus G
♀1(Majajärvi)	305	194	147	5	0,571
♀2(Majajärvi)	556	1119	909	9	0,137
♀3(Majajärvi)	289	138	116	3	0,571
♀4(Majajärvi)	645	1540	1473	10	0,135
♀5(Majajärvi)	484	588	512	9	0,157
♀6(Majajärvi)	223	59	44	3	0,203
♀7(Majajärvi)	565	887	808	10	0,308
♀8(Hokajärvi)	462	553	455	6	0,360
♀9(Majajärvi)	591	1228	976	8	0,133
♀10(Haarajärvi)	398	360	294	5	0,441
♀11(Majajärvi)	435	554	442	6	0,490
♀12(Haarajärvi)	390	301	266	5	0,520
♀13(Haarajärvi)	389	278	244	5	0,198
♀14(Haarajärvi)	450	482	404	6	0,375
♀15(Haarajärvi)	418	384	300	5	0,371
♀16(Haarajärvi)	790	2360	2334	12	0,135
♀17(Haarajärvi)	393	365	386	4	0,498
♀18(Haarajärvi)	455	489	413	5	0,347
♀19(Haarajärvi)	382	286	235	6	0,094
♀20(Haarajärvi)	348	532	169	5	0,593
♀21(Haarajärvi)	397	344	289	5	0,674
♀22(Haarajärvi)	945	4362	3840	14	0,158
♀23(Haarajärvi)	663	1746	1454	13	0,136
♀24(Hokajärvi)	482	638	525	8	0,374
♀25(Hokajärvi)	693	1395	1186	19	0,155
♀26(Haarajärvi)	550	1018	744	9	0,465
♂1(Majajärvi)	402	379	343	6	0,275
♂2(Majajärvi)	418	431	395	9	0,394
♂3(Majajärvi)	425	433	393	6	0,127
♂4(Majajärvi)	420	420	387	6	0,396
♂5(Majajärvi)	400	327	294	6	0,071
♂6(Majajärvi)	450	541	500		
♂7(Haarajärvi)	400	291	278	8	-0,045
♂8(Haarajärvi)	410	379	343	4	0,275
♂9(Haarajärvi)	424	416	330	9	0,205
♂10(Haarajärvi)	418	397	366	6	0,202
♂11(Haarajärvi)	437	412	380	6	-0,041
♂12(Haarajärvi)	405	352	322	7	0,191

4.2 Emon ominaisuuksien vaikutus mädin ja poikasten laatuun

Mätijyvän keskimääräinen kuivamassa vaihteli välillä 1,64-2,86 mg. Emokalan pituuden ja mätijyvän kuivamassan välillä oli tilastollisesti suuntaa antava yksihuippuinen riippuvuus (kvadraattinen malli) (Taulukko 5, Kuva 9). Yksihuippuinen malli selitti riippuvuutta tilastollisesti merkitsevästi ($F=5,8$; $P=0,002$) paremmin kuin lineaarinen malli. Mallin perusteella keskikokoiset haukiemot tuottavat kuivamassaltaan suurimpia mätimunia. Myös emokalan somaattisella massalla ja mätijyvän kuivamassalla oli yksihuippuinen suuntaa antava riippuvuus (Taulukko 5). Sen sijaan emon pituudella ei ollut vaikutusta mätijyvän keskimääräiseen märkämassaan (Taulukko 5), joka vaihteli välillä 65,5-136,3 mg.

Mätijyvän kuivamassa ei ollut riippuvainen emon iästä, kun koko aineisto huomioidaan (Taulukko 5). Iällä ja mätijyvän kuivamassalla oli kuitenkin tilastollisesti merkitsevä positiivinen korrelaatio, kun yli 8-vuotiaat hauet jätetään tarkastelusta pois (Taulukko 5). Mädin kuivamassa näyttäisi siis kasvavan lineaarisesti kahdeksanteen ikävuoteen asti, mutta sen jälkeen korrelaatiota ei enää ollut (Kuva 10, Taulukko 5). Yksihuippuinen malli emon iän ja mätijyvän massan välillä ei ollut tilastollisesti merkitsevä (Kuva 10, Taulukko 5).

Tarkasteltaessa kasvunopeuden vaikutusta mätijyvän kuivamassaan eri ikäryhmissä havaittiin, että nuorissa ikäryhmissä (3-5 v.) mätijyvän kuivamassa pieneni emon kasvunopeuden kasvaessa (Taulukko 5). Vanhemmissa ikäryhmissä (6-19 v.) kasvunopeudella ei ollut vaikutusta mätijyvän kuivamassaan (Taulukko 5).

Emokalan pituus vaikutti poikasten kuivamassaan. Poikasten keskimääräinen kuivamassa vaihteli välillä 1,24-2,01 mg keskiarvon ollessa 1,73 mg. Poikasen kuivamassalla ja emokalan pituudella oli tilastollisesti merkitsevä positiivinen korrelaatio (Kuva 11, Taulukko 5). Vastakuoriutuneen poikasen pituuteen emon pituus ei vaikuttanut (Kuva 12, Taulukko 5). Poikasten keskimääräisten pituuksien keskiarvojen keskiarvo oli 8,64 mm, pienin keskiarvo oli 7,31 mm ja suurin 9,63 mm. Keskihajonta vaihteli välillä 1,4-2,9. Emon kasvunopeuden ja vastakuoriutuneen poikasen pituuden välillä oli negatiivinen lineaarinen korrelaatio, joka oli tilastollisesti suuntaa-antava (Kuva 13, Taulukko 5).

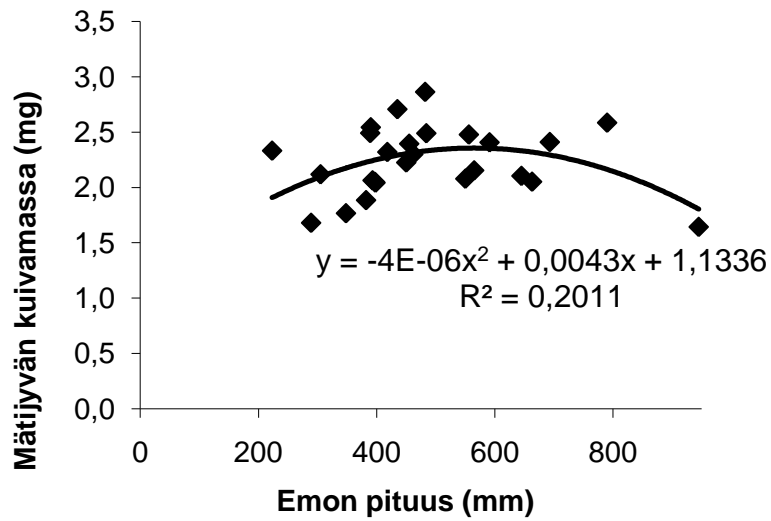
Mätimäärään suhteutettuun poikasmäärään (kuoriutuneita poikasia/1 g hedelmöitettyä mätiä) ei löytynyt selittäviä tekijöitä. Emon pituudella (Kuva 14, Taulukko 5) tai emon iällä ei ollut tilastollisesti merkitsevää vaikutusta mätimäärään suhteutettuun poikasmäärään (Kruskall-Wallis: $\chi^2=11,317$; $P=0,125$; $df=7$).

Emon pituuden ja poikasen nälkiintymisensiedon (LD50 päiväastesumma) välillä ei ollut tilastollisesti merkitsevää korrelaatiota (Taulukko 5). LD50 vaihteli välillä 329,5-357,6 vuorokausiastetta.

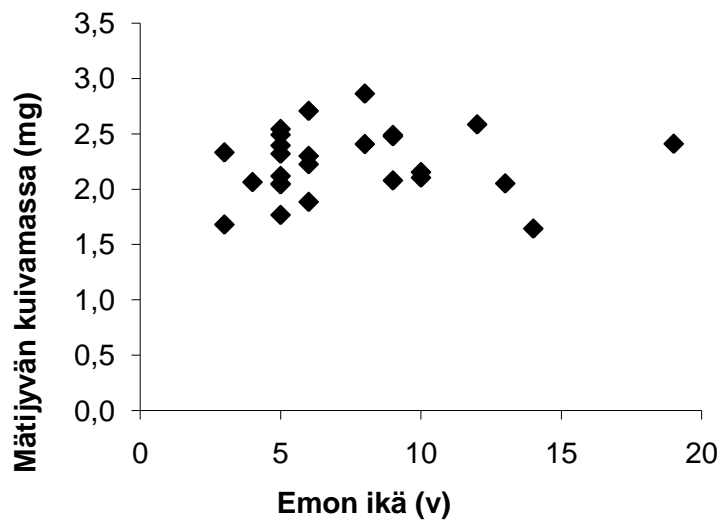
Jatkokasvatettuja poikasia oli tyhjennysvaiheessa maa-altaissa elossa yhteensä 217 kpl. Poikasten pituudet vaihtelivat välillä 3,2-6,1 cm, keskiarvo oli 4,68 cm (50 kpl satunnaisotos).

Taulukko 5. Mädin ja poikasten ominaisuuksien riippuvuus emon ominaisuuksista. Lineaaristen ja kvadraattisten regressioanalyysien tulokset.

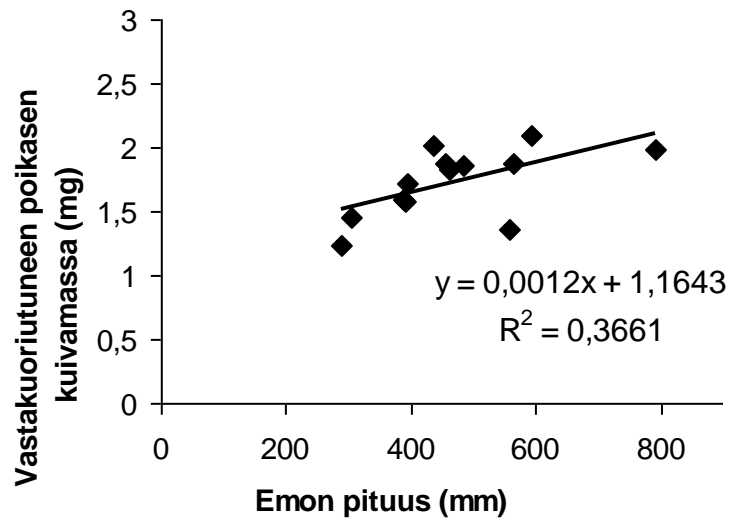
Muuttujat	F	R ²	P	n	Yhtälö
emon pituus – mätijyvän kuivamassa (kvadraattinen)	2,908	0,202	0,075	26	$-3,84E-06x^2 + 0,004x + 1,131$
emon som. massa – mätijyvän kuivamassa (kvadraattinen)	3,042	0,209	0,064	26	$0,032x^2 + 0,399x - 0,424$
emon ikä – mätijyvän kuivamassa (kvadraattinen)	0,352	0,030	0,707	26	$-0,003x^2 + 0,057x + 1,991$
emon ikä – mätijyvän kuivamassa	0,102	0,004	0,752	26	$0,805x + 5,699$
emon ikä – mätijyvän kuivamassa (vain alle 9v. emot)	5,659	0,274	0,031	17	$2,239x + 0,268$
emon kasvunopeus – mätijyvän kuivamassa	0,976	0,039	0,333	26	$-0,116x + 0,590$
emon kasvunopeus – mätijyvän kuivamassa (3-5 v. emot)	6,270	0,411	0,033	11	$-1,140x + 2,681$
emon kasvunopeus – mätijyvän kuivamassa (6-19 v. emot)	1,264	0,089	0,281	15	$0,692x + 2,125$
Iän ja kasvun välisen regressioanalyysin residuaalit - mätijyvän kuivamassa	0,364	0,015	0,552	26	$-0,953x + 2,131$
emon pituus – mätijyvän märkämässä	0,842	0,035	0,368	25	$1,495x + 335,038$
emon pituus –poikasen nälkiintymisensieto (LD50)	0,181	0,018	0,679	13	$1,917x - 175,295$
mätijyvän kuivamassa – poikasen nälkiintymisensieto (LD50)	4,032	0,287	0,072	12	$0,016x - 3,019$
mätijyvän märkämässä – poikasen nälkiintymisensieto (LD50)	1,274	0,124	0,288	11	$-0,897x - 197,130$
emon pituus – vastakuoriutuneen poikasen kuivamassa	6,353	0,366	0,028	13	$0,001x + 1,164$
mätijyvän kuivamassa – vastakuoriutuneen poikasen kuivamassa	4,622	0,296	0,055	13	$0,524x + 0,502$
mätijyvän märkämässä – vastakuoriutuneen poikasen kuivamassa	2,774	0,217	0,127	12	$48,499x + 24,795$
emon pituus – vastakuoriutuneen poikasen pituus	0,628	0,059	0,446	12	$4,521x + 79,420$
emon kasvunopeus – vastakuoriutuneen poikasen pituus	3,973	0,284	0,074	12	$-0,014x + 1,589$
mätijyvän märkämässä – vastakuoriutuneen poikasen pituus	0,00	0,000	0,983	11	$0,022x + 112,151$
emon pituus – mätimäärään suhteutettu poikasmäärä	0,806	0,054	0,384	16	$0,682x + 423,933$
mätijyvän kuivamassa – mätimäärään suhteutettu poikasmäärä	0,554	0,038	0,469	16	$0,001x + 2,240$
mätijyvän märkämässä – mätimäärään suhteutettu poikasmäärä	0,035	0,003	0,855	15	$-0,026x + 110,868$
poikasen pituus - mätimäärään suhteutettu poikasmäärä	5,348	0,348	0,043	12	$0,107x + 81,094$
mätijyvän märkämässä – haudonta-ajan kesto	0,018	0,002	0,895	12	$-0,298x + 113,499$
mätijyvän kuivamassa – haudonta-ajan kesto	0,132	0,012	0,724	13	$-0,009x + 3,006$



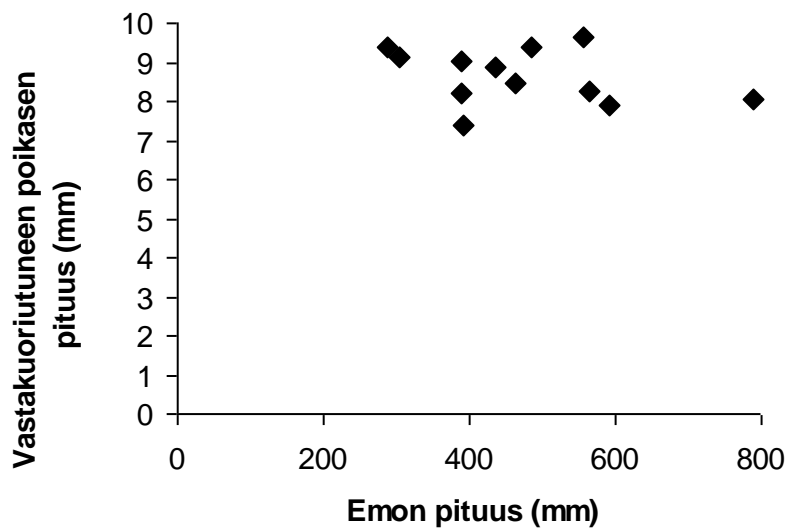
Kuva 9. Mätijyvän keskimääräisen kuivamassan ja emokalan pituuden välinen riippuvuus. Aineistoon on sovitettu toisen asteen yhtälö.



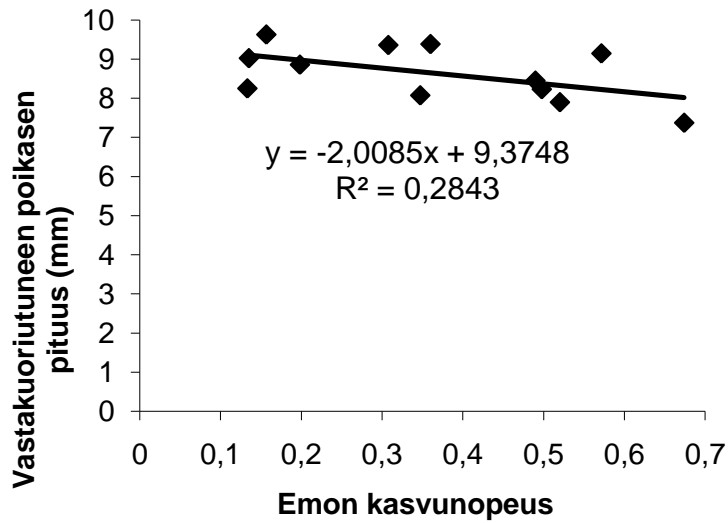
Kuva 10. Mätijyvän kuivamassa suhteessa emon ikään.



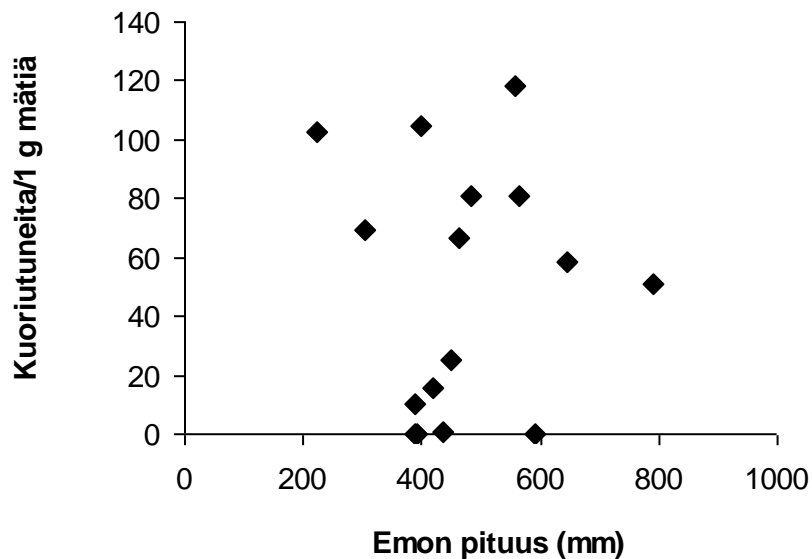
Kuva 11. Emon pituuden ja vastakuoriutuneen poikasen keskimääräisen kuivamassan välinen riippuvuus.



Kuva 12. Vastakuoriutuneen poikasen keskimääräinen pituus suhteessa emon pituuteen.



Kuva 13. Vastakuoriutuneen poikasen pituuden riippuvuus emon kasvunopeudesta.



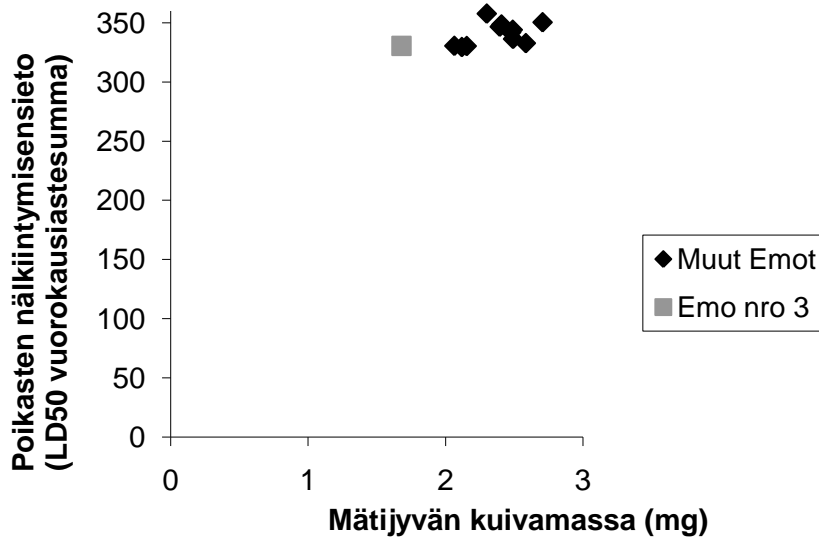
Kuva 14. Mätimäärään suhteutettu kuoriutuneiden poikasten määrä (kuoriutuneiden määrä/1 g hedelmöitettyä mätää) suhteessa emon pituuteen.

4.2 Mäti- ja poikasmuuttujien väliset riippuvuudet

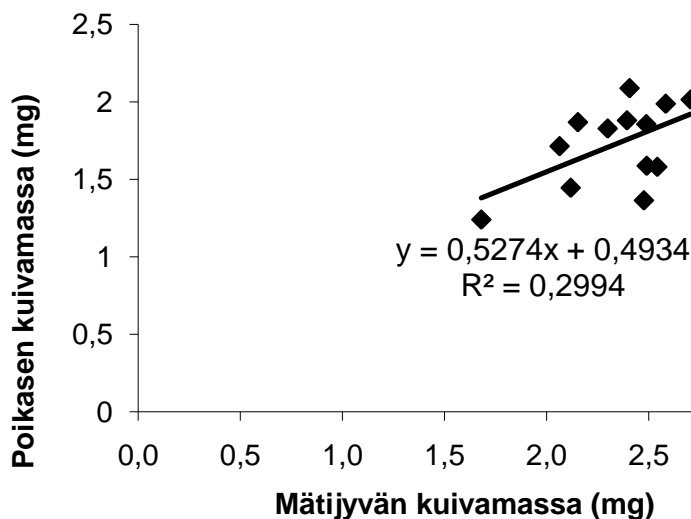
Mätijyvän kuivamassan ja poikasen näлкиintymisensiedon välillä oli tilastollisesti suuntaa antava positiivinen lineaarinen korrelaatio (Kuva 15, Taulukko 5), eli mätijyvän kuivamassalla on todennäköisesti yhteys poikasen käytössä olevaan ruskuaisravinnon määrään. Mätijyvän kuivamassa ennusti melko hyvin myös poikasen kuivamassaa, sillä poikasen kuivamassan ja mätijyvän kuivamassan välillä oli tilastollisesti suuntaa antava positiivinen korrelaatio (Kuva 16, Taulukko 5). Kuoriutuneiden poikasten suhteellinen määrä (kuoriutuneita/g hedelmöitettyä mätää) vaihteli aineistossa huomattavan paljon (0-118 poikasta/g mätää), mutta se ei korreloinut myöskään mätijyvän kuivamassan kanssa (Taulukko 5). Mätijyvän kuivamassalla ei ollut vaikutusta myöskään haudonta-ajan keston (Taulukko 5).

Mätijyvän märkämässä vaikutti huonommalta mädin laadun indikaattorilta kuin mätijyvän kuivamassa. Mätijyvän märkämässä ei korreloinut poikasten nälkiintymisensiedon, pituuden, poikasten kuivamassan, mätimäärään suhteutetun poikasmäärän tai haudonta-ajan keston kanssa (Taulukko 5). Mätijyvän märkämässä ei siis korreloinut minkään emoon tai poikasiin liittyvän muuttujan kanssa.

Vastakuoriutuneen poikasen pituudella oli tilastollisesti merkitsevä positiivinen korrelaatio mätimäärään suhteutetun poikasmäärän kanssa (Taulukko 5).



Kuva 15. Mätijyvän kuivamassan ja poikasten nälkiintymisensiedon välinen riippuvuus. Naaras numero 3 on esitetty kuvassa erikseen, koska suurin osa ko. erän poikasista kuoli yhtäkkisesti vedensamentumisen yhteydessä.



Kuva 16. Mätijyvän kuivamassan ja poikasen kuivamassan välinen riippuvuus.

5. TULOSTEN TARKASTELU

5.1 Emon ominaisuuksien vaikutus

Tulosten perusteella näyttää siltä, että keskikokoiset hauet tuottavat kuivamassaltaan painavinta mätiä ainakin tutkimuskohteena olevilla kalastukselta rauhoitetuilla metsäjärville. Yksihuippuinen malli ennusti riippuvuutta tilastollisesti merkitsevästi paremmin kuin lineaarinen malli. Murry ym. (2008) eivät havainneet korrelaatiota emohauen koon ja mätijyvän kuivamassan välillä. Wright & Shoesmith (1988) havaitsivat, että mätijyvän halkaisija kasvoi hauella lineaarisesti vain emojen pituusjakauman pienemmässä päässä, mutta mätijyvän halkaisija ei kasvanut enää suurimmissa kokoluokissa. Joillain kalalajeilla (Kamler 1992) on havaittu mädin laadun heikkenemistä vanhoilla yksilöillä. Aineistossani oli melko vähän suuria yksilöitä, joten yksihuippuisen mallin ennustamasta mädin kuivamassan alenemisesta suurilla emoilla ei ole varmuutta. Lisäksi suurin kala oli pyyntihetkellä vastakuollut (*rigor mortis*), ja on mahdollista, että sen mädin koostumus oli jo muuttunut. Melko selvästi näyttäisi kuitenkin siltä, että mätijyvän kuivamassan kasvu hiipuu suuremmissa kokoluokissa.

Nuorimmissa ikäryhmissä (3-5 v.) kasvunopeuden ja mätijyvän kuivamassan välillä oli aineistossani negatiivinen riippuvuus, mikä viittaisi siihen että nopeasti kasvaneilla kaloilla ei ole resursseja tuottaa kuivamassaltaan yhtä raskaita mätijyviä kuin hitaasti kasvaneilla kaloilla. Nuoret hauet joutuvat siis jossain määrin tekemään valintaa somaattisen kasvun ja mädin kuivamassan välillä. Lisäksi elinajanodote kalastamattomassa populaatiossa on usein pitkä, mikä tekee lisääntymiseen panostamisesta vähemmän kannattavaa nuorella iällä (Edeline ym. 2007). Vanhemmilla kaloilla ei ole vastaavaa riippuvuutta, eli somaattiseen kasvuun panostaminen ei vaikuta niiden mädin kuivamassaan. Myöskään koko aineistoa kerralla tarkasteltaessa kasvunopeudella ei ollut vaikutusta mätijyvän kuivamassaan. Edeline ym. (2007) havaitsivat, että ravintotilanne vaikuttaa hauen tuottamaan mätimäärään, mutta mätijyvän halkaisijaan ravintotilanne ei vaikuta.

Emokalan iällä näyttää olevan vaikutus mädin kuivamassaan. Mädin kuivamassa kasvaa ainakin 8-vuotiaiden ikäryhmään asti, mutta tämän jälkeen iällä ei näytä olevan vaikutusta. Tämän tutkimuksen järvet ovat olleet pitkään kalastuskiellossa, ja saaliiksi saatiin myös vanhoja (19 v) yksilöitä. Aineistossani nuorimmat sukukypsät kalat olivat 3-vuotiaita, joten 8-vuotiaat emohauet saattoivat olla kutemassa jo kuudetta kertaa. Kalastuksensäätelyn kannalta on mielenkiintoinen havainto, että mädin laadussa tapahtuu kehitystä näinkin pitkään. Luonnonoloissa hauki voi elää vanhaksikin, minkä vuoksi sen elinaikainen poikastuotto voi olla korkea vaikka lisääntymisominaisuudet kehittyisivätkin huippuunsa vasta melko vanhalla iällä. Kovan kalastuspaineen alaiset kalakannat eivät välttämättä kykene lisääntymään yhtä tehokkaasti kuin kalapopulaatiot, joiden ikärakenne on luonnollisen kaltainen. Kalastus voi vaikuttaa emokalojen keskimääräiseen mädin laatuun negatiivisesti, mikäli emokalat tulevat kalastetuiksi ennen kuin ne saavuttavat iän, jolloin mädin laatu on kehittynyt huippuunsa. Esimerkiksi ns. yhden kutukerran periaate voi olla kyseenalainen toimintatapa, mikäli kalastettavien kalojen lisääntymisominaisuudet kehittyvät merkittävästi vielä ensimmäisen kutukerran jälkeenkin. Toisaalta yli 8-vuotiaiden haukien mädinlaadun kehittyminen jäi tutkimuksessani hieman epäselväksi, ja sen selvittäminen saattaisi olla tärkeää kalastuksensäätelyn kannalta. Vaikka mädin laatu ei enää paranisikaan iän myötä 8 ikävuoden jälkeen, se on aineiston perusteella kuitenkin vielä korkealla tasolla ja mädin kokonaismäärä jatkaa edelleen nopeaa kasvuaan emon koon myötä (Birkeland & Dayton 2005). Erikokoisten emojen tärkeyttä ei pidä kuitenkaan arvioida pelkästään mätijyvän kuivamassan perusteella, etenkin kun mädin kuivamassan

merkityksestä mädin laadulle tai poikasten elinkyvyille ei löytynyt kovin vahvaa näyttöä tutkimuksessani.

Vaikka joiltain osin olikin viitteitä siitä, että mädin kuivamassa ei välttämättä kasva enää suurimpien ja vanhimpien yksilöiden kohdalla, oli poikasten kuivamassan suhteen selvä positiivinen korrelaatio emokalan koon kanssa. Poikasia saatiin jatkokasvatukseen pienemmältä emojen pituusväliltä (289 - 790 mm) kuin mätinäytteitä (223 mm – 945 mm), mikä saattaa osaltaan selittää selvemmän riippuvuuden. Korkeammasta kuivamassasta on varmasti hyötyä kuoriutuville hauenpoikasille, koska poikasen koolla on suuri vaikutus siihen kohdistuvan predaatoriskin suuruuteen. Poikasten koolla on merkitystä erityisesti haukipopulaation sisäisessä kilpailussa, koska suuremmilla poikasilla on enemmän potentiaalisia ravintokohteita (Miller 1988) (ml. pienikokoisemmat lajitoverit) ja niillä on pienempi riski joutua lajitovereidensa (Giles ym. 1986) tai muiden petojen saaliiksi. Murry ym. (2008) totesivat, että mätijyvän kuivamassa korreloi mätijyvän ravintopitoisuuden kanssa. Näin ollen vaikuttaisi siltä, että suurempien emojen poikasilla on enemmän ravintoa käytettävissä.

Poikasten pituuteen emokalan koolla ei ollut vaikutusta. Myös ahven- ja kelta-ahventutkimuksissa on havaittu, että suurempien emojen jälkeläisillä on enemmän ruskuaisravintoa käytössä, mutta niiden poikasten pituus pienenee emon koon myötä (Heyer ym. 2001, Jutila 2009). Emon kasvunopeuden ja vastakuoriutuneen poikasen pituuden välillä oli aineistossani suuntaa antava negatiivinen korrelaatio, eli nopeakasvuisten emojen poikaset olivat lyhyempiä. Kelta-ahvenella on havaittu, että suuremmat emot tuottavat lyhyempiä poikasia (Heyer ym. 2001), mikä viittaisi siihen että kalojen ei välttämättä kannata tuottaa pidempiä poikasia vaikka niillä olisi siihen mahdollisuus. Suurempaan mätijyvään kokoon liittyy myös haittapuolia (Bonislawski 2000), ja on mahdollista että näiden haitallisten vaikutusten vähentämiseksi joidenkin kalalajien suurikokoiset naaraat tuottavat lyhyempiä poikasia.

Nälkiintymiskokeita ei ole tietääkseni tehty aiemmin hauen ruskuaispussi-poikasilla. Hauenpoikaset selviytyivät yllättävän pitkään ilman ulkopuolista ravintoa, ja emojen väliset erot nälkiintymisensiedossa olivat melko vähäisiä, enimmillään 28 päiväastetta. Emon koolla ei ollut vaikutusta poikasen nälkiintymisensietoon, eli tämän aineiston perusteella suurempien emojen poikaset eivät selviä ruskuaisravinnon varassa pitempään. Tämän kokeen perusteella näyttäisi siltä, että nälkiintyminen ei välttämättä ole todennäköinen hauenpoikasten kuolinsyy. Heikoin nälkiintymisensiedon mediaaniarvo oli 329,5 päiväastetta, mikä tarkoittaa luonnonoloissa niin myöhäistä ajankohtaa, että kalanpoikasen mahdollisuudet selvitä seuraavasta talvesta ovat heikot, jos se ei ole pystynyt siirtymään ulkoiseen ravintoon vielä siinä vaiheessa. Maa-altaisiin siirretyt poikaset kasvoivat nälkiintymiskokeen aikana 3,7-6,1 cm pituisiksi (ka. 4,68 cm). Maa-altaissa jatkokasvatetut poikaset olivat kuoriutuneet samoista mätieristä kuin nälkiintymiskokeen poikaset mutta ruokailivat luonnonravinnolla. Joissain tutkimuksissa on esitetty, että suuremmista mätijyvistä kuoriutuvat poikaset voivat selviytyä ruskuaisravinnon varassa pidempään kuin pienemmistä mätijyvistä kuoriutuneet lajitoverit (Lauer 2005). Olisi kuitenkin hyvä myös arvioida ilmiön biologista merkitystä, koska ainakin näiden tulosten pohjalta erot lienevät käytännössä merkityksettömiä. Todennäköisesti mm. poikasten koko ja kasvunopeus ovat huomattavasti tärkeämpiä ominaisuuksia kuin nälkiintymisensieto. Nälkiintymiskokeen tulokset viittaavat siihen, että nälkiintyminen saattaa olla melko poikkeuksellinen kuolinsyy luonnonoloissa hauen tapauksessa, esimerkiksi predaatio on todennäköisesti luonnonoloissa huomattavasti suurempi riskitekijä.

Mädin haudonta-ajan kuolleisuutta ei pystytty arvioimaan kovin luotettavasti. Joidenkin koe-emojen mädistä ei kuoriutunut lainkaan poikasia, mutta näille tapauksille ei löytynyt mitään yhteistä tekijää. Yksilöiden välinen vaihtelu oli suurta, eikä emon pituus näyttänyt selittävän kuoriutuneiden poikasten määrää lainkaan. Pienimpien emojen mäti kehittyi samankaltaisesti suurempien kokoryhmien kanssa. Murry ym. (2008) havaitsivat, että kahdesta vertailtavasta ryhmästä (aikaisin kutevat vs. myöhäiset) aikaisemmin kutevien haukien mädin haudonta-ajan kuolleisuus oli huomattavasti vähäisempää. Tulokset eivät kuitenkaan olleet tilastollisesti merkitseviä. Hedelmöityksen ja kuoriutumisen välillä tapahtuva kuolleisuus ja siinä havaittavan yksilöidenvälisen vaihtelun syyt olisivat mielenkiintoinen tutkimuskohde jatkossa. Olisi mielenkiintoista ja tärkeää selvittää, kuinka suurta vaihtelu on luonnonoloissa.

Tutkittaessa emon ominaisuuksien vaikutusta mädin ja poikasten ominaisuuksiin olisi tärkeää varmistaa, että aineistoon saadaan mukaan näytteitä riittävän suurelta vaihteluväliltä emojen iän ja koon suhteen. Liian pienellä näytemäärällä ilmiöstä saa helposti vääranlaisen kuvan. Monissa tutkimuksissa on havaittu ainoastaan positiivinen korrelaatio mädin laadun ja kalan koon välillä (Buckley ym. 1991, Lauer 2005). Nikolsky (1963) on esittänyt, että positiivinen riippuvuus saattaa joissain tapauksissa johtua siitä, että vanhoja kalayksilöitä ei ole ollut tutkimuspopulaatiossa korkean kalastuskuolevuuden vuoksi, jolloin mädin laadun kasvun pysähtyminen jää havaitsematta. Myös tässä tutkimuksessa emon iän ja mätijyvän kuivapainon välinen riippuvuus olisi näyttänyt selkeästi lineaariselta, mikäli yli 8-vuotiaat hauet olisivat jostain syystä jääneet pois aineistostani.

Koiraan ominaisuuksien vaikutusta on vaikea arvioida luotettavasti tämän kokeen perusteella, koska kuoriutuneiden poikasten määrässä oli suurta vaihtelua, jonka syitä ei saatu selville. Lisäksi kaikilla koirilla ei saatu hedelmöitettyä useamman naaraan mätiä, mikä osaltaan heikentää mahdollisuuksia koirasvaikutuksen tutkimiseen. Koiraan vaikutusta poikasten ominaisuuksiin ei tutkittu. Aiemmissä tutkimuksissa koiraan ominaisuuksien on todettu vaikuttavan poikasen selviytymiseen kuoriutumishetkeen asti. Kuoriutumisen jälkeen poikasen elinkyvyn ja koon on todettu riippuvan mätijyvän ominaisuuksista (Wilkonska & Zuromska 1988, Wilkonska ym. 1993, 1994, 1995).

5.2 Mädin ja poikasmuuttujien väliset riippuvuudet

Mätijyvän kuivamassalla oli positiivinen vaikutus kuoriutuneiden poikasten kuivamassaan mutta ei pituuteen. Samanlaisia tuloksia on havaittu mm. ahvenella (Jutila 2009). Murry ym. havaitsivat, että mätijyvän kuivamassa selittää 58,1% poikasten pituusvaihtelusta uintikyvyn saavuttavissa poikasissa. Murry ym. (2008) tarkastelivat poikasten pituutta uintikyvyn saavuttamishetkellä ja tutkimuksessani poikasten pituutta tarkasteltiin kuoriutumishetkellä, mikä voi selittää erilaiset tulokset. Poikasten massa kuoriutumishetkellä kertoo todennäköisesti enemmän niiden elinkyvystä kuin pituus, koska kuoriutumishetken kuivamassa kertoo poikasen käytössä olevasta ravinnon määrästä ja sitä kautta todennäköisesti myös poikasen koosta ravinnonhankinnan aloittamishetkellä.

Aineistossani oli suuntaa antava korrelaatio mätijyvän kuivamassan ja poikasen nälkiintymisensiedon kanssa, joka viittaisi siihen että mätijyvän kuivamassa kertoo poikasen käytössä olevasta ravinnon määrästä. Myös Murry ym. (2008) havaitsivat selvän yhteyden hauen mätijyvän kuivamassan ja ravintopitoisuuden välillä. Mätijyvän keskimääräinen kuivamassa ei korreloinut aineistossani suhteellisen poikasmäärän kanssa (kuoriutuneita poikasia / 1 g hedelmöitettyä mätiä). Sen sijaan Murry ym. (2008) havaitsivat negatiivisen korrelaation mätijyvän kuivamassan ja mädin

kuoriutumisprosentin välillä. Heidänkin tutkimuksessaan mädin kuoriutumismenestyksessä oli suurta vaihtelua (0,5%:sta 79,9%:iin).

Keskimääräinen mätijyvän märkämässä ei korreloinut minkään tutkitun emon ominaisuuden kanssa. Mätijyvän koossa saattaa olla vaihtelua mm. siksi, että mätijyvät imevät vettä itseensä juuri ennen kututapahtumaa, joten mädin kypsyysaste saattaa vaikuttaa hyvin paljon mätijyvän kokoon (Wallace & Selman 1981). Murry ym. (2008) totesivat myös, että mädin märkämässä tai halkaisija ei ole hyvä laadun mittari. Mätijyvän halkaisijan määrittäminen osoittautui tutkimuksessani vaikeaksi, koska mittaustilanteessa munalla oli taipumus painua kasaan. Murry ym. (2008) tekemässä tutkimuksessa oli käytetty vedessä kovetettuja mätijyviä, ja heidän tulostensa perusteella mätijyvän halkaisija ei kertonut mitään mätijyvän laadullisista ominaisuuksista. Mädin laatua on tutkittu useissa tutkimuksissa mätijyvän kokoa vertailemalla (Lauer ym. 2005, Edeline ym. 2007, Anonyymi 2009b), mutta näissä tutkimuksissa ei ole suoraan verrattu mätijyvän kokoa muihin laatuun ilmaiseviin muuttujiin. Mädin koon käyttämiseen laadun indikaattorina pitäisi suhtautua varovaisesti, koska vaikuttaa siltä, että se ei välttämättä ole mitenkään yhteydessä mädin laatuun. Wright & Shoesmith (1988) havaitsivat, että mätijyvän koko (mätijyvän halkaisija silmäpisteasteella) korreloi emokalan pituuden kanssa. Heidän tutkimuksessaan oli ilmeisesti onnistuttu mittaushetken vakioinnissa, koska he olivat saaneet merkitseviä tuloksia. Mittaushetken vakioiminen on saattanut onnistua heikommin muissa tutkimuksissa, ja siihen pitäisi kiinnittää erityistä huomiota, mikäli käyttää mätijyvän kokoa laadun mittarina. Omassa aineistossani mätijyvän märkämässä ei korreloinut minkään tutkitun muuttujan kanssa (mätimäärään suhteutettu poikasmäärä, poikasen kuivamassa, poikasen nälkiintymisensieto, poikasen pituus ja haudonta-ajan kesto), joten tämä tutkimus vahvistaa käsitystä, jonka mukaan hedelmöittämättömän mätijyvän koko ei ole pätevä mädin laadun indikaattori hauen tapauksessa.

Mätijyvän koko vaikuttaa sen pinta-ala/tilavuus-suhteeseen, jolla on suuri vaikutus alkion hapensaantiin (Bonislawska ym. 2001) sekä haudonta-ajan keston (Bonislawska ym. 2000). Hauella on havaittu haudonnan keston korreloivan positiivisesti kuoriutuvan poikasen koon kanssa ja negatiivisesti mädin säilyvyyden kanssa (Murry ym. 2008). Myös lohella on havaittu positiivinen korrelaatio mätijyvän koon ja haudonnan aikaisen kuolleisuuden välillä (Heinimaa & Heinimaa 2004). Mädin säilyvyyden huononeminen saattaa johtua siitä, että pinta-ala/tilavuus-suhde pienenee mätijyvän koon kasvaessa. Suuremmasta mätijyvän koosta koituvia kustannuksia ei usein ole käsitelty mätijyvän kokoon liittyvissä tutkimuksissa (Wright & Shoesmith 1988, Murry ym. 2008). Optimaalinen mätijyvän koko on riippuvainen mm. poikasen koon ja haudonnan keston välisestä suhteellisesta tärkeydestä vallitsevissa olosuhteissa, eli pienestä mätijyvistä kuoriutuu nopeammin pienempiä poikasia ja suuremmista mätijyvistä kuoriutuu suurempia poikasia mutta hitaammin. Hauen mätijyvän koolla ja kuoriutumisajankohdalla saattaakin olla suuri merkitys sen kannalta, kuinka kannattavaa haukiemon on panostaa mätijyvien kokoon. Pienemmät mätijyvät kehittyvät nopeammin (Bonislawska ym. 2000), mikä saattaa useissa tapauksissa olla hyödyllistä, koska nopeasti kuoriutuneet poikaset ehtivät aloittaa ravinnonhankinnan aikaisemmin ja alkavat siten aikaisemmin kasvaa ulkoisella ravinnolla. Epäennustettavissa olosuhteissa nopeasta kuoriutumisesta voi myös olla hyötyä, mikäli lisääntymishabitaatit (esim. tulvaniityt) muuttuvat nopeasti epäsuotuisiksi. Tällöin nopeammin kuoriutuneet poikaset voivat hyötyä siitä, että ne ehtivät uida pois esim. kuivuvulta tulvaniityltä, kun taas pidempään hautuvat munat jäisivät kuiville. Aineistossani ei ollut kuitenkaan korrelaatiota haudonta-ajan keston ja mätijyvän kuiva- tai märkämässän kanssa.

Vastakuoriutuneen poikasen pituudella ja suhteellisella kuoriutuneiden poikasten määrällä oli positiivinen riippuvuus aineistossani. Pidempänä kuoriutuneiden poikasten haudonta-ajan aikainen kuolleisuus oli siis lyhyempiä poikasia vähäisempää. Tässä yhteydessä ei voitu erotella eroja hedelmöittymisen onnistumisessa, joten korkeampi hedelmöittymisprosentti on saattanut kompensoida tilannetta, mikäli suurempien poikasten haudonta-ajan kuolleisuus on ollut suurempaa. Havainto oli täysin päinvastainen verrattuna Murry ym. (2008) tutkimukseen. Heidän tutkimuksessaan myöhemmin kutevan osapopulaation poikaset olivat suurempia, mutta niiden haudonta-ajan kuolleisuus oli suurempaa. Tulokset eivät välttämättä ole täysin vertailukelpoisia, koska heidän tutkimuksessaan oli vertailtu kahta eri osapopulaatiota jotka koostuivat erikokoisista emokaloista.

5.3 Päätelmät ja jatkotutkimustarpeet

Näiden tulosten pohjalta vaikuttaisi siltä, että hauen mädin ja poikasten laatu näyttäisi paranevan jonkin verran emokalan iän ja koon myötä. Kuitenkin pienetkin hauet näyttävät tuottavan kelvollista mätää ja poikasia. Mädin ja poikasten laatu vaikutti olevan parempaa suuremmilla kaloilla ainakin tiettyyn kokoon ja ikään (noin kahdeksanteen ikävuoteen) asti. Poikasten kuivamassa oli korkeampi pidemmällä emoilla, mikä varmasti vaikuttaa positiivisesti niiden elinkykyyn. Suuret yksilöt pystyvät tuottamaan paljon enemmän mätää kuin pienet, joten ne ovat mahdollisesta mädin laadun paranemisen pysähtymisestä huolimatta erittäin tärkeitä yksilöitä haukipopulaatioille. Mädin laatu saattaa pysyä korkealla tasolla, vaikka kasvua mätijyvän kuivamassassa ei enää tapahtuisikaan. Suurimpien ja vanhimpien haukien mädin laatu onkin mielenkiintoinen tutkimuskohde myöhempään tutkimukseen. Esimerkiksi ylämitan asettamisen kannattavuus saattaa olla paljolti riippuvainen suurimpien haukien lisääntymistuotteiden laadusta. Tämänkaltaisten mäti- ja poikastutkimusten lisäksi myös erilaiset DNA-analyysit ja sukupuihin perustuvat tutkimukset voisivat antaa lisää tarpeellista tietoa erikokoisten haukien merkityksestä populaation lisääntymiskyvylle. Isoilla yksilöillä, jotka ovat selviytyneet vallitsevissa olosuhteissa pitkään ja kasvaneet nopeasti muihin populaation yksilöihin verrattuna, on todennäköisesti laadukkaat perintötekijät ja niiden sukutuotteet ovat laadukkaita paitsi fenotyypiltään myös geneettisesti (Birkeland & Dayton 2005). Haukipopulaatioista kerättyjen DNA-näytteiden perusteella voisi arvioida yksilökohtaisia eroja lisääntymismenestyksessä luonnollisissa olosuhteissa. Laboratorio-olosuhteissa havaittujen erojen todellista merkittävyyttä on lähes mahdotonta arvioida. Todelliseen lisääntymismenestykseen (kelpoisuuteen) vaikuttavat myös poikasen ominaisuudet myöhemmissä elinvaiheissa, joista saisi ehkä parhaiten tietoa sukupuu-analyysien perusteella.

KIITOKSET

Haluan kiittää kaikkia KESKALA-hankkeessa mukana olevia henkilöitä avusta aineiston hankkimisessa ja kirjoitustyössä sekä kannustavasta asenteesta. Erityiskiitokset kuuluvat ohjaajilleni Mikko Olinille ja Timo Marjomäelle. Kari Nybergille, Mika Vinnille, Hannu Lehtoselle ja Jukka Ruuhijärvelle kiitokset kommentoinnista sekä avusta muissa työvaiheissa. Haluan kiittää avusta kalojen pyydystämistä ja kokeen valvomisesta Josie Winteriä, Katja Määttästä, Sami Vesalaa, Ari Westermarkia sekä muita Evon kalantutkimuksen työntekijöitä kesältä 2008. Haluan kiittää myös vaimoani sekä sukulaisia kaikesta tuesta kirjoitusurakan aikana. Bergsrådet Bror Serlachius Stiftelse –säätiölle kiitokset koko hankkeen rahoittamisesta.

KIRJALLISUUS

- Abdoli A., Pont D. & Sagnes P. 2005. Influence of female age, body size and environmental conditions on annual egg production of the bullhead. *J. Fish Biol.* 67: 1327--1341.
- Ahlstrom E.H. & Moser H.G. 1980. Identification of pelagic marine fish eggs. *CalCOFI rep.* 101: 121--131.
- Anonyymi 2007. Ammattikalastus sisävesillä 2006. Riista- ja kalatalous – Tilastoja 6/2007. *Suomen Virallinen Tilasto – Maa-, metsä- ja kalatalous.* 28 s.
- Anonyymi 2009a. Vapaa-ajankalastus 2008. Riista- ja kalatalous – Tilastoja 6/2009. *Suomen Virallinen Tilasto – Maa-, metsä- ja kalatalous.* 57 s.
- Anonyymi 2009b. *Förslag till ändring av Fiskeriverkets föreskrifter (FIFS 2004:36) om fisket i Skagerrak, Kattegatt och Östersjön*
http://www.fiskeriverket.se/download/18.79b504a811fef1e703b800011/remissg%C3%A4dd_a_20090310.pdf (haettu 23.4.2009)
- Anonyymi 2010: *Growth parameters for Esox lucius.*
<http://www.fishbase.org/PopDyn/PopGrowthList.php?ID=258&GenusName=Esox&SpeciesName=lucius&fc=74> (haettu 24.3.2010)
- Bagenal T. 1978. Aspects of fish fecundity. Teoksessa: Gerking S.D. (toim.), *Ecology of freshwater fish production.* Blackwell Scientific Publications, Oxford, s. 75--101.
- Bagenal T.B. & Tesch F.W. 1978: Age and growth. Teoksessa: Bagenal T. (toim.): *Methods for assessment of fish production in fresh waters.* Blackwell, Oxford, s. 101--136.
- Bañbura J. & Koszalinski H. 1991. Fecundity of some species of fish in the Warta river. *Acta Univ. Lodz., Folia Limnol.* 5: 123--134.
- Berkeley S.A., Chapman C. & Sogard S.M. 2004. Maternal age as a determinant of larval growth and survival in a marine fish, *Sebastes melanops*. *Ecology* 85:1258--1264.
- Birkeland C. & Dayton P.K. 2005. The importance in fishery management of leaving the big ones. *Trends Ecol. Evol.* 20: 356--358.
- Bonislawska M., Formicki K. & Winnicki A. 2000. Size of the eggs and duration of the embryogenesis in fish. *Acta. Ichtyol. Piscat.* 30: 61--71.
- Bonislawska M., Formicki K., Korzelecka-Orkisz A. & Winnicki A. 2001. Fish egg size variability: biological significance. *Electronic Journal of Polish Agricultural Universities* Vol. 4, Issue 2. <http://www.ejpau.media.pl/articles/volume4/issue2/fisheries/art-02.pdf> (haettu 3.2.2010)
- Bromage N.R., Jones J., Randall C., Thrush M., Davies B., Springate J., Duston J. & Barker G. 1992. Broodstock management, fecundity, egg quality and the timing of egg production in the rainbow trout (*Onchorhynchus mykiss*). *Aquaculture* 100: 141--166.
- Brooks S., Tyler C.R. & Sumpter J.P. 1997. Egg quality in fish: What makes a good egg? *Rev. Fish. Biol. Fisher.* 7: 387--416.
- Buckley L.J., Smigielski A.S., Halavik T.A., Caldarone E.M., Burns B.R. & Laurence G.C. 1991. Winter flounder *Pseudopleuronectes americanus* reproductive success: II. Effects of spawning time and female size on size, composition and viability of eggs and larvae. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 74: 125--135.
- Campbell N.A & Reese J.B 2002. *Biology*, 6th ed. Benjamin Cummings, San Francisco.
- Casselman J.M. 1990. Growth and relative size of calcified structures of fish. *Trans. Am. Fish. Soc.* 119: 673--688.
- Chambers R.C. & Leggett W.C. 1996. Maternal Influences on Variation in Egg Sizes in Temperate Marine Fishes. *Am. Zool.* 36: 180--196.

- Chambers R.C., Leggett W.C. & Brown J.A. 1989. Egg size, female effects, and the correlations between early life history traits of capelin, *Mallotus villosus*: an appraisal at the individual level. *Fish. Bull.* 87: 515--523.
- Craig J.F. 1996. *Pike Biology and exploitation*. Chapman & Hall, London.
- Craig J.F. & Kipling C. 1983. Reproduction effort versus the environment; case histories of Windermere perch, *Perca fluviatilis* L., and pike, *Esox lucius* L. *J. Fish Biol.* 22: 713--727.
- Edeline E., Carlson S.M., Stige L.C., Winfield I.J., Fletcher J.M., James B.J., Haugen T.O., Vøllestad L.A. & Stenseth N.C. 2007. Trait Changes in a harvested population are driven by dynamic tug-of-war between natural and harvest selection. *P. Natl. Acad. Sci. USA.* 104: 15799--15804.
- Einum S. & Fleming I.A. 1999. Maternal effects of egg size in brown trout (*Salmo trutta*): norms of reaction to environmental quality. *P. Roy. Soc. Lond. B. Bio.* 266: 2095--2100.
- Fuiman L.A. 1989. The vulnerability of Atlantic herring larvae to predation by yearling herring. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 51: 291--299.
- Fyhn H.J. & Serigstadt B. 1987. Free amino-acids as energy substrate in developing eggs and larvae of the cod *Gadus morhua*. *Mar. Biol.* 96: 335--341.
- Gage M.J.G., Macfarlane C.P., Yates S., Ward R.D., Searle J.B. & Parker G.A. 2004. Spermatozoal traits and sperm competition in Atlantic salmon: relative sperm velocity is the primary determinant of fertilization success. *Current Biol.* 14: 44--47.
- Giles N., Wright R.M. & Nord M.E. 1986. Cannibalism in pike fry, *Esox lucius* L.: some experiments with fry densities. *J. Fish. Biol.* 29: 107--113.
- Grimm M.P. & Klinge M. 1996. Pike and some aspects of its dependence on vegetation. Teoksessa: Craig J.F. (toim.), *Pike: biology and exploitation*. Chapman & Hall, Lontoo, s. 125--126.
- Grimm M.P. 1981. Intraspecific predation as a principal factor controlling the biomass of northern pike (*Esox lucius* L.). *Fish. Manage.* 12: 77--79.
- He X & Wright R.A. 1992. An experimental study of piscivore-planktivore interactions: populations and community responses to predation. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 49: 1176--1183.
- Heinimaa P. & Heinimaa S. 2004. Effect of female size on egg quality and fecundity of the wild Atlantic salmon in the sub-arctic River Teno. *Boreal Env. Res.* 9: 55--62.
- Hempel G & Baxter J.H.S. 1967. Egg Weight in Atlantic Herring (*Clupea harengus* L.). *J. Conseil* 31: 170--195.
- Heyer C.J., Miller T.J., Binkowski F.P., Caldarone E.M. & Rice J.A. 2001. Maternal effects as a recruitment mechanism in Lake Michigan yellow perch (*Perca flavescens*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 58: 1477--1487.
- Hislop J.R.G. 1988. The influence of maternal length and age on the size and weight of the eggs and the relative fecundity of the haddock, *Melanogrammus aeglefinus*, in British waters. *J. Fish. Biol.* 32: 923--930.
- Hutchings J.A. 1991. Fitness consequences of variation in egg size and food abundance in brook trout, *Salvelinus fontinalis*. *Evolution* 45: 1162--1168.
- Immonen S. 2008. *Pohjaeläinyhteisöt pienissä humuspitoisissa metsäjärvisissä*. Pro Gradututkielma, Helsingin yliopisto, Bio- ja ympäristötieteiden laitos, Akvaattiset tiedeet.
- Johnston T.A. 1997. Within-population variability in egg characteristics of walleye (*Stizostedion vitreum*) and white sucker (*Catostomus commersoni*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 54: 1006--1014.

- Jutila J. 2009. *Ahvennaaraan koon vaikutus mädin ja poikasten määrään ja laatuun*. Pro Gradututkielma, Helsingin yliopisto, Bio- ja ympäristötieteiden laitos, Akvaattiset tieteet.
- Jørgensen T. 1990. Long-term changes in age at sexual maturity of northeast arctic cod (*Gadus morhua* L.). *Ices J. Mar. Sci.* 46: 235--248.
- Kamler E. 1992. *Early life history of fish: An energetics approach*. Fish and Fisheries Series 4. Chapman & Hall, Lontoo.
- Kamler E. 2006. Parent-egg-progeny relationships in teleost fishes: an energetics perspective. *Rev. Fish. Biol. Fisher.* 15: 399--421.
- Kamler E., Zuromska H. & Nissinen T. 1982. Bioenergetical evaluation of environmental and physiological factors determining egg quality and growth in *Coregonus albula* (L.). *Pol. Arch. Hydrobiol.* 29: 71--121.
- Koops M.A., Hutchings J.A & Adams B.K. 2003. Environmental predictability and the cost of imperfect information: influences on offspring size variability. *Evol. Ecol. Res.* 5: 29--42.
- Kotakorpi M.S. & Kumpulainen A.I. 2007. *Evoluutiivisesti kestävä kalastus – keskikokoisten kalojen pyyntiä? Esimerkkinä ahven (Perca fluviatilis L.)*. Luk-tutkielma, Jyväskylän yliopisto, Bio- ja ympäristötieteiden laitos, Vesistötieteet.
- Lauer T.E., Shoyer S.M., Kilpatrick J.M., McComish T.S. & Allen P.J. 2005. Yellow perch length-fecundity and length-egg size relationships in Indiana waters of lake Michigan. *N. Am. J. Fish. Manage.* 25: 791--796.
- Lappalainen J., Dorner H. & Wysujack K. 2003. Reproduction biology of pikeperch (*Sander lucioperca* (L.)) – a review. *Ecol. Fresw. Fish* 12: 95--106.
- Mann R.H.K. & Mills C.A. 1985. Variations in sizes of gonads, eggs and larvae of the dace, *Leuciscus leuciscus*. *Env. Biol. Fish.* 13: 277--287.
- Mehner T., Bauer D. & Schultz H. 1998. Early omnivory in age-0 perch (*Perca fluviatilis*)- A key for understanding long-term manipulated food webs. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 26: 2287--2289.
- Miller T.J., Crowder L.B., Rice J.A. & Marschall, E.A. 1988. Larval size and recruitment mechanisms in fishes: toward a conceptual framework. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 45: 1657--1670.
- Michielssens C.G.J, Mäntyniemi S & Vuorinen P.J. 2006. Estimation of annual mortality rates caused by early mortality syndroms (EMS) and their impact on salmonid stock-recruit relationships. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 63: 1968--1981.
- Murry B. A., Farrell J. M. & Schulz K.L. 2008. The effect of egg size and nutrient content on larval performance: implications to protracted spawning in northern pike (*Esox lucius* Linnaeus). *Hydrobiologia* 601: 71--82.
- Nikolsky G.V. 1963. *The Ecology of Fishes*. Academic Press, Lontoo.
- Nilsson P. A. & Brönmark C. 2000. Prey vulnerability to a gape-size limited predator: behavioural and morphological impacts on northern pike piscivory. *Oikos* 88: 539--546.
- Olin M., Estalander S., Grönroos M., Kotakorpi M., Lehtonen H. & Vinni M. 2009. *Kestävän kalastuksen periaate kalakantojen hoidossa (KESKALA) -hankkeen toimintakertomus vuodelta 2008*.
<http://www.helsinki.fi/keskala/julkaisut/toimintakertomus2008.pdf> (haettu 15.12.2009).
- Raat A.J.P. 1988. Synopsis of biological data on the northern pike *Esox lucius* Linnaeus, 1758. *FAO Fish. Synop.* 30, toinen painos.
- Ricker W.E. 1975. Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. *Bull. Fish. Res. Board Can.* 191: 1--382.

- Rideout R.M., Burton M.P.M. & Rose G.A. 2000. Observations on mass atresia and skipped spawning in Northern Atlantic cod, from Smith Sound, Newfoundland. *J. Fish. Biol.* 57: 1429--1440.
- Scott B., Marteinsdottir G. & Wright P. 1999. Potential effects of maternal factors on spawning stock-recruitment relationships under varying fishing pressure. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 56: 1882- -1890.
- Spanovskaya V.D. & Solininova L.N. 1983. The fecundity of pike, *Esox lucius* (Esocidae). *J. Ichtyol.* 23: 75--83.
- Tiainen J.M. 2008: *Koeverkkokalastus ja merkintä- takaisinpyynti metsäjärvien kalakantojen ja kalayhteisön rakenteen arvioinnissa*. Pro Gradu-tutkielma, Jyväskylän yliopisto, Bio- ja ympäristötieteiden laitos, Kalabiologia ja kalatalous.
- Tonn W.M., Magnuson J.J., Rask M. & Toivonen J. 1990. Intercontinental comparison of small-lake fish assemblages: The balance between local and regional processes. *Am. Nat.* 136: 345--375.
- Trippel E.A. 2003. The estimation of male reproduction success on marine fishes. *J. Northw. Atl. Fish. Sci.* 33: 81--113.
- Vila-Gispert A. & Moreno-Amich R., 2002. Life-history patterns of 25 species from European freshwater fish communities. *Env. Biol. Fishes* 65: 387--400.
- Wallace R.A & Selman K. 1981. Cellular and Dynamic Aspects of Oocyte Growth in Teleosts. *Am. Zool.* 21: 325--343.
- Washburn B.S., Frye D.J., Hung S.S.O., Doroshov S.I & Conte F.S. 1990. Dietary effects on tissue composition, oogenesis and reproductive performance of female rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Aquaculture* 90: 179--195.
- Watanabe T., Fujimura T., Lee M.J., Fukusho K., Satoh S. & Takeuchi T. 1991. Nutritional studies in the seed production of fish. 21. Effect of polar and nonpolar lipids from krill on quality of eggs of red sea bream *Pagrus major*. *B. Jpn. Soc. Sci. Fish.* 57: 695--698.
- Wootton R.J. 1972. The effect of size of food ration on egg production in the female three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus* L. *J. Fish. Biol.* 5: 89--96.
- Wootton R.J. 1979. Energy costs of egg production and environmental determinants of fecundity in teleost fishes. *Symp. Zool. Soc. Lond.* 44: 133--159.
- Wootton R.J. 1998. *Ecology of teleost fishes*, 2. ed. Chapman & Hall, Alankomaat.
- Wright R.M. & Shoesmith E.A. 1988. The reproductive success of pike, *Esox lucius*: aspects of fecundity, egg density and survival. *J. Fish. Biol.* 33: 623--636.
- Wilkonska H. & Zuromska H., 1988. The effect of environment on *Coregonus albula* (L.) spawners, and influence of their sexual products on the numbers and quality of offspring. *Finn. Fish. Res.* 9: 81--88.
- Wilkonska H., Zuromska B. & Backiel T. 1994. Reproductive traits and their effects on embryos and larvae of vendace, *Coregonus albula* (L.). Part 2. Egg incubation. *Arch. Pol. Fish.* 2: 5--19.
- Wilkonska H., Zuromska B. & Backiel T. 1995. Reproductive traits and their effects on embryos and larvae of vendace, *Coregonus albula* (L.). Part 3. Size and viability of larvae. *Arch. Pol. Fish.* 3: 19--36.
- Wilkonska H., Zuromska H., Jezierska B. & Backiel T. 1993. Reproductive traits and their effects on embryos and larvae of vendace, *Coregonus albula* (L.). Part 1. Fish and gonad attributes. *Arch. Pol. Fish.* 1: 79--3.

Yoneda M. & Wright P.J. 2005. Effects of varying temperature and food availability on growth and reproduction in first-time spawning female Atlantic cod. *J. Fish. Biol.* 67: 1225--1241.

Liite 1. Kuoriutuneiden poikasten ominaisuudet naaraskohtaisesti.

Naaraan yksilönumero ja järvi	Kuoriutuneita/Sihtisaavijärj.	Kuoriutuneita/Suppilojärj.	Koiras nro	Poik. Pituus (keskiarvo, mm, suluissa S.D)	Poik. kuivamassa (keskiarvo, mg)	Poik. näлкиintymisensieto (LD50 pväästetta)
1(Majajärvi)	1380		1	-	1,45	329,5
2(Majajärvi)	2360	1240	1		1,36	341,9
3(Majajärvi)	524		2	9,15 (1,4)	1,24	330,4
4(Majajärvi)	-		-		.	.
5(Majajärvi)	1620		5	9,63 (2,2)	1,86	344,0
6(Majajärvi)	-		-		.	.
7(Majajärvi)	1203		3	9,36 (2,6)	1,87	330,4
8(Hokajärvi)	1612	1273	4	9,39 (2,3)	1,83	357,6
9(Majajärvi)	1326	792	4	8,25 (1,8)	2,09	348,5
10(Haarajärvi)	0		5		.	.
11(Majajärvi)	2096	ei tiedossa	6	8,45 (1,7)	2,01	350,4
12(Haarajärvi)	10		7	7,90 (2,4)	1,58	.
13(Haarajärvi)	105		8	8,86 (2,8)	1,59	336,3
14(Haarajärvi)	-		-		.	.
15(Haarajärvi)	0		8		.	.
16(Haarajärvi)	501	772	9	9,02 (2,5)	1,99	332,8
17(Haarajärvi)	230		9	8,23 (2,9)	1,71	330,5
18(Haarajärvi)	1017		10	8,07	1,88	346,6
19(Haarajärvi)	-		-		.	.
20(Haarajärvi)	-		-		.	.
21(Haarajärvi)	1		11	7,37		
22(Haarajärvi)	-		12			
23(Haarajärvi)	-		-			
24(Hokajärvi)	-		-			
25(Hokajärvi)	-		-			
26(Haarajärvi)	-		-			