

SAIMAAN JÄRVILOHEN (*SALMO SALAR M. SEBAGO*)  
SMOLTTIUTUMINEN LAITOSOLOSUHTEISSA

MARKO HEINONEN

Pro gradu -tutkielma  
Itä-Suomen yliopisto  
Ympäristö- ja biotieteiden laitos  
2016

ITÄ-SUOMEN YLIOPISTO

Ympäristö- ja biotieteiden laitos

HEINONEN, MARKO: Saimaan järvilohen (*Salmo salar* m. *sebago*) smolttiutuminen  
laitosolosuhteissa.

Pro gradu -tutkielma, 45 s.

Toukokuu 2016

---

Saimaan järvilohi (*Salmo salar* m. *sebago* Girard) on äärimmäisen uhanalainen Atlantin lohen (*Salmo salar* L.) muoto, joka on vesivoimarakentamisen takia nykyisin täysin riippuvainen aktiivisista ihmistoimista kuten kalankasvatuksesta ja istutuksista. Istutuksiin käytetään pääsääntöisesti vaelluspoikasia eli smoltteja. Kalankasvatukseen ja istutuksiin on käytössä vain rajallinen määrä resursseja, joten istutustulosten maksimoimiseksi tarvitaan tietoa mm. järvilohen smolttiutumisesta laitosolosuhteissa. Tämän tutkimuksen tavoitteena oli selvittää eroja eri laitoksilla ja eri tavoin kasvatettujen 2-vuotiaiden järvilohien smolttiutumisessa. Lisäksi selvitettiin, selittävätkö erilaiset fysiologiset mittarit vaelluskäyttäytymisen eroja kokeellisessa ympäristössä. Vaelluskäyttäytymiskokeiden perusteella 2-vuotiaiden Saimaan järvilohien smolttiutuminen huippu ajoittuu touko-kesäkuun vaihteeseen ja kesäkuun alkuun hiipuen heinäkuun alkuun mennessä. Kasvatustaustalla havaittiin olevan vain vähäisiä vaikutuksia 2-vuotiaiden lohien smolttiutumiseen. Virikekasvatetut lohet saavuttivat maksimaalisen vaellusnopeuden sopimuskasvatettuja kaloja nopeammin, mutta eroa ei ollut verrattuna standardikasvatettuihin. Suolavesialtistusten perusteella 2-vuotiaiden kalojen fysiologisen vaellusvalmiuden havaittiin olevan puutteellinen. Fysiologian ja vaelluskäyttäytymisen väliset yhteydet olivat kuitenkin heikkoja, joten fysiologisilla muutoksilla ei tämän tutkimuksen perusteella voida luotettavasti ennustaa vaelluskäyttäytymistä.

UNIVERSITY OF EASTERN FINLAND

Department of environmental and biological sciences

HEINONEN, MARKO: Smoltification of Saimaa landlocked salmon (*Salmo salar* m. *sebago*) under fish farm conditions.

MSc. Thesis, 45 pp.

May 2016

---

Saimaa landlocked salmon (*Salmo salar* m. *sebago* Girard) is a critically endangered form of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). It has suffered from the construction of hydro-power plants and is nowadays fully dependent on fish farming and stockings and other human actions. Stockings are conducted mostly by using salmon smolts. Resources available for stockings are limited so all information that maximizes the stocking results is valuable. In this study I studied whether migratory behaviour of 2-year-old Saimaa landlocked salmon smolts can be explained by using measures of physiological changes. In addition, the effects of different rearing backgrounds (enriched and standard methods as well as three private fish farms) on smoltification were explored using physiological tests as well as migration experiments. Smoltification of 2-year-old Saimaa landlocked salmon peaked at late May–June and declined by early July. Rearing background had only minor effects on the smoltification of 2-year-old salmon. Salmon reared using enriched rearing methods reached their maximal migration activity more rapidly than salmon reared in the private fish farms, although no difference existed between enriched and standard reared fish. Physiological migratory readiness of 2-year-old salmon appeared inadequate based on seawater challenge tests. According to the present study, relationships between physiology and migration appeared weak and therefore migratory behaviour cannot be explained reliably by physiological changes.

# SISÄLLYSLUETTELO

1 JOHDANTO.....	2
2 JÄRVILOHI.....	3
2.1 Järvilohen levinneisyys.....	3
2.2 Järvilohen historia ja nykytila Suomessa.....	4
2.3 Järvilohen biologia.....	5
2.4 Smolttiutuminen ja smolttiutumisen tunnistaminen laitosoloissa.....	6
2.5 Järvilohen viljely ja istutukset.....	7
3 TUTKIMUKSEN TAVOITTEET JA HYPOTEEESIT.....	8
4 AINEISTO JA MENETELMÄT.....	9
4.1 Kalat.....	9
4.2 Fysiologiset testit.....	9
4.3 Migraatiokokeet.....	10
4.4 Fysiologian ja migraation väliset yhteydet.....	11
4.5 Tilastolliset analyysit.....	12
5 TULOKSET.....	14
5.1 Fysiologiset testit.....	14
5.2 Migraatiokokeet.....	18
5.3 Fysiologian ja migraation väliset yhteydet.....	22
6 TULOSTEN TARKASTELO.....	37
6.1 Fysiologiset testit.....	37
6.2 Migraatiokokeet.....	39
6.3 Fysiologian ja migraation väliset yhteydet.....	40
7 JOHTOPÄÄTÖKSET.....	41
KIITOKSET.....	42
LÄHDELUETTELO.....	43

## 1 JOHDANTO

Järvilohi (*Salmo salar* m. *sebago* Girard) on erityisesti vapaa-ajankalastajien keskuudessa haluttu ja arvostettu saaliskala, johon liittyy suuri virkistysarvo. Ainoat alkuperäiset Suomessa koko elinkiertonsa viettäneet järvilohikannat ovat olleet Itä-Suomessa Saimaan ja Pielisen kannat, ja järvilohen kalastuksella on ollut siellä pitkät perinteet: paikalliset ihmiset ovat kalastaneet huomattavia määriä kudulle nousevia järvilohia erilaisilla pyydyksillä jokien virtapaikoista. Järvilohella on suuri taloudellinen arvo myös esimerkiksi kalastusmatkailun kautta (Valkonen & Laakkonen 2011).

Ihmistoiminnan, erityisesti voimalaitosrakentamisen, seurauksena alkuperäinen järvilohi on kuitenkin lähes kokonaan hävinnyt Suomesta. Villiä alkuperäistä järvilohia tavataan Suomessa enää Hiitolanjoessa, ja Saimaan järvilohen kalanviljelyn varassa ylläpidetty kanta on ainoa jäljellä oleva alkuperäisesti Suomessa koko elinkiertonsa tehnyt järvilohikanta. Saimaan järvilohen säilyminen osana suomalaista luontoa on jo yli 40 vuoden ajan ollut lähes täysin riippuvainen kalanviljelystä ja istutuksista: järvilohella on todettu vähäistä luonnonlisääntymistä ainoastaan Inarijärveen laskevissa joissa, Kerman reitin koskilla Heinävedellä ja viime vuosina ihmisen avustamana Ala-Koitajoella. Saimaan järvilohen emokalaston ylläpidosta ja mätituotannosta vastaa nykyisin Luonnonvarakeskuksen (Luke) Enonkoskella sijaitseva Saimaan kalantutkimus ja vesiviljely. Saimaan kalantutkimus ja vesiviljely tuottaa itse jonkin verran istukaspoikasista, mutta suurin osa istukaspoikasista kasvatetaan sopimusviljelylaitoksissa. Pääasiassa järvilohia istutetaan vaelluspoikasina eli smoltteina, joita Vuoksen vesistöön on tavoitteena istuttaa vuosittain noin 100 000 kappaletta (Makkonen ym. 1995, Kaijomaa ym. 2011, Valkonen & Laakkonen 2011).

Koska järvilohen säilyminen on lähes täysin smoltti-istutusten varassa, on tärkeää, että istukkaat ovat istutushetkellä fysiologisesti vaellusvalmiita, sillä vääränä ajankohtana istutettujen lohienpoikasten menestyminen luonnossa voi olla heikkoa (Pasternack ym. 2008). Vaellusvalmiuteen voivat vaikuttaa muun muassa kasvatusolosuhteet, joten erilaisten kasvatusmetodien vaikutus smolttiutumiseen vaatii lisätutkimusta.

Aiempiin tutkimuksiin perustuen tiedetään, että Saimaan järvilohi käy merelliseltä sukulaiseltaan perintönä saamansa smolttiutumiseen liittyvät fysiologiset

muutokset läpi myös laitosolosuhteissa (Kiiskinen 2003). Näitä muutoksia pidetään smolttiutumisen tunnusmerkkeinä ja niitä hyödynnetään istutuksia suunniteltaessa. Järvilohen smolttiutumisen tutkimisessa ei ole kuitenkaan aiemmin käytetty suoraan vaelluskäyttäytymistä mittaavia metodeja.

Tässä pro gradu -tutkielmassa tutkittiin 2-vuotiaiden järvilohen poikasten smolttiutumista laitosolosuhteissa käyttämällä sekä fysiologisia smolttiutumisen tunnusmerkkejä että migraatiokokeita. Tutkin myös, onko smolttiutumiseen liittyvillä fysiologisilla muutoksilla ja migraatiokokeilla mitatun vaellusaktiivisuuden ajoittumisella ja voimakkuudella havaittavissa yhteyttä 2-vuotiailla järvilohilla. Vertasin myös erilaisen laitostaustan vaikutusta smolttiutumiseen.

## 2 JÄRVILOHI

### 2.1 Järvilohen levinneisyys

Järvilohi (*Salmo salar* m. *sebago* Girard) on Atlantin lohen (*Salmo salar* L.) sisävesimuoto, joka on joutunut eristykseen merestä viime jääkauden sulamisvaiheen aikana noin 10 000 vuotta sitten. Meriyhteyden katkeamisen jälkeen joihinkin jäätiköityneiden alueiden järviin kehittyi koko elinkiertonsa makeassa vedessä viettäviä lohikantoja (Berg 1985).

Järvilohikantoja esiintyy Euroopassa ja Pohjois-Amerikassa. Euroopassa alkuperäinen esiintyminen rajoittuu Fennoskandiaan Suomeen, Ruotsiin, Norjaan ja Venäjälle. Suomessa oli alun perin Saimaan ja Pielisen kannat, joista Saimaan kanta kuti Pielisjoessa ja Ala-Koitajoessa ja Pielisen kanta Lieksanjoen alaosissa. Ruotsissa on Vänernin kannat, jotka kutevat Klarälvenissä ja Gullspångsälvenissä (nykyisin tuetaan laitosviljelyllä) ja Norjassa on kolme kanta, jotka elävät pelkästään joissa: Namsen-joessa, Nidelvassa ja Otra-joessa. Näistä Otra-joen kanta vaeltaa syönnökselle joen ”järvenkaltaisiin” laajentumiin Byglandsfjordeniin ja Kilefjordeniin. Venäjän Karjalassa on lukuisia kantoja, muun muassa Laatokassa, Äänisessä, Kuittijärvessä, Seesjärvessä, Uikujärvessä, Jänisjärvessä, Imandrajärvessä ja Kivijärven reitillä (MacCrimmon & Gots 1979, Berg 1985, Kazakov 1992).

Pohjois-Amerikassa järvilohia esiintyy alkuperäisenä Yhdysvaltain ja Kanadan koillisosissa, esimerkiksi Labradorin niemimaalla, New Foundlandissa, Ontariojärvessä ja Sebago-järvessä, jonka mukaan järvilohi on myös saanut tieteellisen nimensä. Alkuperäisen

esiintymisalueen lisäksi järvilohka on istutettu useisiin paikkoihin eri puolille maailmaa (MacCrimmon & Gots 1979).

## 2.2 Järvilohen historia ja nykytila Suomessa

Suomessa järvilohka esiintyi alkuperäisenä ainoastaan Vuoksen vesistöissä Saimaassa ja Pielisessä. Lisäksi sitä on istutettu kalastustarkoituksessa lukuisiin muihin järviin ympäri Suomea, esimerkiksi Inarinjärveen, Päijänteseen ja Näsijärveen (Makkonen ym. 1995). Ensimmäisinä järvilohen esiintymisen Saimaassa ja Pielisessä osoitti tieteellisesti Ossi Seppovaara vuonna 1962 morfologisin perustein ja Kai Westman vuonna 1970 geneettisten erojen avulla elektroforeettisiin tutkimuksiin perustuen. Epävirallisesti järvilohi tunnettiin kuitenkin jo aiemmin kalanviljelijöiden keskuudessa, esimerkiksi Kontiolahden kalanviljelylaitoksen hoitaja, kalatalousteknikko Martti Puhakka erotti järvilohen järvitaimenesta jo vuonna 1945 käynnistäessään laitosviljelyä Hiiskoskella (Makkonen ym. 1995).

Kaikkialla järvilohien esiintymisalueilla järvilohet ovat kärsineet ihmistoiminnasta. Voimalaitosrakentamisen, liikakalastuksen ja vesien pilaantumisen seurauksena on menetetty monia arvokkaita järvilohikantoja. Ihmistoiminnalla on ollut tuhoisia seurauksia myös Suomessa. Pielisessä elänyt alkuperäinen järvilohikanta on kuollut sukupuuttoon, koska 1960-luvun alussa Lieksankoskeen ja Pankakoskeen rakennettiin voimalaitokset, jotka estivät lohien pääsyn kutualueille. Nykyinen Pielisen järvilohikanta on istutettua Saimaan kantaa. Saimaan kanta on myös kärsinyt voimalaitosrakentamisesta ja on nykyisin käytännössä täysin laitosviljelyn varassa. Saimaan järvilohen luontainen lisääntyminen estyi 1950–70 luvuilla, kun Pamilon, Kaltimon ja Kuurnan voimalaitokset rakennettiin. Molemmat kannat olivat kärsineet jo aiemmin myös esimerkiksi puun uitosta ja liikakalastuksesta. Kuurnan voimalaitoksen rakentamisen jälkeen 1970-luvun alussa järvilohen katsottiin olevan Suomessa uhanalainen (Makkonen ym. 1995). Muualla maailmalla esimerkiksi Yhdysvaltojen ja Kanadan rajalla sijaitsevan Ontarijärven lohikanta tuhoutui jo 1800-luvun lopussa (Christie 1972) ja Imandrajärven lohikanta Venäjällä tuhoutui lopullisesti 1970–80 luvulla (Kazakov 1992) ihmistoiminnan seurauksena.

Koska Saimaan järvilohi on täysin riippuvainen laitosviljelystä ja istutuksista, luokiteltiin järvilohi Suomessa uhanalaisuusluokittelussa aiemmin luonnosta hävinneeksi. Uusimmassa uhanalaisuusarviossa järvilohen luokitus muutettiin kuitenkin äärimmäisen uhanalaiseksi, kun huomattiin, että Laatokan järvilohi on lisääntynyt Suomen puolella

Hiitolanjoessa noususteiden poiston jälkeen (Rassi ym. 2010).

### 2.3 Järvilohen biologia

Järvilohi on merilohen tapaan vaelluskala, jonka lisääntyminen tapahtuu virtaavissa vesissä. Järvilohella koko elinkierto tapahtuu kuitenkin sisävesissä ja syönnösvaellus suuntautuu meren sijasta järveen (Koli 1990: 75).

Järvilohi kutee lokakuussa sorapohjaisilla koskialueilla noin 0,6–1,5 metrin syvyydessä (Jorma Piironen henk. koht. tied.). Naaras kaivaa sorapohjaan kutupesän, johon se laskee mätinsä koiraan samalla hedelmöittäessä mädin. Lopuksi mäti peitetään soralla. Poikaset kuoriutuvat keväällä maaliskuussa–huhtikuussa noin 15 millimetrin mittaisina ja piilottelevat soran sisässä muutamia viikkoja ruskuaispussiravinnon turvin (Koli 1990: 76, Lehtonen 2006: 99, Valkonen & Laakkonen 2011). Poikaset tulevat esiin sorasta noin 20–30 millimetrin mittaisina ja alkavat käyttää ulkoista ravintoa (Koli 1990: 76, Valkonen & Laakkonen 2011), joka koostuu alkuun eläinplanktonista ja poikasen koon kasvaessa enenevässä määrin pohjaeläimistä sekä veteen ajautuvista terrestrisistä selkärangattomista (Lehtonen 2006: 99). Pian kuoriutumisen jälkeen poikaset valtaavat itsellensä ravintoreviirin, jota ne puolustavat lajikumppaneitaan vastaan. Reviiri laajenee sitä mukaa, kun poikanen kasvaa (Koli 1990: 76, Valkonen & Laakkonen 2011). Järvilohen poikaset viettävät synnyinkoskessaan 2–4 vuotta, jonka jälkeen ne saavuttavat vaellusvaiheen eli smolttiutuvat. Vaelluspoikaset eli smoltit vaeltavat synnyinseudultaan suuriin järvioltaisiin syönnöstämään (Valkonen & Laakkonen 2011).

Järvilohet viettävät järvessä merilohesta poiketen aina vähintään kaksi, mutta enintään viisi kasvukautta, jonka jälkeen ne pyrkivät synnyinjokiinsa jatkamaan sukuaan (Valkonen & Laakkonen 2011). Järvivaiheen aikana järvilohet syövät pääasiassa pikkukaloja. Tärkeimmät saaliskalat Saimaassa ovat muikku (*Coregonus albula* L.), kuore (*Osmerus eperlanus* L.), salakka (*Alburnus alburnus* L.) ja kymmenpiikki (*Pungitius pungitius* L.) (Koli 1990: 80). Yhden järvi vuoden jälkeen Saimaan järvilohi painaa noin 800 grammaa, kahden vuoden jälkeen noin 2 kiloa ja kolmen vuoden jälkeen noin 4 kiloa. Kutukypsyiden järvilohi saavuttaa yleensä 4 tai 5 järvikesän jälkeen, mutta jotkut voivat saavuttaa sen jo 3 järvikesän jälkeen (Hyvärinen ym. 1985). Tässä suhteessa järvilohi eroaa suuresti merilohesta, jolla tavataan jo ensimmäisen meritalven jälkeen kudulle nousevia koiraita, kosseja (Makkonen ym. 1995). Kudulle nousevat naaraat ovat tyypillisesti 4–6 vuotiaita, noin 70–80 senttimetriä pitkiä ja painavat 3–6 kilogrammaa. Koiraat ovat yleensä vuotta vanhempia ja kookkaampia, keskipituuden ollessa noin 80–90 senttimetriä ja painon 4,5–7,5 kilogrammaa (Hyvärinen ym.



1985, Valkonen & Laakkonen 2011). Lohien kutunousu alkaa jo heti jäidenlähden jälkeen ollen voimakkaimmillaan kesäkuussa ja se jatkuu kesän lopulle asti (Koli 1990: 77). Kuitenkin tiettävästi vielä 1900-luvun alkupuolella ensimmäiset kudulle nousevat Saimaan järvilohet tavattiin Pielisjoen Utrankoskissa vasta heinäkuun alkupäivinä. Järvilohella ei siis ole tarvetta aloittaa kutunousuaan kovin aikaisin, sillä joki on lyhyt verrattuna Atlantin merilohen kutujokiin (Järvi 1915).

#### 2.4 Smolttiutuminen ja smolttiutumisen tunnistaminen laitosoloissa

Lohikaloilla muutosta jokipoikasesta vaelluspoikaseksi kutsutaan smolttiutumiseksi. Smolttiutuminen pitää sisällään monia morfologisia, fysiologisia, biokemiallisia ja käyttäytymiseen liittyviä muutoksia, jotka ajoittuvat yleensä keväälle ennen vaeltamista mereen. Näiden muutosten ajatellaan olevan sopeumia alavirtaan vaellukseen, meriveteen ja elämään avovedessä (Hoar 1976, Folmar & Dickhoff 1980, Wedemeyer ym. 1980, Kazakov & Kozlov 1985, McCormick & Saunders 1987). Näitä muutoksia ovat esimerkiksi kylkien hopeoituminen ja poikaslaikkujen häviäminen, evien reunojen tummeneminen, ruumiin muodon muuttuminen virtaviivaisemmaksi (kuntokertoimen lasku), vaellus- ja parveutumiskäyttäytymisen lisääntyminen, kasvun kiihtyminen, ruumiin rasvapitoisuuden aleneminen, maksan glykokeenipitoisuuden aleneminen, hormonitoiminnan muutokset ja muutokset vesi- ja ionitasapainon säätelyssä (suolansietokyvyn paraneminen) (Wedemeyer ym. 1980, Pasternack ym. 2008). Tärkeimmät tunnetut tekijät, jotka vaikuttavat smolttiutumisen ajoittumiseen, ovat lämpötila ja valaistus (Björnsson ym. 1989, Solbakken ym. 1994). Smolttiutumiseen liittyvien muutosten on havaittu tapahtuvan myös järvilohella, vaikka se ei vaellakaan mereen eikä näin ollen ole koskaan tekemisissä suolaisen meriveden kanssa. Fysiologisten muutosten onkin ajateltu olevan jotenkin liitoksissa vaelluskäyttäytymiseen, eikä evoluutio ole siksi karsinut sitä aikojen saatossa (Piironen ym. 2013).

Smolttiutuminen on selviytymisen kannalta kriittinen vaihe lohikaloiden elämässä. Smolttivaelluksen aikana smoltit ovat alttiina monenlaisille vaaroille, joista yksi merkittävin on predaatio. Esimerkiksi Pyhäjoella hauen (*Esox lucius* L.) on havaittu syövän viikon sisällä istutuksesta melkein kolmasosan istutetuista lohismolteista ja smoltit olivat hauen pääasiallista ravintoa (Kekäläinen ym. 2008). Hauen lisäksi myös monet muut pedot saalistavat smoltteja ja niitä uhkaa predaation lisäksi monia muitakin selviytymiseen vaikuttavia tekijöitä (kts. esim. Thorstad ym. 2012).

Edellä mainittuihin, smolttiutumiseen liittyviin muutoksiin perustuen voidaan

seurata smolttiutumisen ajoittumista laitosolosuhteissa. Smolttiutumisen ajankohdan tietäminen on tärkeää suunniteltaessa vaelluspoikasten istutuksia, sillä vääränä ajankohtana istutetut poikaset eivät ole välttämättä vaellusvalmiita ja niiden menestyminen luonnossa voi olla heikkoa (Pasternack ym. 2008). Ioni- ja vesitasapainon säätelyn muutosten, eli suolansietokyvyn paranemisen, on havaittu olevan luotettava fysiologisen vaellusvalmiuden mittari. Suolansietokyvyn on havaittu myös ennustavan istutustulosta (Virtanen ym. 1991, Staurnes ym. 1993). Istukkaan koko, kuntokerroin ja kylkien hopeoituminen eivät välttämättä kerro, onko istukas fysiologisesti vaellusvalmis, vaikka näitä pidetäänkin smolttiutumisen tunnusmerkkeinä (Pasternack ym. 2008).

Smoltin muuttuminen makeaan veteen sopeutuneesta suolaista vettä sietäväksi aiheuttaa smoltissa fysiologisia muutoksia, joita voidaan mitata. Näitä ovat esimerkiksi muutokset kidusten ionien kuljetusmolekyyleissä, kloridisoluiissa.  $\text{Na}^+, \text{K}^+$ -ATPaasi -entsyymi on keskeisessä osassa kloridisolujen kautta tapahtuvassa ionien säätelyssä, ja sen aktiivisuushuippu on smolttiutumisen yhteydessä (Saunders & Henderson 1978, Folmar & Dickhoff 1980, Wedemeyer ym. 1980, Boeuf ym. 1985, McCormick 1995).  $\text{Na}^+, \text{K}^+$ -ATPaasin tehtävänä on kuljettaa aktiivisesti  $\text{Na}^+$  soluista ulos ja  $\text{K}^+$  sisään käyttäen energialähteenään ATP:ta (McCormick 1995, Jorgensen ym. 2003). Näiden muutosten yhteydessä veren plasman ionikonsentraatioissa tapahtuu muutoksia. Lisäksi muutoksia tapahtuu myös esimerkiksi lihaksen lipidi- ja vesipitoisuuksissa (Saunders & Henderson 1978, Folmar & Dickhoff 1980, Wedemeyer ym. 1980, Boeuf ym. 1985).

## 2.5 Järvilohen viljely ja istutukset

Järvilohen viljelytoiminnasta vastaa Luonnonvarakeskuksen Saimaan kalantutkimus ja vesiviljely Enonkoskella, jonne hankitaan vuosittain Pielisjoen ja Lieksanjoen kutukaloista mätää ja maitia uusien emokalastojen perustamiseksi. Enonkoskella hoidetaan emokalaviljely ja mädintuotanto istukaspoikasten tuotantoa varten ja se tuottaa itse myös pieniä määriä istukaspoikasia. Valtaosa istukkaista kasvatetaan kuitenkin sopimusviljelylaitoksissa. Tarkempia yksityiskohtia järvilohen viljelystä ja viljelyhistoriasta voi lukea esimerkiksi Järvilohistrategiasta (Kaijomaa ym. 2003).

Järvilohen säilymisen turvaamiseksi tavoitteena on istuttaa vuosittain Pielisjokeen 100 000 järvilohen vaelluspoikasta, mikä vastaa suurin piirtein sitä, mitä Pielisjoki ja Ala-Koitaajoki ovat tuottaneet luonnontilaisina ennen patoamista. Tästä tavoitteesta on kuitenkin jääty ja istukasmäärät ovat olleet keskimäärin vain noin 70 000 smoltia vuodessa

johtuen pääasiassa viljelyteknisistä syistä. Pielisjoen lisäksi Lieksanjokeen on istutettu keskimäärin noin 30 000 vaelluspoikasta vuodessa, mutta tästäkin määrästä on tultu viimevuosina alaspäin (Kajomaa ym. 2003, 2011). Vuonna 2015 Luonnonvarakeskus istutti toukokuun puolivälissä Pielisjokeen 67 000 ja Lieksanjokeen 5 000 järvilohen vaelluspoikasta. Lisäksi Ala-Koitajokeen istutetaan jonkin verran järvilohen jokipoikasia, vuonna 2015 10 000 kappaletta (Luonnonvarakeskus 2015) sekä pieniä määriä vaelluspoikasia lähinnä erilaisia koejärjestelyitä varten (Jorma Piironen, henk. koht. tied.).

### 3 TUTKIMUKSEN TAVOITTEET JA HYPOTEESEIT

Koska Saimaan järvilohi on täysin riippuvainen laitosviljelystä ja istutuksista, on tärkeää pyrkiä optimoimaan viljelyn tehokkuus ja istutusten onnistuminen. Kalanviljelyyn ja istutuksiin on käytössä vain rajallinen määrä resursseja, joten istutusten onnistuminen on tästäkin syystä ensiarvoisen tärkeää. Jotta järvilohen viljelyä ja istutuksia pystyttäisiin hoitamaan mahdollisimman tehokkaasti, tarvitaan laitosoloissa ylläpidetystä järvilohikannasta mahdollisimman paljon tietoa.

Tämän tutkimuksen päätavoitteena oli selvittää, voiko smolttiutumiseen liittyvillä fysiologisilla muutoksilla selittää ja ennustaa Saimaan järvilohen vaelluskäyttäytymistä. Ennusteena oli, että ainakin  $\text{Na}^+, \text{K}^+$ -ATPaasin aktiivisuudella voisi olla yhteys vaelluskäyttäytymiseen, koska sen aktiivisuushuippu on smolttiutumisen yhteydessä.

Toissijaisena tavoitteena oli tarkastella, onko eri laitoksissa kasvatetuilla lohilla eroja fysiologiassa tai vaelluskäyttäytymisessä ja onko standardi- ja virikekasvatettujen lohien välillä eroa. Aikaisempiin tutkimustuloksiin perustuvana (Vainikka ym. 2012) ennusteena oli, että virikemenetelmällä kasvatetuilla lohilla ainakin vaellusnopeus olisi standardikasvatettuja suurempi. Myös Torniojoella tehdyssä tutkimuksessa virikekasvatetuilla lohilla vaellusnopeus oli standardikasvatettuja suurempaa, mikä näkyi myös virikekasvatettujen kalojen parempana selviytymisenä alkuvaelluksen aikana (Hyvärinen & Rodewald 2013).

## 4 AINEISTO JA MENETELMÄT

Käytössäni oli Luonnonvarakeskuksen kokoama valmis aineisto. Migraatiokokeet ja fysiologisten testien näytteenotto oli suoritettu vuonna 2011. Fysiologiset näytteet oli analysoitu vuosina 2011 ja 2015. Luonnonvarakeskuksen henkilökunta vastasi kaikista kokeista, näytteenotoista ja analyyseistä. Itse olen ollut vastuussa aineiston tilastollisesta käsittelystä sekä tulosten tulkinnasta.

### 4.1 Kalat

Fysiologisiin testeihin ja migraatiokokeisiin oli käytettävissä yhteensä 450 2-vuotiaasta Saimaan järvilohen poikasta. Kalat oli kasvatettu Luonnonvarakeskuksen Kainuun kalantutkimusasemalla Paltamossa sekä kolmessa sopimusviljelylaitoksessa (Petsamon Kala Oy, Hanka-Taimen Oy ja Keskijärven Kalanviljelylaitos). Paltamossa kasvatetuista järvilohista osa oli kasvatettu standardimenetelmällä ja osa niin sanotulla virikemenetelmällä (menetelmät: kts. Korhonen ym. 2014). Sopimusviljelylaitoksilla on kullakin omat kasvatuseränsä. Kasvatuksessa käytetty mätä oli peräisin Enonkoskelta Luonnonvarakeskuksen Saimaan kalantutkimus ja vesiviljely -yksiköstä.

### 4.2 Fysiologiset testit

Fysiologisia näytteitä oli yhteensä noin 380 2-vuotiaasta poikasesta. Poikasille tehtiin Paltamossa 48 tunnin mittaisia, merivettä simuloivia suola-altistuksia neljänä ajankohtana 18.5.–6.7.2011: (tarkemmat yksityiskohdat suola-altistuksista: kts. Kiiskinen 2003 ja Piironen ym. 2013). Altistusten tarkoitus oli selvittää poikasten kykyä säädellä ionitasapainoa ja vertailla eroa smolttiutumisen ajoittumisessa eri kasvatusryhmissä. Eri laitostaustaisista ryhmistä otettiin noin 10 kalaa kustakin suola-altistukseen neljänä eri ajankohtana (16.–18.5., 6.–8.6., 20.–22.6. ja 4.–6.7.). Lisäksi oli noin 10 kalan kontrolliryhmät, joita pidettiin makeassa vedessä.

Suola-altistuksiin käytettiin samoja kaloja kuin migraatiokokeisiin. Osa kontrolliryhmien kaloista oli migraatiokokeissa olleita kaloja ja osa niin sanottuja ”varakaloja”, joita pidettiin omissa erillisissä altaissaan. Käsittelyjen jälkeen kaloista otettiin näytteet, joista myöhemmin määritettiin kidusten ionipumppujen (= kloridisolujen) määrä, Na<sup>+</sup>,K<sup>+</sup>-ATPaasin aktiivisuus ja lihaksen vesipitoisuus käyttäen Kiiskisen (2003) ja Pirosen ym. (2013) kuvaamia menetelmiä. Lisäksi sekä suola- että kontrolliryhmien kalat mitattiin, punnittiin ja niistä määritettiin smolttiluokka kylkien hopeoitumisen perusteella 5-luokkaisella asteikolla (Taulukko 1).

Suolatestien näytteenoton yhteydessä otettiin myös verinäyte, josta määritettiin plasman Na<sup>+</sup>-, Mg<sup>2+</sup>-, Cl<sup>-</sup> ja K<sup>+</sup>-konsentraatiot. Ionipitoisuudet analysoitiin Luonnonvarakeskuksen Jokioisten toimipaikan laboratoriossa. Na<sup>+</sup>, K<sup>+</sup> ja Mg<sup>2+</sup> määritettiin ICP-OES (PE Optima 8300) -analyysointilaitteella referenssinä Seronorm Trace Elements Serum L-1, jossa alkuaineet Na, K ja Mg. Cl<sup>-</sup> määritettiin Skalar -autoanalyysointilaitteella (Jorma Piironen henk. koht. tied.).

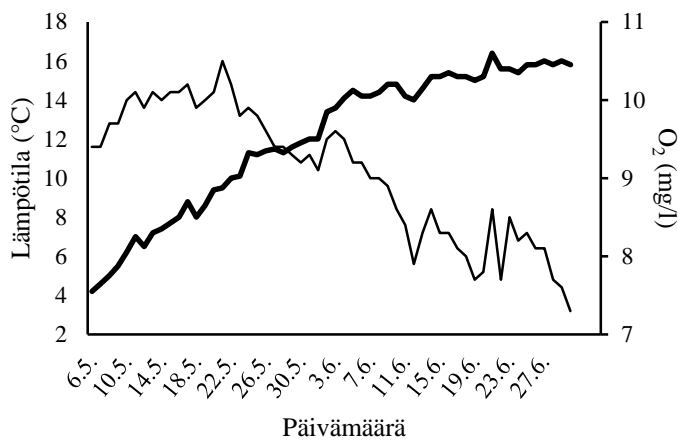
Taulukko 1. Smolttiluokitus kylkien hopeoitumisen perusteella.

Luokka	Määritelmä
1	Jokipoikasvaihe
2	Hopeoitumassa. Poikasjuovat näkyvät selvästi.
3	Puoliksi hopeoitunut. Poikasjuovat näkyvät heikosti.
4	Kirkas. Smolttiutunut.
5	Sukukypsä koiras, jolla maiti juoksee. Voi olla myös tumma.

#### 4.3 Migraatiokokeet

Migraatiokokeet suoritettiin Paltamossa 15.4. – 6.7.2011. Kokeessa käytettiin 400 2-vuotiasta poikasta (80 / kasvatustausta). Kokeita varten poikaset mitattiin ja punnittiin sekä niille asennettiin vatsapuolelle ruumiinonteloon PIT-merkit (23mm HDX tags, ISO koodattu; OregonRFID Europe BV) (PIT-merkinnästä: kts. Prentice & Park 1983, CBFWA 1999). Kokeet suoritettiin kahdeksassa betonisessa, tummanvihreällä muovilla katetussa virtasuvantoaltaassa. Altaiden keskiosassa on niin sanottu suvantoalue, jonne kalojen pääsy estettiin 10 mm silmäkoon teräsverkolla. Tätä suvantoa ympäröi 1,5 metriä leveä uoma, jossa vesi virtaa yhteen suuntaan keskimäärin 0,11 m s<sup>-1</sup> / 55 l s<sup>-1</sup>. Uomassa on vettä noin 300 mm ja sen ulkokehän pituus on 30,9 metriä ja sisäkehän pituus 26 metriä. Yksi kierros on keskimäärin siis

28,45 metriä. Uoman pohja on peitetty soralla. Uoma on jaettu neljään osaan PIT-merkkejä lukevilla antenneilla, jotka rekisteröivät yksilöiden liikkeitä yhdeksän kertaa sekunnissa (Vainikka ym. 2012, Härkönen ym. 2014). Tarkemmat tekniset tiedot PIT-antenneista ja migraatiotietojen tallentamisesta: kts. Vainikan ym. (2012) artikkelin suplementti. Eri laitostaustaiset kalat oli jaettu satunnaisesti kahdeksaan altaaseen siten, että kussakin altaassa oli 50 kalaa. Veden lämpötila ja happipitoisuus migraatiokokeiden aikana on esitetty Kuvassa 1.



Kuva 1. Veden lämpötila (paksu viiva) ja happipitoisuus (ohut viiva) migraatiokokeiden aikana.

#### 4.4 Fysiologian ja migraation väliset yhteydet

Fysiologisia näytteitä kerättiin yhteensä noin 280 2-vuotiaasta migraatiokokeessa olleesta poikasesta. Näytteiden perusteella voitiin analysoida tilastollisesti yhteyttä smolttimigraation ja fysiologisten muuttujien välillä neljänä ajankohtana touko–heinäkuussa. Tutkittuja kaloja oli kaikkiaan kuudessa altaassa kahdeksasta. Kaloista otettiin edellä kuvatut fysiologiset näytteet 18.5., 8.6., 22.6. ja 6.7.. Migraatiokokeet lopetettiin 5 vuorokautta ennen näytteenottoa. Migraatiokokeet lopetettiin aina 1–2 altaasta kerrallaan riippuen siitä, otettiin suola-altistukseen kontrollikaloja migraatiokokeesta vai ei. Koko koejakson ajalta voitiin tarkastella migraatiokäyttäytymisen ja suola-altistuksen jälkeisten fysiologisten muuttujien välisiä yhteyksiä. Lisäksi voitiin tarkastella yhteyksiä ilman suola-altistusta koejakson loppupuolella.

## 4.5 Tilastolliset analyysit

Näytteenottopäivämäärän, kasvatustaustan ja suolatestin vaikutusta sekä näiden yhdysvaikutuksia fysiologisiin vastemuuttujiin tutkittiin käyttämällä monimuuttujaista varianssianalyysiä (MANOVA). Vastemuuttujina käytettiin lihaksen vesipitoisuutta, plasman ionipitoisuuksia, kidusten ionipumppujen määrää ja  $\text{Na}^+, \text{K}^+$ -ATPaasin aktiivisuutta. MANOVA edellyttää mallin residuaalien normaalijakaumaa, joten vastemuuttujien jakaumien normalisoimiseksi ionipumpuille ja  $\text{Na}^+, \text{K}^+$ -ATPaasille jouduttiin tekemään muunnos käyttäen luonnollista logaritmia. Lihaksen vesipitoisuus on ilmoitettu prosenttilukuina, joille on käytetty aiemmin arkussini-neliöjuurimuunnosta jakauman normalisoimiseksi, mutta sitä ei nykyisin enää suositella (Jaeger 2008), joten käytimme muuntamattomia prosenttilukuja. Mallin yksinkertaistamiseksi lopulliseen malliin sisällytettiin vain tilastollisesti merkitseviä ( $p \leq 0,05$ ) vaikutuksia ja yhdysvaikutuksia. Merkitsevyytestauksessa käytettiin Pillai's Trace -monimuuttujatestiä, sillä sitä pidetään monimuuttujatesteistä vakaimpana ja se soveltuu parhaiten tilanteisiin, joissa varianssien yhtäsuuruusoletus ei välttämättä ole voimassa (Olson 1974). Lisäksi vertailun vuoksi käytettiin myös Wilks' Lambda (Wilks'  $\Delta$ ) -monimuuttujatestistä, joka on herkempi poikkeamille varianssien yhtäsuuruusoletuksesta, mutta se on yleisimmin käytetty monimuuttujatesti (Todorov & Filzmoser 2010). Poikasen pituutta ei käytetty kovariaattina, koska sillä oli yhdysvaikutuksia muiden selittäjien kanssa. Kasvatustaustojen välisiä eroja kalojen pituudessa tarkasteltiin erillisellä varianssianalyysillä (ANOVA). Suoraa kalojen koon vaikutusta fysiologiaan ei aineiston rakenteesta johtuen analysoitu, sillä koon saaminen erilleen muista korreloituneista taustavaikutuksista olisi ollut käytännössä mahdotonta. Parittaisiin vertailuihin käytettiin Bonferroni-tyypin post hoc -testiä. Kesäkuun lopun suolatestiryhmän  $\text{Mg}^{2+}$ -pitoisuudet jätettiin pois analyyseistä, koska arvot olivat virheellisen suuria tuntemattomasta syystä johtuen (Jorma Piironen henk. koht. tied.). Suolatesti- ja kontrolliryhmien välisiä eroja tarkasteltiin lisäksi 2-suuntaisella t-testillä.

Migraatioparametrien analysoimiseen käytettiin Anssi Vainikan kehittämää AV Bio-Statistics -ohjelmiston versiota 5.2. Vaellusparametrien analysointia ei aloitettu aivan migraatiokokeen alusta, vaan vasta, kun kalat varmasti olivat toipuneet koealtaisiin siirron aiheuttamasta stressistä ja ns. alkuaktiivisuudesta. Näin vältettiin tilanne, jossa kalojen

stressistä johtuva liikehdintä olisi tulkittu smolttimigraatioksi. Migraation analysointi aloitettiin 6.5. kello 0.00. Smolttimigraation alkupisteeksi valittiin ajankohta, jolloin lohi ui altaassa vähintään kaksi kierrosta tunnissa 72 tunnin keskiarvona. Muita laskettuja parametreja olivat maksimaalisen vaellusaktiivisuuden (kierrosta tunnissa 72 tunnin liukuvana keskiarvona) alkamisajankohta, vaellusaktiivisuuden maksimaalisen kasvun (72 tunnin jaksolle sijoitetun lineaarisen regression kulmakertoimen maksimi) alkamisajankohta sekä maksimaalinen vaellusaktiivisuus (maksimaalinen tuntikeskiarvo 72 tunnin aikana). Kasvatustaustan vaikutusta kyseisiin parametreihin tutkittiin käyttämällä MANOVA:a. Kalojen koon vaikutusta ei tässäkään kohtaa sisällytetty MANOVA:an. MANOVA:an sisällytettiin vain ne altaat, joissa vaellusaktiivisuutta oli seurattu vähintään 30.6. asti (yhteensä 4 allasta), jotta analyysiin voitiin sisällyttää koko smolttivaellus. MANOVA:ssa smolttimigraatioksi tulkittiin kalojen kokonaisaktiivisuus uintisuuntaa erottelematta. Tästä syystä lisäksi tehtiin erillinen ANOVA, jolla analysoitiin sitä, milloin kalojen uintisuunta muuttuu kasvatustaustoittain. Uintisuunnan muutoksen raja-arvona käytettiin sitä, että kala ui 200 % enemmän ala- kuin ylävirtaan 72 tunnin keskiarvona. Tähän ANOVA:an sisällytettiin kaikki altaat, koska tutkittiin vain smolttivaelluksen alkuosaa. Merkitsevyydestänsä ja parittaisiin vertailuihin käytettiin samoja testejä kuin edellä. Lisäksi kalan koon ja smolttivaelluksen alun sekä kalan koon ja maksimaalisen vaellusaktiivisuuden välisiä yhteyksiä tarkasteltiin lineaarisella regressioanalyysillä. Kalan koon ja maksimaalisen vaellusaktiivisuuden väliseen regressioanalyysiin sisällytettiin vain altaat, joissa koetta oli jatkettu vähintään 30.6. asti, koska kalat eivät ehtineet saavuttaa maksimaalista vaellusaktiivisuuttaan aiemmin lopetetuissa altaissa.

Migraation ja fysiologisten muuttujien välisiä yhteyksiä tarkasteltiin lineaarisella regressioanalyysillä. Selitettävänä muuttujina käytettiin smolttimigraation alkamisajankohtaa ja maksimaalista vaellusaktiivisuutta. Selittävinä muuttujina käytettiin  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ -ATPasin aktiivisuutta, ionipumppujen määrää ja plasman ionipitoisuuksia. Analyysit tehtiin jokaiselle altaalle erikseen johtuen altaiden eri lopetusajankohdista ja erilaisista käsittelyistä fysiologisissa analyyseissa. Lisäksi fysiologisten muuttujien ryhmittymistä toisiinsa nähden eri altaissa tarkasteltiin pääkomponenttianalyysillä (PCA).

Yhteensä oli 50 kalaa, jotka eivät ollenkaan saavuttaneet smolttimigraation alkamisen kynnyksarvoa, joten kyseiset kalat jätettiin pois smolttimigraation alkua koskevista analyyseistä. Eri smolttiluokkien kaloja ei eroteltu tilastoanalyyseissä, sillä kaloista suurimman osan luokka oli 4 ja noin 30 kalaa kuului luokkaan 3. Hopeoitumisen aste ei välttämättä korreloi



vaelluskäyttäytymisen kanssa: aiemmin on havaittu, että luokkien 3 ja 4 välillä ei välttämättä ole eroa vaelluskäyttäytymisessä (Pekka Hyvärinen henk. koht. tied.). Kaikki tilastollisten mallien sovitukset tehtiin IBM SPSS Statistics -ohjelmiston versiolla 21.

## 5 TULOKSET

### 5.1 Fysiologiset testit

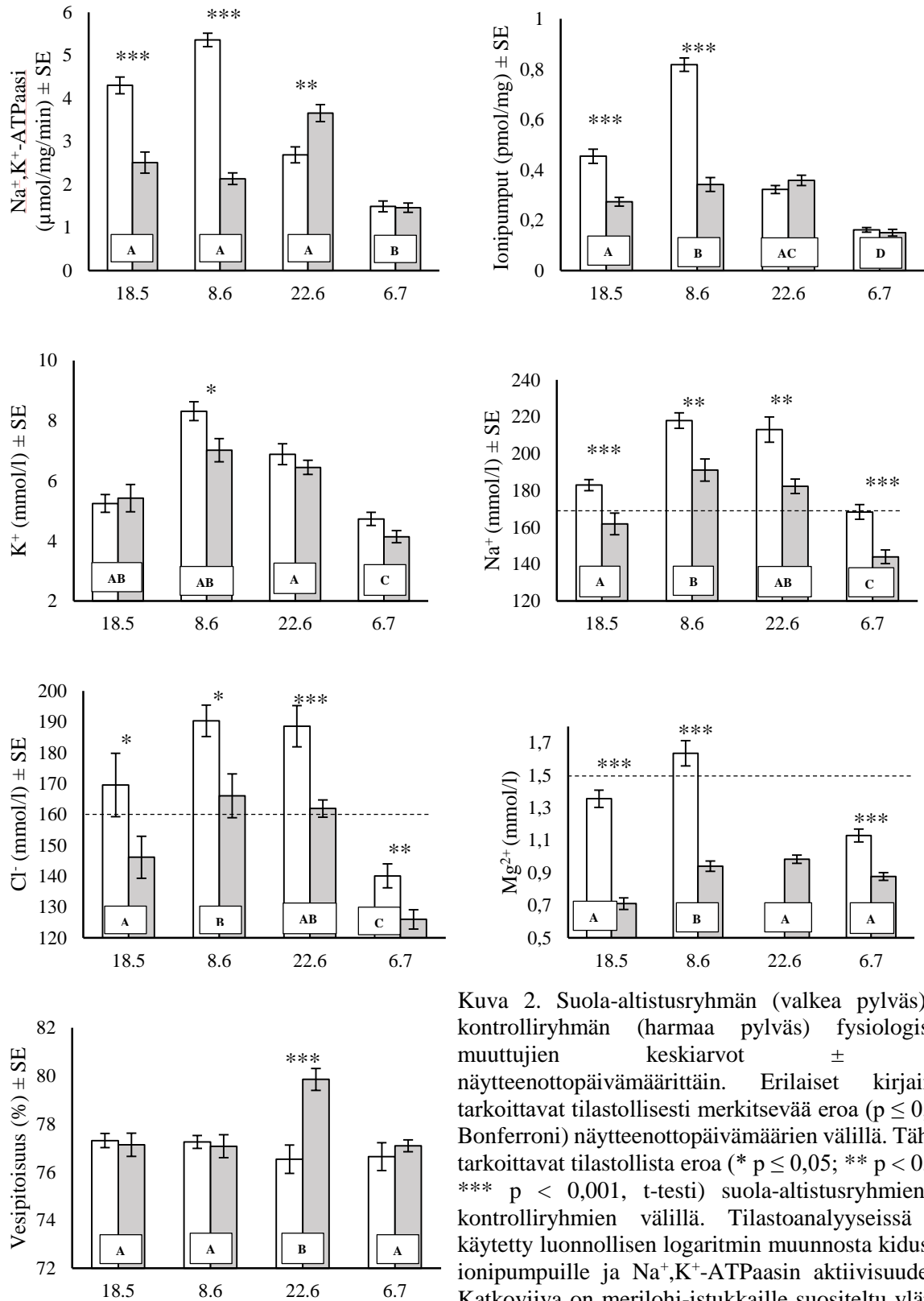
Lopulliseen MANOVA-malliin valikoitui selittäviksi muuttujiksi suolatesti, näytteenottopäivämäärä, kasvatustaustan ja näytteenottopäivämäärän yhdysvaikutus, suolatestin ja näytteenottopäivämäärän yhdysvaikutus sekä suolatestin ja kasvatustaustan yhdysvaikutus. Kasvatustaustalla itsessään ei havaittu olevan vaikutusta vastemuuttujiin. Suolatesti vaikutti kaikkiin plasman ionipitoisuuksiin, kidusten ionipumppujen määrään ja  $\text{Na}^+, \text{K}^+$ -ATPaasin aktiivisuuteen (Taulukko 2).  $\text{Na}^+$ -,  $\text{Cl}^-$  ja  $\text{Mg}^{2+}$  -pitoisuudet olivat korkeampia suola-altistusryhmillä kuin kontrolliryhmillä kaikkina ajankohtina.  $\text{K}^+$ -pitoisuudessa eroa oli vain 8.6. (Kuva 2).  $\text{Na}^+, \text{K}^+$ -ATPaasin aktiivisuus oli korkeampi suolatestiryhmällä 18.5. ja 8.6., mutta 22.6. tilanne oli päinvastoin ja 6.7. ei ryhmien välillä ollut eroa. Myös ionipumppujen määrät olivat 18.5. ja 8.6. korkeammat suolatestiryhmässä kuin kontrolliryhmässä, mutta eroa ei ollut 22.6. ja 6.7. (Kuva 2).

Näytteenottopäivämäärän vaikutus kaikkiin vastemuuttujiin oli tilastollisesti erittäin merkitsevä (Taulukko 2). Ionipitoisuuksissa 6.7. erosi merkitsevästi muista kaikilla muilla ioneilla paitsi  $\text{Mg}^{2+}$ -pitoisuudella, jolla 8.6. erosi muista (Kuva 2). Lihaksen vesipitoisuudessa 22.6. erosi merkitsevästi muista näytteenottopäivistä (Kuva 2).  $\text{Na}^+, \text{K}^+$ -ATPaasin aktiivisuus oli merkitsevästi alhaisempi 6.7. kuin muina näytteenottopäivinä (Kuva 2). Ionipumppujen määrä oli muita päivämääriä merkitsevästi korkeampi 8.6. ja merkitsevästi alhaisempi 6.7. (Kuva 2).

Kasvatustaustan ja näytteenottopäivämäärän yhdysvaikutus oli tilastollisesti merkitsevä lihaksen vesipitoisuuteen ja plasman  $\text{Mg}^{2+}$ -pitoisuuteen (Taulukko 2). Suolatestin ja näytteenottopäivämäärän yhdysvaikutus oli tilastollisesti merkitsevä plasman  $\text{Mg}^{2+}$ -pitoisuuteen, kidusten ionipumppuihin ja  $\text{Na}^+, \text{K}^+$ -ATPaasin aktiivisuuteen (Taulukko 2).

Lisäksi suolatestillä ja kasvatustaustalla oli merkitsevä yhdysvaikutus plasman  $Mg^{2+}$ -pitoisuuteen (Taulukko 2).

Kalojen pituuksien keskiarvot vaihtelivat välillä 197—226 mm kasvatustaustasta riippuen. Hanka-Taimen Oy:n kasvattamat lohet olivat muita sopimusviljeltyjä pidempiä ja Paltamon standardi- ja virikekalat olivat Petsamon Kala Oy:n ja Keskijärven Kalanviljelylaitoksen kasvattamia pidempiä. Lisäksi virikekasvatetut olivat kaikkia muita paitsi standardikasvatettuja pidempiä (Kuva 3).



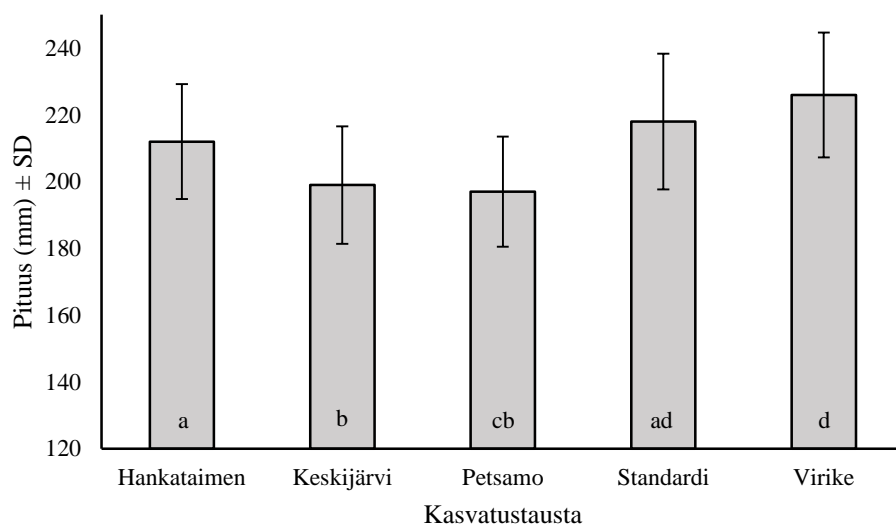
Kuva 2. Suola-altistusryhmän (valkea pylväs) ja kontrolliryhmän (harmaa pylväs) fysiologisten muuttujien keskiarvot ± SE näytteenottopäivämäärittäin. Erilaiset kirjaimet tarkoittavat tilastollisesti merkitsevää eroa ( $p \leq 0,05$ , Bonferroni) näytteenottopäivämäärien välillä. Tähdet tarkoittavat tilastollista eroa (\*  $p \leq 0,05$ ; \*\*  $p < 0,01$ ; \*\*\*  $p < 0,001$ , t-testi) suola-altistusryhmien ja kontrolliryhmien välillä. Tilastoanalyysissä on käytetty luonnollisen logaritmin muunnosta kidusten ionipumpuille ja Na<sup>+</sup>,K<sup>+</sup>-ATPaasin aktiivisuudelle. Katkoviiva on merilohi-istukkaille suositeltu yläraja suola-altistuksen jälkeen (kts. Taulukko 6).

Taulukko 2. MANOVA:n tulokset suolatestin ja näytteenottopäivämäärän vaikutuksista, kasvatustaustan ja näytteenottopäivämäärän yhdysvaikutuksesta, suolatestin ja näytteenottopäivämäärän yhdysvaikutuksesta sekä suolatestin ja kasvatustaustan yhdysvaikutuksesta fysiologisiin muuttujiin. Kidusten ionipumpuille ja Na<sup>+</sup>,K<sup>+</sup>-ATPaasin aktiivisuudelle on tehty luonnollisen logaritmin muunnos (Ln) jakauman normalisoimiseksi.

Selittäjä	Vastemuuttuja	df	Virhe-df	F	p	η <sup>2</sup>
Vakio	Vesipitoisuus	1	90	118336.85	< 0.001	0.999
	K <sup>+</sup>	1	90	1784.76	< 0.001	0.952
	Mg <sup>2+</sup>	1	90	3197.71	< 0.001	0.973
	Na <sup>+</sup>	1	90	4256.95	< 0.001	0.979
	Cl <sup>-</sup>	1	90	4134.27	< 0.001	0.979
	Ionipumput, Ln	1	90	765.92	< 0.001	0.895
	Na <sup>+</sup> ,K <sup>+</sup> -ATPaasi, Ln	1	90	292.06	< 0.001	0.764
Päivämäärä	Vesipitoisuus	3	90	16.59	< 0.001	0.356
	K <sup>+</sup>	3	90	39.79	< 0.001	0.570
	Mg <sup>2+</sup>	3	90	22.36	< 0.001	0.427
	Na <sup>+</sup>	3	90	24.73	< 0.001	0.452
	Cl <sup>-</sup>	3	90	25.18	< 0.001	0.456
	Ionipumput, Ln	3	90	48.30	< 0.001	0.617
	Na <sup>+</sup> ,K <sup>+</sup> -ATPaasi, Ln	3	90	35.31	< 0.001	0.541
Suolatesti	Vesipitoisuus	1	90	0.75	0.388	0.008
	K <sup>+</sup>	1	90	5.42	0.022	0.057
	Mg <sup>2+</sup>	1	90	133.46	< 0.001	0.597
	Na <sup>+</sup>	1	90	15.18	< 0.001	0.144
	Cl <sup>-</sup>	1	90	14.11	< 0.001	0.136
	Ionipumput, Ln	1	90	18.27	< 0.001	0.169
	Na <sup>+</sup> ,K <sup>+</sup> -ATPaasi, Ln	1	90	33.43	< 0.001	0.271
Päivämäärä * Suolatesti	Vesipitoisuus	2	90	0.04	0.965	0.001
	K <sup>+</sup>	2	90	0.55	0.579	0.012
	Mg <sup>2+</sup>	2	90	14.33	< 0.001	0.242
	Na <sup>+</sup>	2	90	0.02	0.983	0.000
	Cl <sup>-</sup>	2	90	0.09	0.910	0.002
	Ionipumput, Ln	2	90	7.78	0.001	0.147
	Na <sup>+</sup> ,K <sup>+</sup> -ATPaasi, Ln	2	90	9.05	< 0.001	0.167
Päivämäärä * Kasvatustausta	Vesipitoisuus	12	90	2.43	0.009	0.245
	K <sup>+</sup>	12	90	1.06	0.404	0.124
	Mg <sup>2+</sup>	12	90	2.12	0.023	0.220
	Na <sup>+</sup>	12	90	0.92	0.528	0.110
	Cl <sup>-</sup>	12	90	1.03	0.428	0.121
	Ionipumput, Ln	12	90	1.85	0.052	0.198
	Na <sup>+</sup> ,K <sup>+</sup> -ATPaasi, Ln	12	90	1.15	0.335	0.133
Suolatesti * Kasvatustausta	Vesipitoisuus	4	90	0.16	0.959	0.007
	K <sup>+</sup>	4	90	1.33	0.266	0.056
	Mg <sup>2+</sup>	4	90	3.00	0.023	0.118
	Na <sup>+</sup>	4	90	0.40	0.808	0.018
	Cl <sup>-</sup>	4	90	1.00	0.412	0.043
	Ionipumput, Ln	4	90	1.23	0.302	0.052
	Na <sup>+</sup> ,K <sup>+</sup> -ATPaasi, Ln	4	90	0.76	0.556	0.033

Taulukko 2. Jatkoa

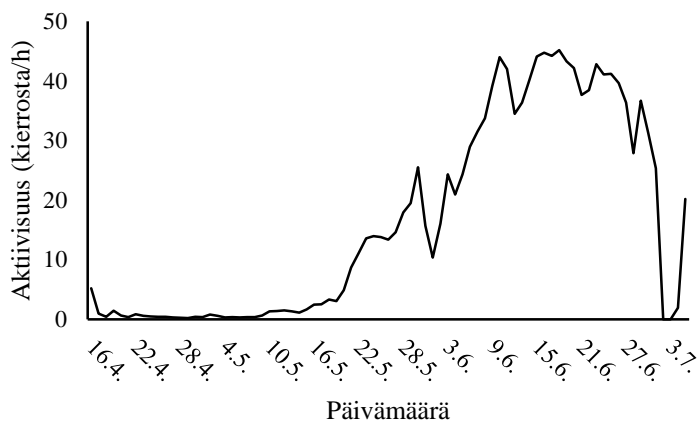
Selittäjä	Vastemuuttuja	df	Virhe-df	F	p	$\eta^2$
Kasvatustausta	Vesipitoisuus	4	90	0.38	0.825	0.016
	K <sup>+</sup>	4	90	0.70	0.594	0.030
	Mg <sup>2+</sup>	4	90	0.95	0.439	0.041
	Na <sup>+</sup>	4	90	0.56	0.694	0.024
	Cl <sup>-</sup>	4	90	0.56	0.694	0.024
	Ionipumput, Ln	4	90	0.21	0.934	0.009
	Na <sup>+</sup> ,K <sup>+</sup> -ATPaasi, Ln	4	90	1.25	0.295	0.053



Kuva 3. Kalojen pituuksien keskiarvot  $\pm$  SD kasvatustaustoittain. Tilastollisesti merkitsevät erot ( $p \leq 0,05$ , Bonferroni) on merkitty erilaisella kirjaimella.

## 5.2 Migraatiokokeet

Kaksivuotiaiden poikasten kokonaisaktiivisuus lähti nousuun toukokuun puolivälin jälkeen ja saavutti huippunsa noin kesäkuun puolivälissä, jonka jälkeen aktiivisuus romahti heinäkuun alkuun mennessä (Kuva 4). Smolttimigraation alkamisen kynnyсарvo ylittyi noin 16.5.

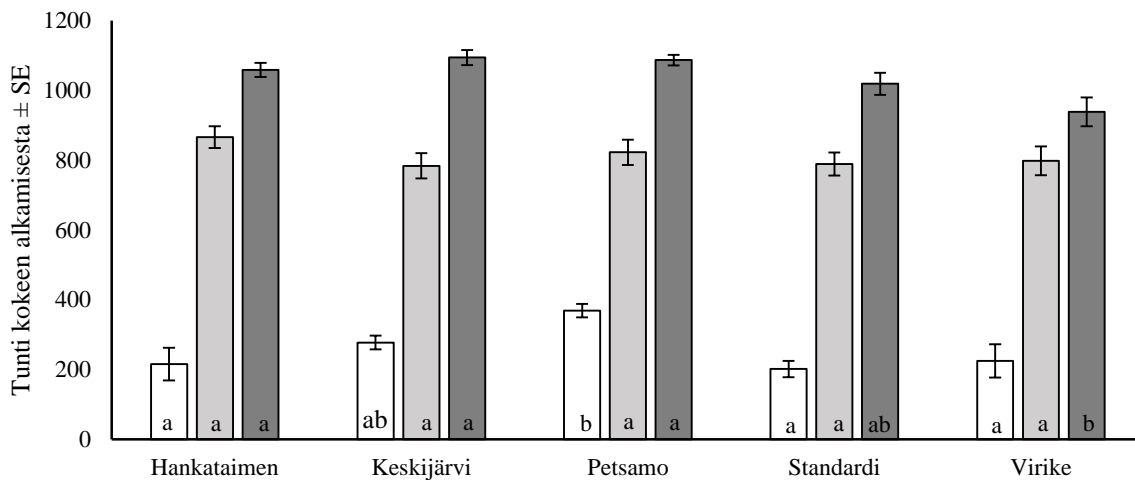


Kuva 4. Poikasten kokonaisaktiivisuus koko migraatiokokeen aikana. Yksi kierros on keskimäärin 28,45 metriä.

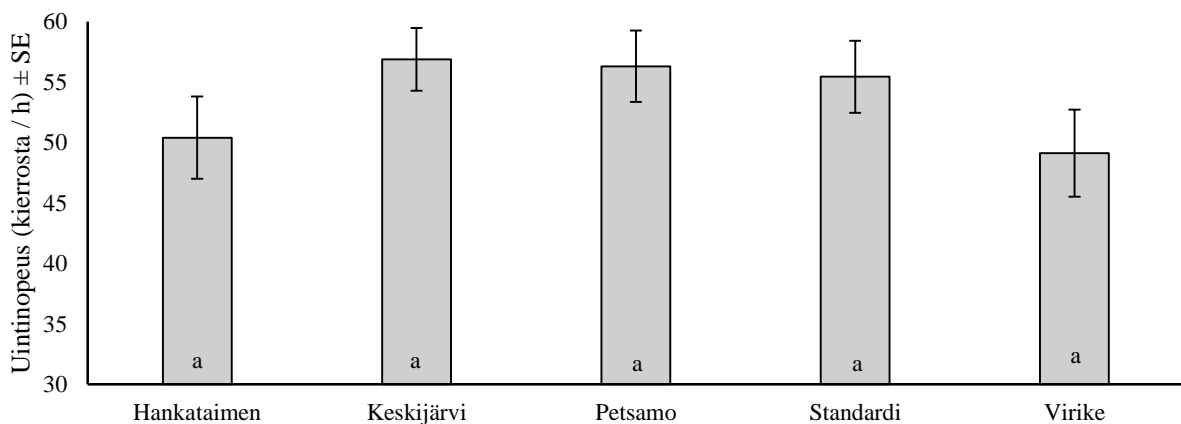
Molempien MANOVA:n merkitsevyytestauksien mukaan kasvatustaustojen välillä oli tilastollisesti erittäin merkitseviä eroja vaellusparametreissa. Kasvatustaustalla oli merkitsevä vaikutus smolttivaelluksen alkuhetkeen ja maksimaalisen vaellusaktiivisuuden alkuhetkeen (Taulukko 3). Petsamon Kala Oy:n kasvattamat lohet aloittivat smolttivaelluksensa kaikkia muita paitsi Keskipjärven Kalanviljelylaitoksen kasvattamia kaloja myöhemmin (Kuva 5). Virikekasvatetut lohet saavuttivat maksimaalisen vaellusaktiivisuuden nopeammin kuin sopimuskasvatetut lohet, mutta tilastollisesti merkitsevää eroa ei ollut verrattuna standardikasvatettuihin kaloihin (Kuva 5). Kasvatustaustalla ei ollut merkitsevää vaikutusta vaellusaktiivisuuden maksimaalisen kasvun alkuun eikä maksimaaliseen vaellusaktiivisuuteen (Taulukko 3, Kuvat 5 & 6).

Taulukko 3. MANOVA:n tulokset kasvatustaustan vaikutuksesta vaellusparametreihin.

Selittäjä	Vastemuuttuja	df	Virhe-df	F	p	$\eta^2$
Vakio	Smolttivaelluksen alku	1	195	286.94	< 0.001	0.595
	Vaellusaktiivisuuden maksimaalisen kasvun alku	1	195	2574.18	< 0.001	0.930
	Maksimaalisen vaellusaktiivisuuden alku	1	195	7138.31	< 0.001	0.973
	Maksimaalinen vaellusaktiivisuus	1	195	1475.90	< 0.001	0.883
Kasvatustausta	Smolttivaelluksen alku	4	195	4.03	0.004	0.076
	Vaellusaktiivisuuden maksimaalisen kasvun alku	4	195	0.88	0.474	0.018
	Maksimaalisen vaellusaktiivisuuden alku	4	195	5.37	< 0.001	0.099
	Maksimaalinen vaellusaktiivisuus	4	195	1.33	0.261	0.027

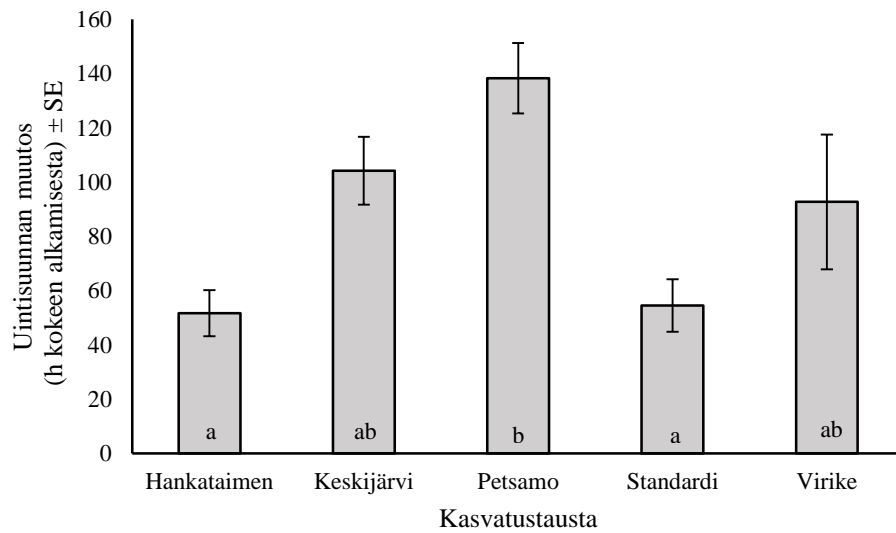


Kuva 5. Smolttivaelluksen alku (valkea pylväs), vaellusaktiivisuuden maksimaalisen kasvun alku (vaaleanharmaa pylväs) ja maksimaalisen vaellusaktiivisuuden alku (tummanharmaa pylväs)  $\pm$  SE tunteina migraatiokokeen aloituksesta (6.5.2011 klo 0.00) kasvatustaustoittain. Tilastollisesti merkitsevät erot ( $p \leq 0,05$ , Bonferroni) on merkitty erilaisella kirjaimella.

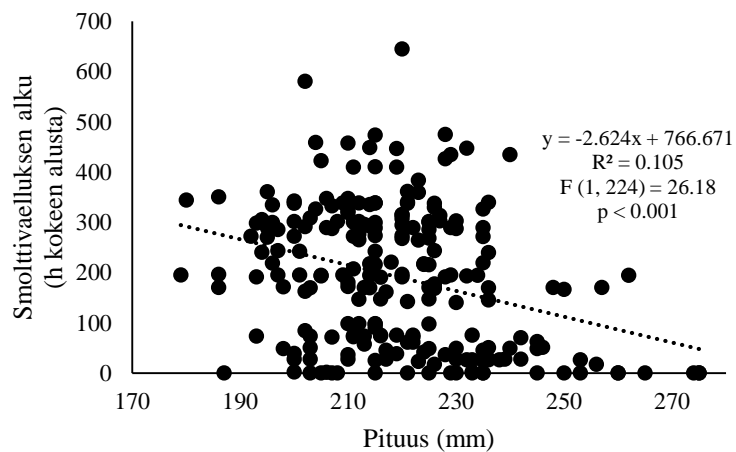


Kuva 6. Maksimaalinen vaellusaktiivisuus (uintinopeus kierrosta tunnissa)  $\pm$  SE kasvatustaustoittain. Tilastollisesti merkitsevät erot ( $p \leq 0,05$ , Bonferroni) on merkitty erilaisella kirjaimella. Yksi kierros on keskimäärin 28,45 metriä.

Uintisuunnan muutos tapahtui Petsamon Kala Oy:n kasvattamilla kaloilla myöhemmin, kuin Hanka-Taimen Oy:n kasvattamilla ja Paltamon standardikasvatetuilla lohilla. Standardi- ja virikekasvatettujen kalojen välillä ei havaittu eroa (Kuva 7). Kalan koon ja smolttivaelluksen alun välillä löytyi heikko negatiivinen yhteys (Kuva 8). Kalan koon ja maksimaalisen vaellusaktiivisuuden välillä ei löytynyt yhteyttä (Kuva 9).

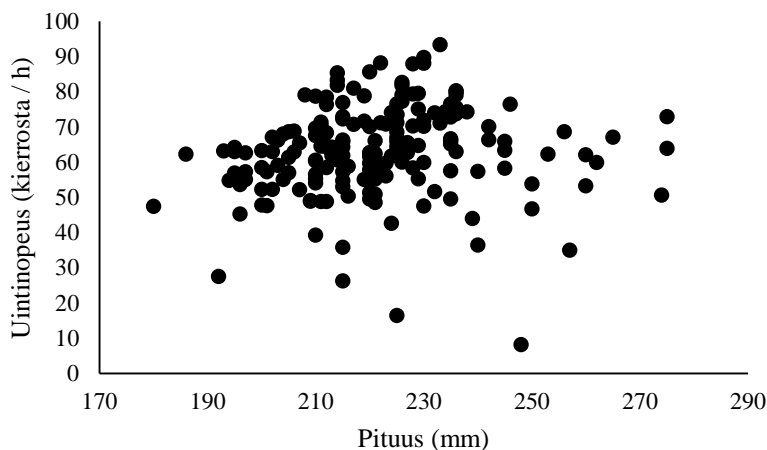


Kuva 7. Uintsuunnan muutoksen keskiarvot  $\pm$  SE tunteina migraatiokokeen aloituksesta (6.5.2011 klo 0.00) kasvatustaustoittain. Tilastollisesti merkitsevät erot ( $p \leq 0,05$ , Bonferroni) on merkitty erilaisella kirjaimella.



Kuva 8. Kalan pituuden ja smolttivaelluksen alun (tuntia kokeen alusta, alku 6.5.2011 klo 0.00) välinen yhteys (lineaarinen regressio).





Kuva 9. Kalan pituuden ja maksimaalisen vaellusaktiivisuuden (uintinopeus kierrosta tunnissa, yksi kierros = 28,45 m) välinen yhteys.

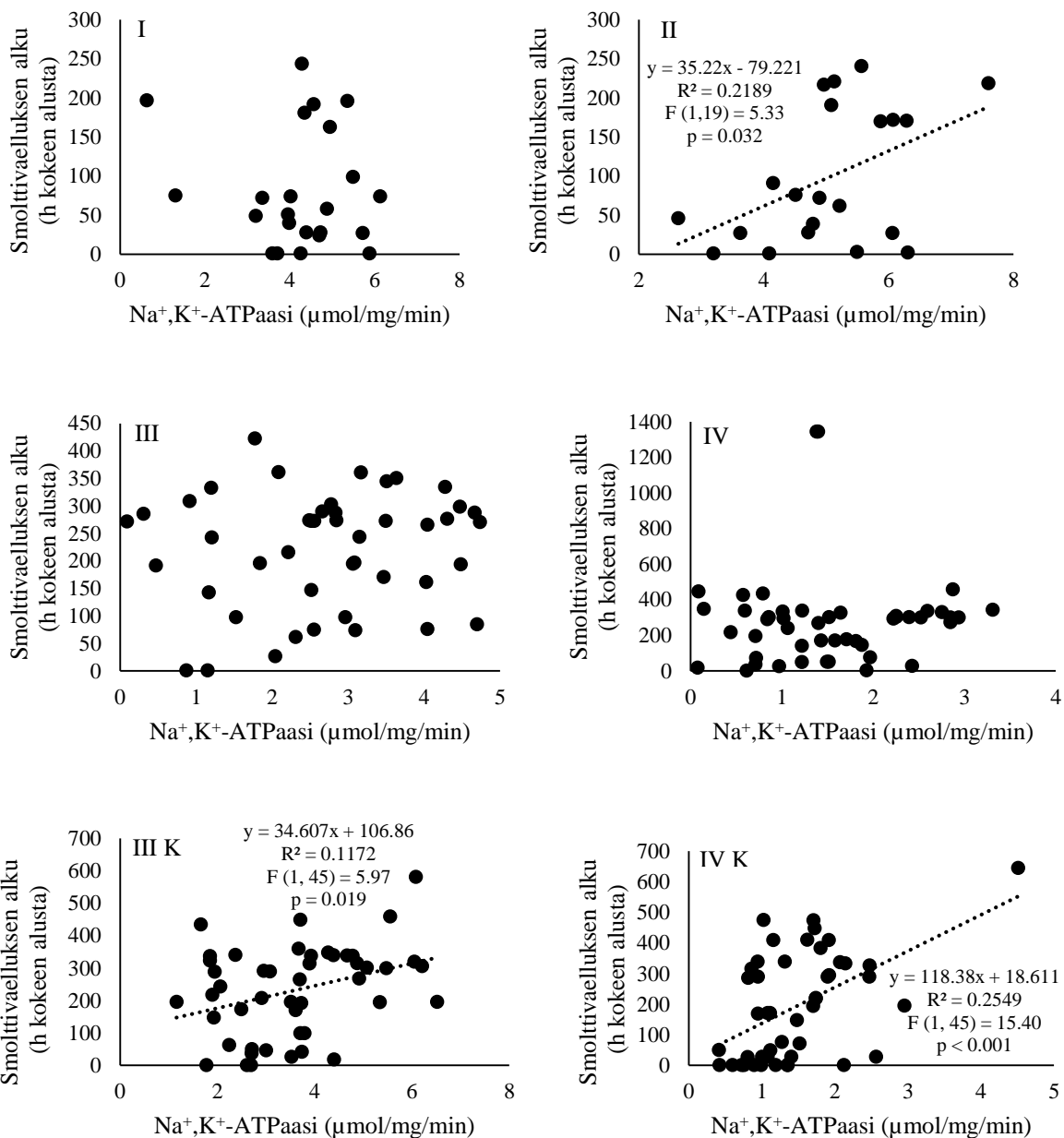
### 5.3 Fysiologian ja migraation väliset yhteydet

Linearisessa regressioanalyysissä löytyi tilastollisesti merkitsevä positiivinen yhteys  $\text{Na}^+, \text{K}^+$ -ATPaasin aktiivisuuden ja smolttimigraation alkamisajankohdan välillä kesäkuun alun suola-altistusryhmässä, kesäkuun lopun kontrolliryhmässä sekä heinäkuun alun kontrolliryhmässä, joista heinäkuussa yhteys oli tilastollisesti erittäin merkitsevä (Kuva 10).  $\text{Na}^+, \text{K}^+$ -ATPaasin aktiivisuuden ja maksimaalisen vaellusaktiivisuuden välillä löytyi tilastollisesti merkitsevä negatiivinen yhteys kesäkuun alun suola-altistusryhmässä ja positiivinen yhteys kesäkuun lopun kontrolliryhmässä. (Kuva 11). Ionipumppujen määrän ja smolttivaelluksen alkamisen välillä löytyi tilastollisesti merkitsevä positiivinen yhteys kesäkuun alun ja lopun suola-altistusryhmissä sekä kesäkuun lopun ja heinäkuun kontrolliryhmissä (Kuva 12). Ionipumppujen määrän ja maksimaalisen vaellusaktiivisuuden välillä löytyi tilastollisesti merkitsevä negatiivinen yhteys kesäkuun alun suola-altistusryhmässä ja positiivinen yhteys kesäkuun lopun kontrolliryhmässä (Kuva 13).

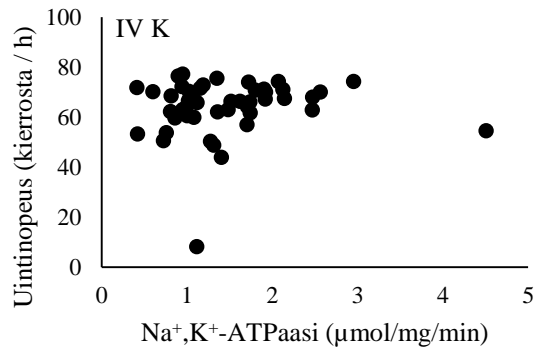
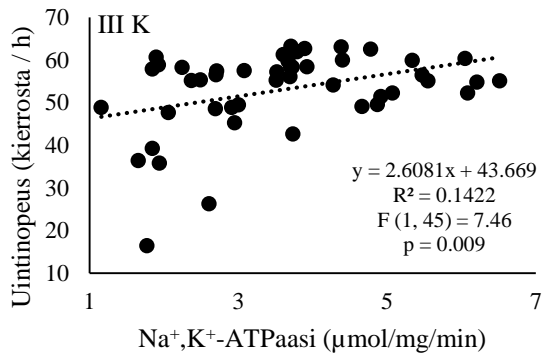
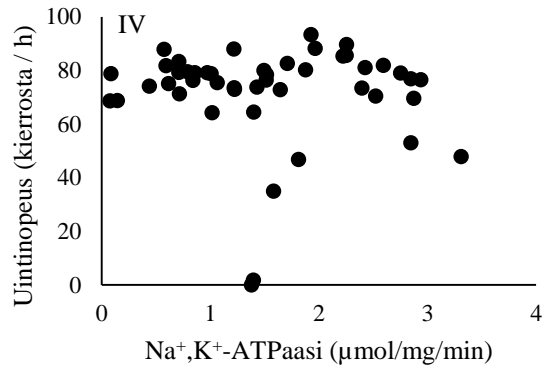
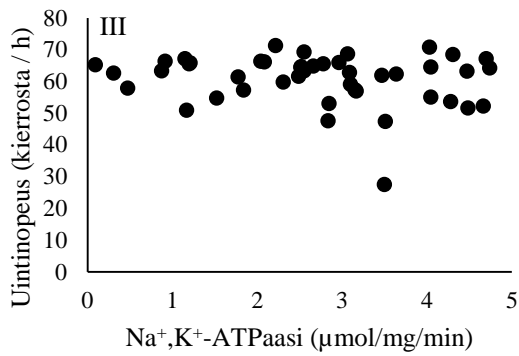
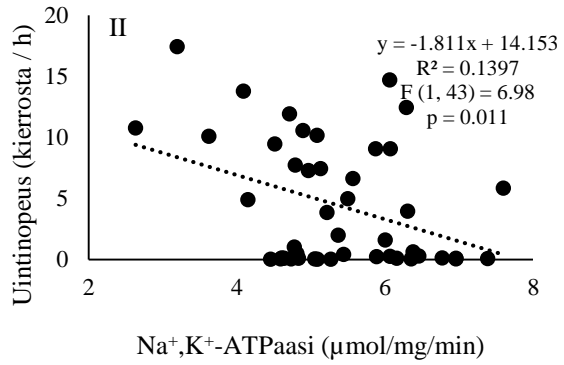
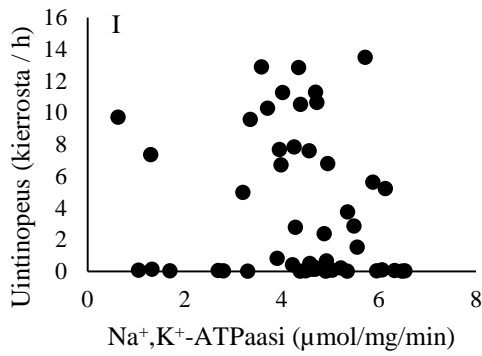
Plasman ionien ja vaellusparametrien väliltä löytyi vain hyvin vähäisiä yhteyksiä. Ainoa plasman ionien ja smolttivaelluksen alkamisajankohdan välinen tilastollisesti merkitsevä yhteys oli  $\text{Na}^+$ -pitoisuuden ja smolttivaelluksen alkamisajankohdan välinen negatiivinen yhteys kesäkuun alun suola-altistusryhmässä (Kuvat 14–17). Ainoa tilastollisesti merkitsevä yhteys plasman ionien ja maksimaalisen vaellusaktiivisuuden välillä oli  $\text{Na}^+$ -pitoisuuden ja

maksimaalisen vaellusaktiivisuuden välinen positiivinen yhteys toukokuun suolaltistusryhmässä (Kuvat 18–21).

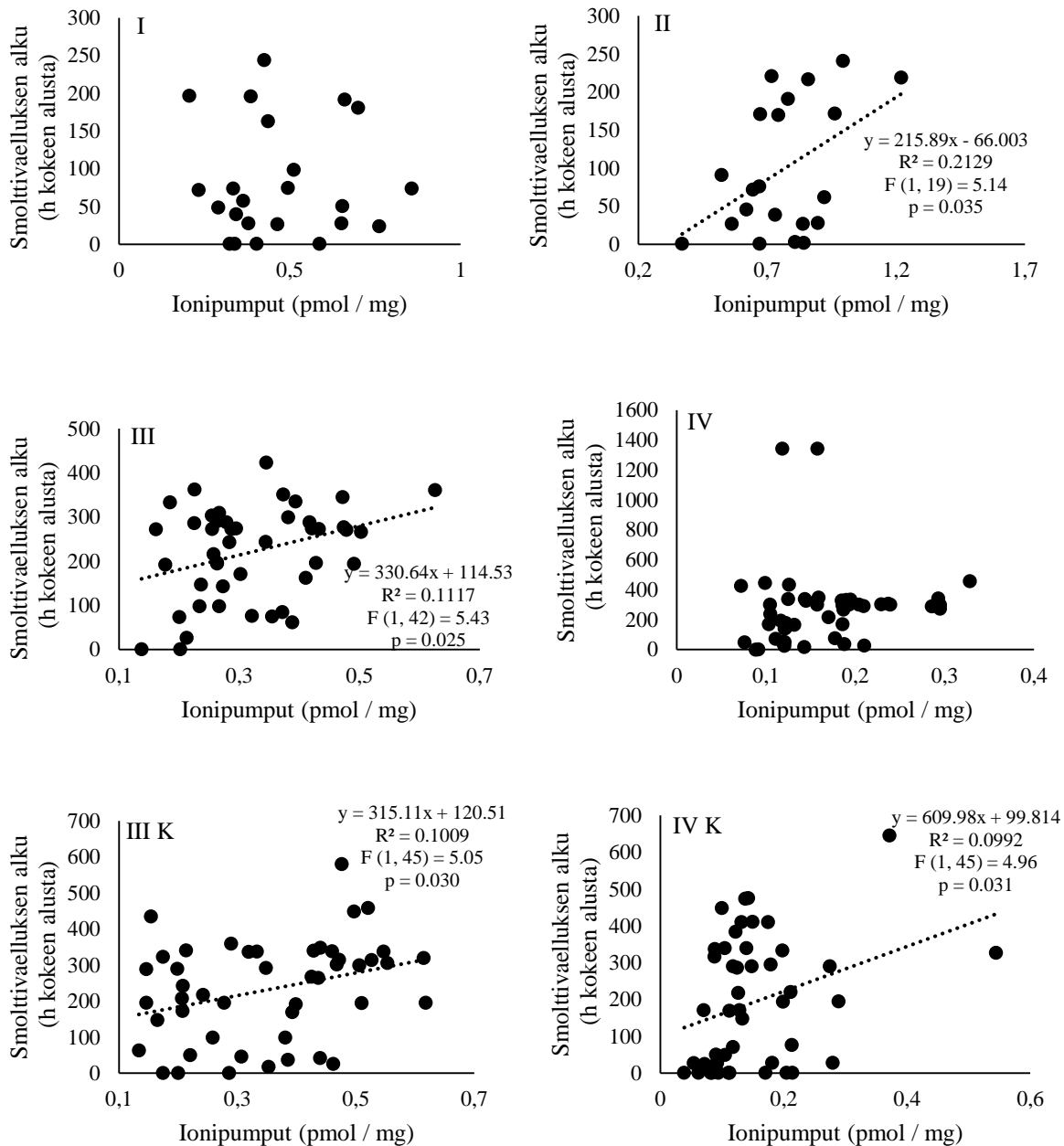
Pääkomponenttianalysissä muodostui kaksi melko selvää pääkomponenttia, joista toinen liittyy plasman ionipitoisuuksiin ja toinen kidusten ionipumppujen toimintaan (Taulukko 4). Ionipitoisuuksiin liittyvä komponentti selitti toukokuun lopussa 69 %, kesäkuun alussa 50 %, kesäkuun lopussa 55–65 % ja heinäkuun alussa 50–51 % aineistossa esiintyvistä vaihtelusta (Taulukko 5). Kidusten ionipumppujen toimintaan liittyvä komponentti puolestaan selitti toukokuun lopussa 24 %, kesäkuun alussa 31 %, kesäkuun lopussa 23–33 % ja heinäkuun alussa 28–30 % aineistossa esiintyvistä vaihtelusta (Taulukko 5). Nämä kaksi komponenttia yhdessä selittivät aineiston vaihtelusta toukokuun lopussa 93 %, kesäkuun alussa 81 %, kesäkuun lopussa 88 % ja heinäkuun alussa 78–81 % (Taulukko 5).



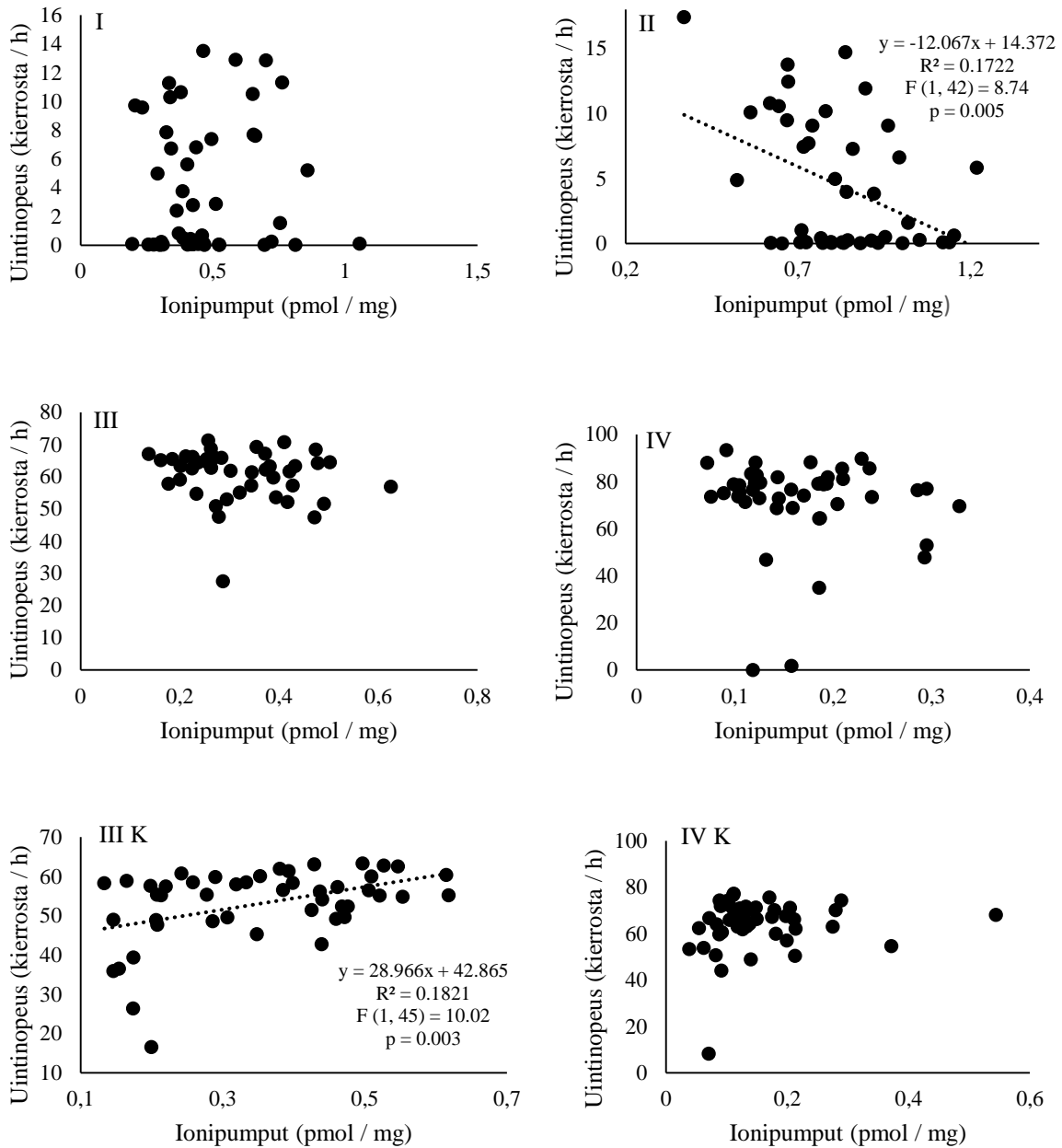
Kuva 10. Suola-altistuksen jälkeisen Na<sup>+</sup>,K<sup>+</sup>-ATPaasin aktiivisuuden ja smoltivaelluksen alkamisajankohdan (tuntia kokeen alkamisesta, alku 6.5.2011 klo 0.00) väliset yhteydet toukokuun lopussa (I), kesäkuun alussa (II), kesäkuun lopussa (III) ja heinäkuun alussa (IV). Lisäksi yhteydet kontrollikäsitellyn jälkeen kesäkuun lopussa (III K) ja heinäkuun alussa (IV K). Tilastollisesti merkitsevät yhteydet ( $p \leq 0,05$ , lineaarinen regressio) merkitty kuvaan.



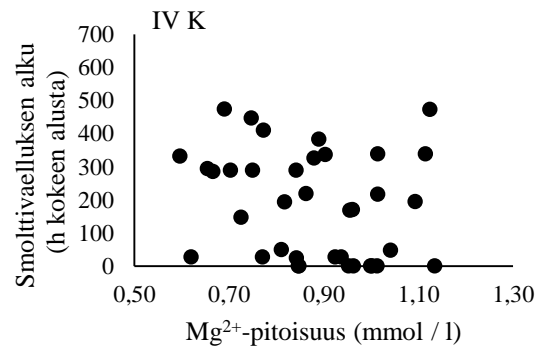
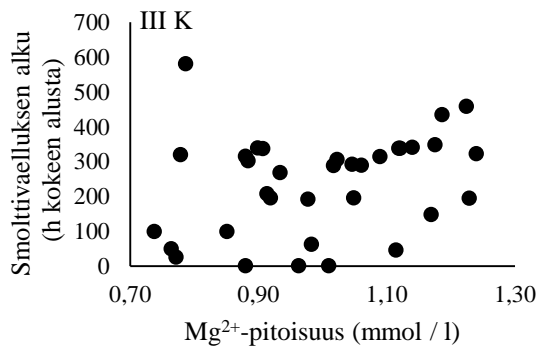
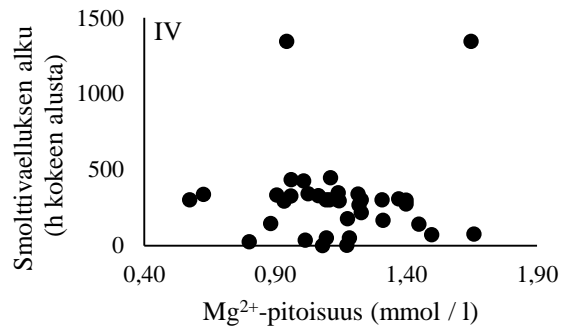
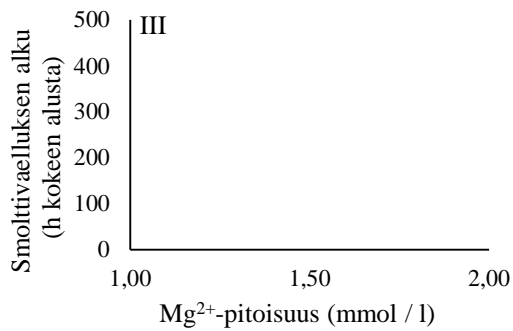
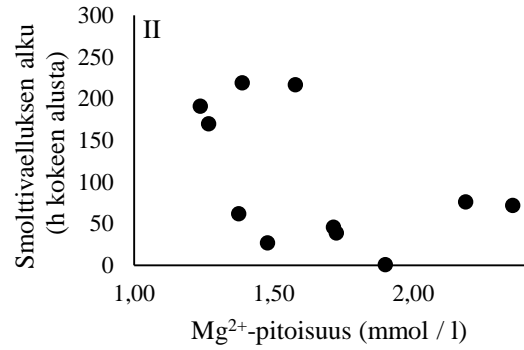
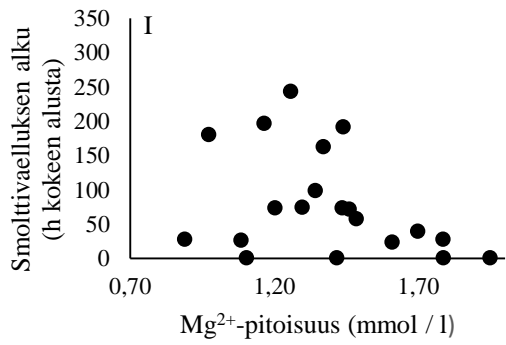
Kuva 11. Suola-altistuksen jälkeisen  $\text{Na}^+, \text{K}^+$ -ATPaasin aktiivisuuden ja maksimaalisen vaellusaktiivisuuden (uintinopeus kierrosta tunnissa) väliset yhteydet toukokuun lopussa (I), kesäkuun alussa (II), kesäkuun lopussa (III) ja heinäkuun alussa (IV). Lisäksi yhteydet kontrollikäsitellyn jälkeen kesäkuun lopussa (III K) ja heinäkuun alussa (IV K). Tilastollisesti merkitsevät yhteydet ( $p \leq 0,05$ , lineaarinen regressio) merkitty kuvaan. Yksi kierros on keskimäärin 28,45 metriä.



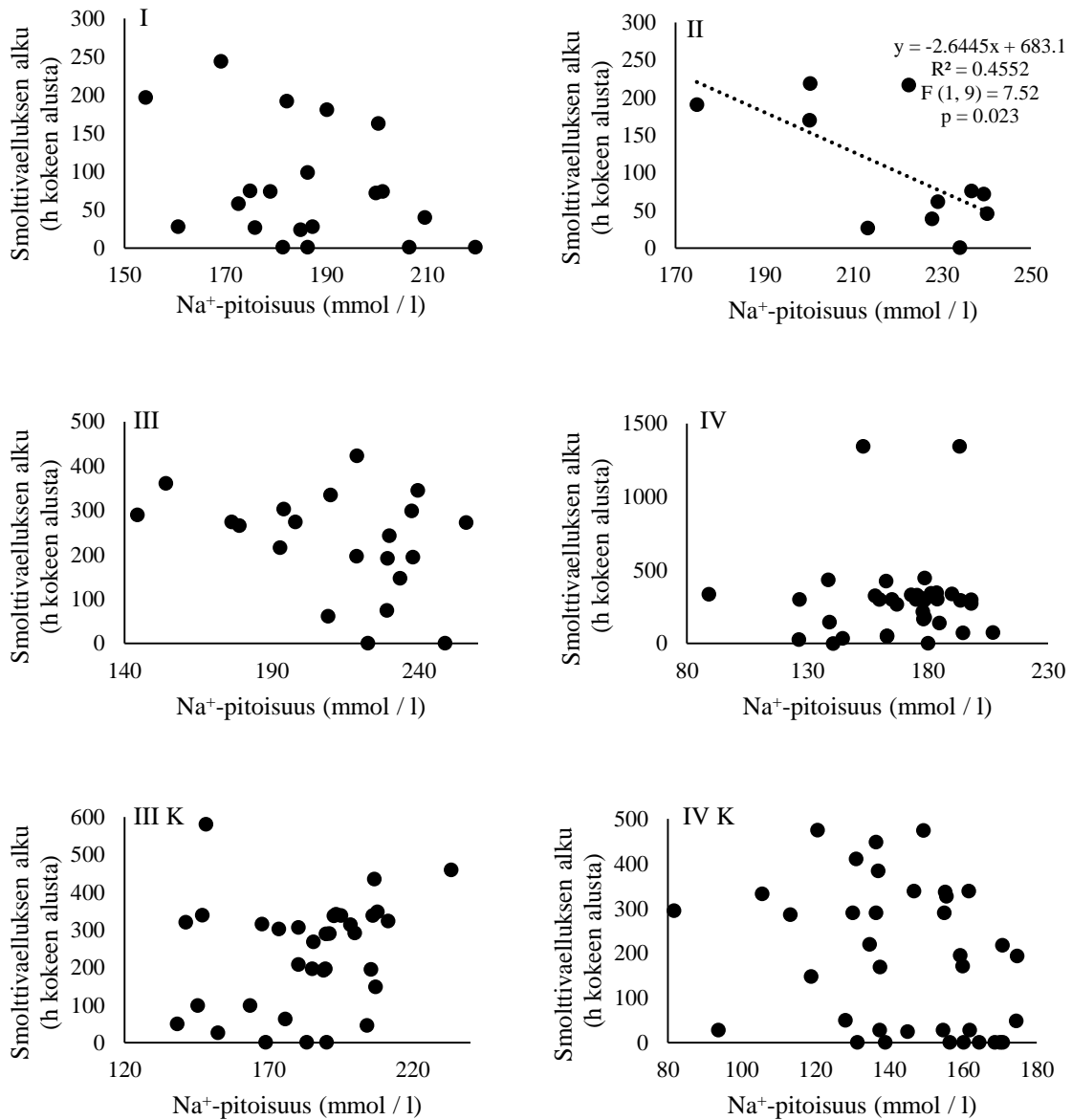
Kuva 12. Suola-altistuksen jälkeisen ionipumppujen määrän ja smolttivaelluksen alkamisajankohdan (tuntia kokeen alkamisesta, alku 6.5.2011 klo 0.00) väliset yhteydet toukokuun lopussa (I), kesäkuun alussa (II), kesäkuun lopussa (III) ja heinäkuun alussa (IV). Lisäksi yhteydet kontrollikäsitteilyn jälkeen kesäkuun lopussa (III K) ja heinäkuun alussa (IV K). Tilastollisesti merkitsevät yhteydet ( $p \leq 0,05$ , lineaarinen regressio) merkitty kuvaan.



Kuva 13. Suola-altistuksen jälkeisen ionipumppujen määrän ja maksimaalisen vaellusaktiivisuuden (kierrosta tunnissa) väliset yhteydet toukokuun lopussa (I), kesäkuun alussa (II), kesäkuun lopussa (III) ja heinäkuun alussa (IV). Lisäksi yhteydet kontrollikäsitteilyn jälkeen kesäkuun lopussa (III K) ja heinäkuun alussa (IV K). Tilastollisesti merkitsevät yhteydet ( $p \leq 0,05$ , lineaarinen regressio) merkitty kuvaan. Yksi kierros on keskimäärin 28,45 metriä.

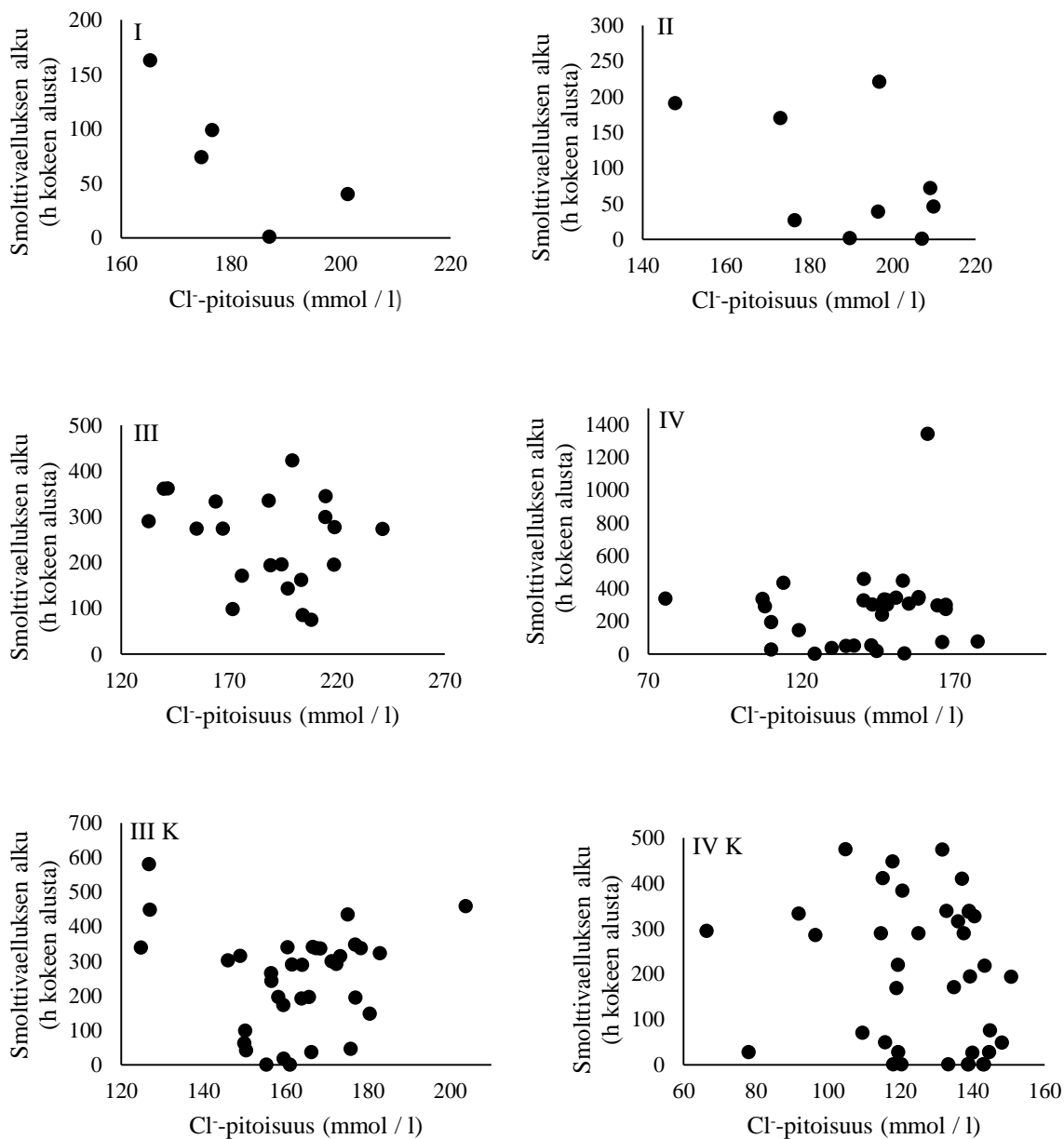


Kuva 14. Suola-altistuksen jälkeisen plasman  $Mg^{2+}$ -pitoisuuden ja smoltivaelluksen alkamisajankohdan (tuntia kokeen alkamisesta, alku 6.5.2011 klo 0.00) väliset yhteydet toukokuun lopussa (I), kesäkuun alussa (II) ja heinäkuun alussa (IV). Kesäkuun lopun (III) yhteys puuttuu. Lisäksi yhteydet kontrollikäsittelyn jälkeen kesäkuun lopussa (III K) ja heinäkuun alussa (IV K).

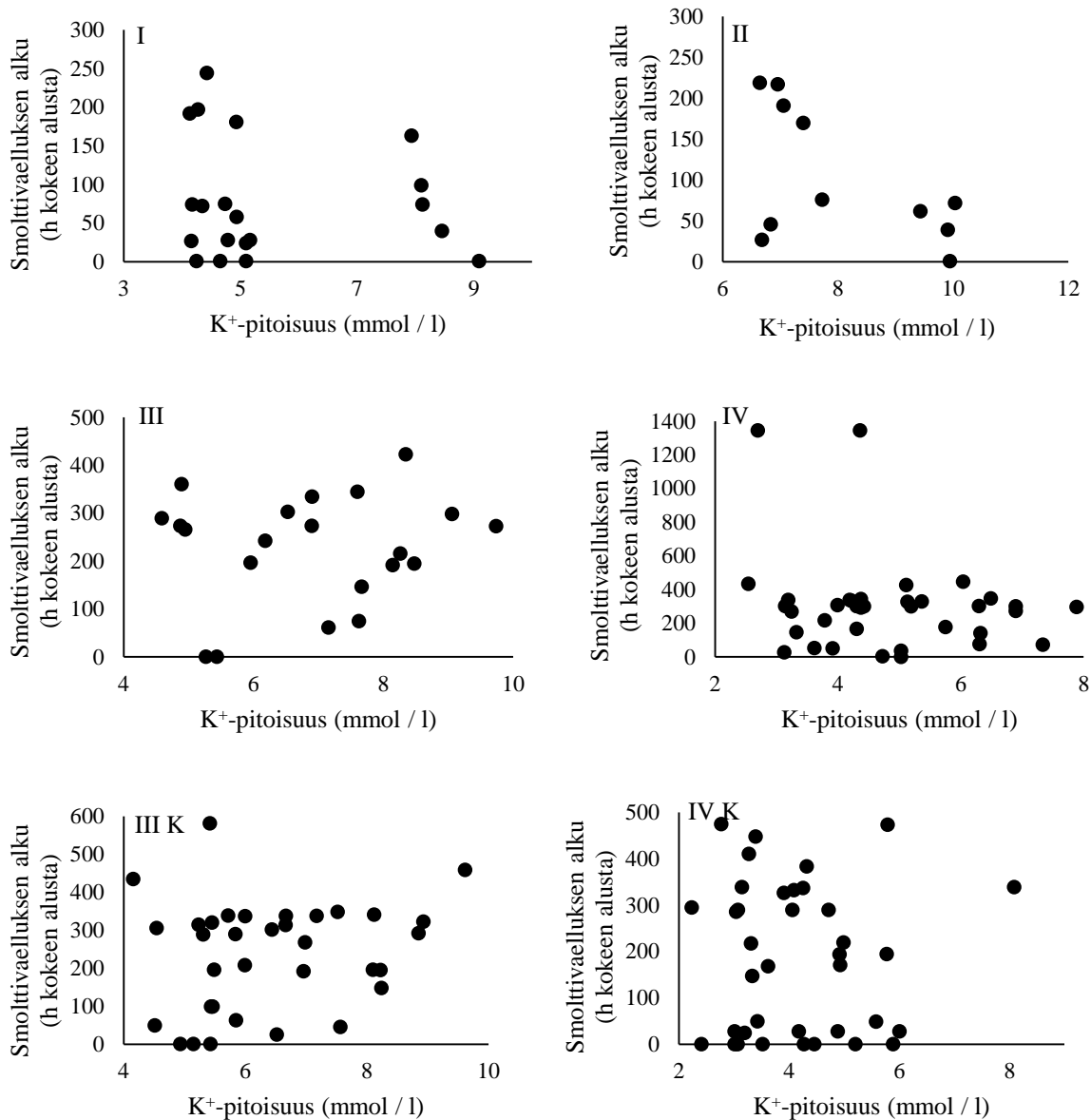


Kuva 15. Suola-altistuksen jälkeisen plasman Na<sup>+</sup>-pitoisuuden ja smolttivaelluksen alkamisajankohdan (tuntia kokeen alkamisesta, alku 6.5.2011 klo 0.00) väliset yhteydet toukokuun lopussa (I), kesäkuun alussa (II), kesäkuun lopussa (III) ja heinäkuun alussa (IV). Lisäksi yhteydet kontrollikäsittelyn jälkeen kesäkuun lopussa (III K) ja heinäkuun alussa (IV K). Tilastollisesti merkitsevät yhteydet ( $p \leq 0,05$ , lineaarinen regressio) merkitty kuvaan.

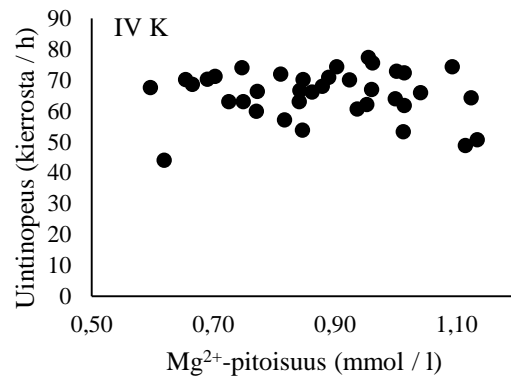
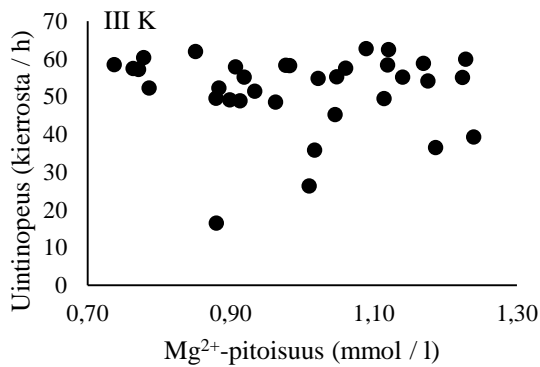
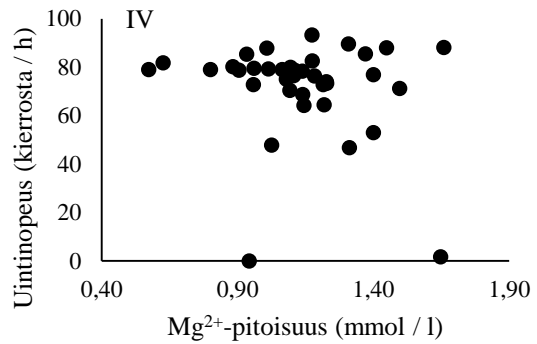
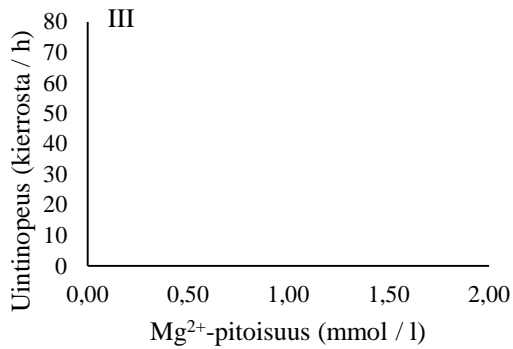
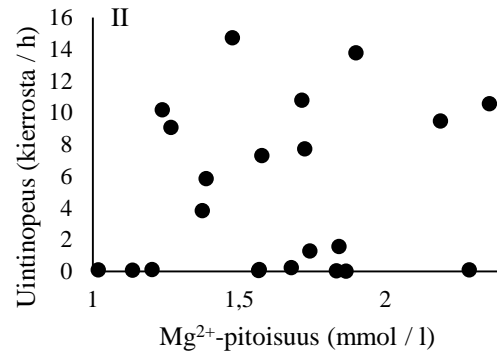
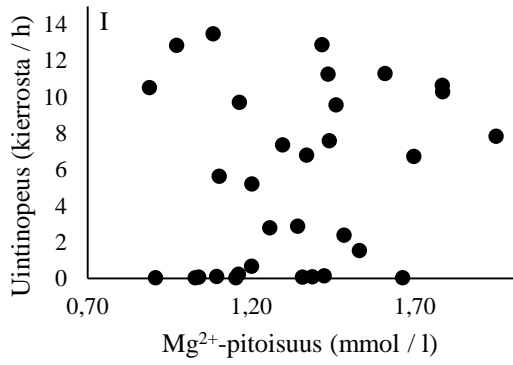




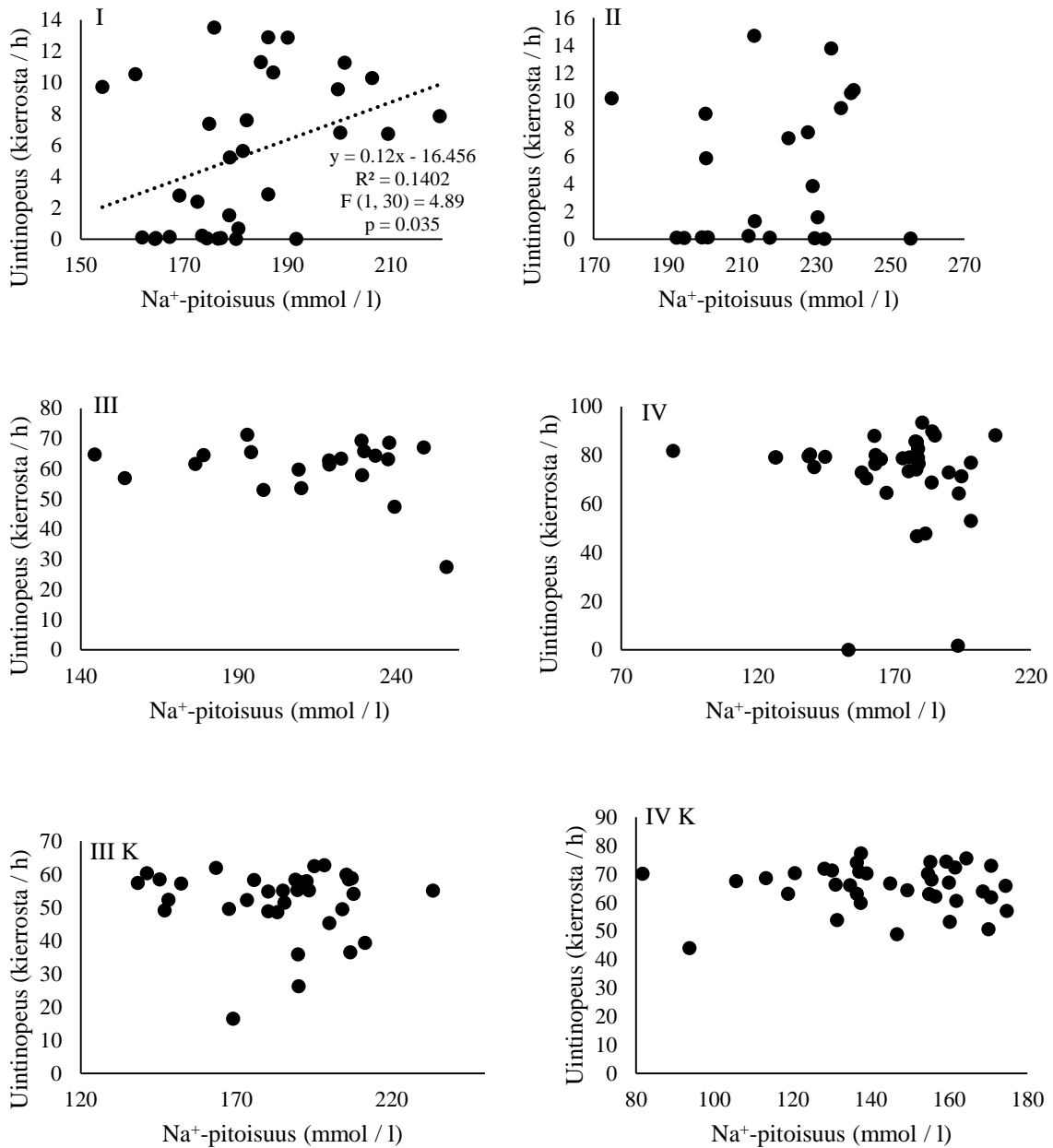
Kuva 16. Suola-altistuksen jälkeisen plasman Cl<sup>-</sup>-pitoisuuden ja smolttivaelluksen alkamisajankohdan (tuntia kokeen alkamisesta, alku 6.5.2011 klo 0.00) väliset yhteydet toukokuun lopussa (I), kesäkuun alussa (II), kesäkuun lopussa (III) ja heinäkuun alussa (IV). Lisäksi yhteydet kontrollikäsitellyn jälkeen kesäkuun lopussa (III K) ja heinäkuun alussa (IV K).



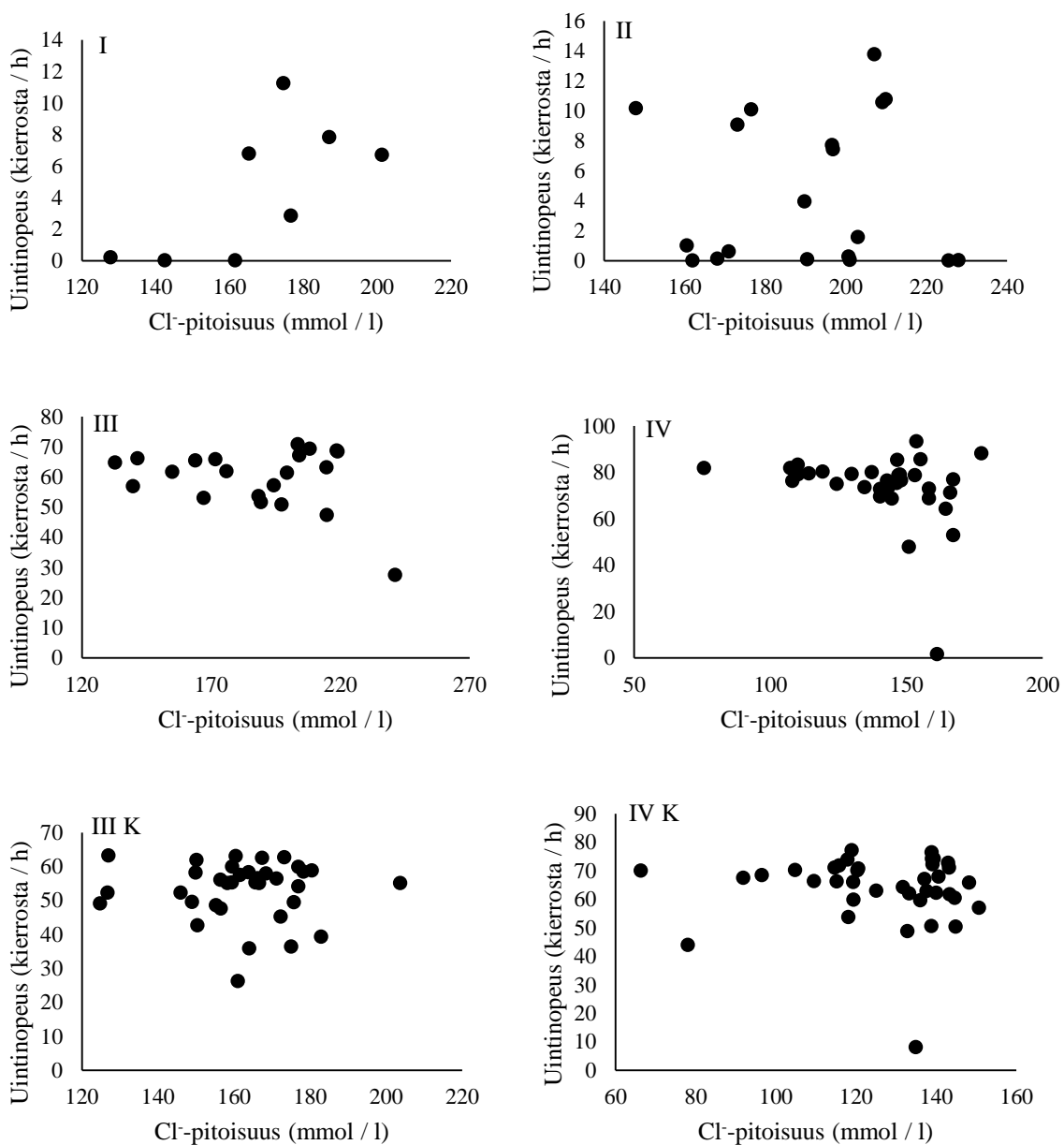
Kuva 17. Suola-altistuksen jälkeisen plasman K<sup>+</sup>-pitoisuuden ja smoltivaelluksen alkamisajankohdan (tuntia kokeen alkamisesta, alku 6.5.2011 klo 0.00) väliset yhteydet toukokuun lopussa (I), kesäkuun alussa (II), kesäkuun lopussa (III) ja heinäkuun alussa (IV). Lisäksi yhteydet kontrollikäsitteilyn jälkeen kesäkuun lopussa (III K) ja heinäkuun alussa (IV K).



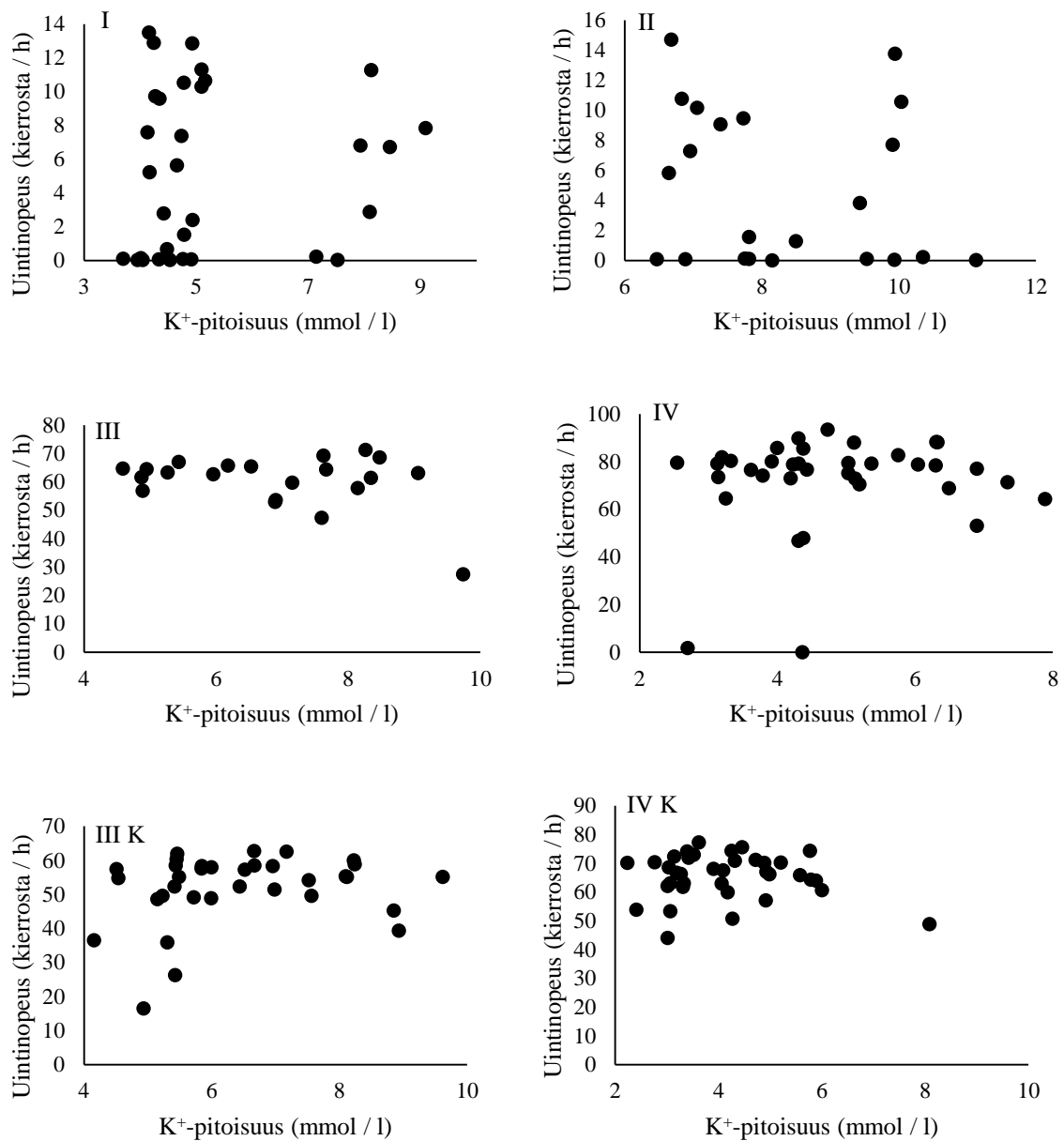
Kuva 18. Suola-altistuksen jälkeisen plasman  $Mg^{2+}$ -pitoisuuden ja maksimaalisen vaellusaktiivisuuden (uintinopeus kierrosta tunnissa) väliset yhteydet toukokuun lopussa (I), kesäkuun alussa (II) ja heinäkuun alussa (IV). Kesäkuun lopun (III) yhteys puuttuu. Lisäksi yhteydet kontrollikäsitteilyn jälkeen kesäkuun lopussa (III K) ja heinäkuun alussa (IV K). Yksi kierros on keskimäärin 28,45 metriä.



Kuva 19. Suola-altistuksen jälkeisen plasman Na<sup>+</sup>-pitoisuuden ja maksimaalisen vaellusaktiivisuuden (uintinopeus kierrosta tunnissa) väliset yhteydet toukokuun lopussa (I), kesäkuun alussa (II), kesäkuun lopussa (III) ja heinäkuun alussa (IV). Lisäksi yhteydet kontrollikäsitellyn jälkeen kesäkuun lopussa (III K) ja heinäkuun alussa (IV K). Tilastollisesti merkitsevät yhteydet ( $p \leq 0,05$ , lineaarinen regressio) merkitty kuvaan. Yksi kierros on keskimäärin 28,45 metriä.



Kuva 20. Suola-altistuksen jälkeisen plasman Cl<sup>-</sup>-pitoisuuden ja maksimaalisen vaellusaktiivisuuden (uintinopeus kierrosta tunnissa) väliset yhteydet toukokuun lopussa (I), kesäkuun alussa (II), kesäkuun lopussa (III) ja heinäkuun alussa (IV). Lisäksi yhteydet kontrollikäsitellyn jälkeen kesäkuun lopussa (III K) ja heinäkuun alussa (IV K). Yksi kierros on keskimäärin 28,45 metriä.



Kuva 21. Suola-altistuksen jälkeisen plasman K<sup>+</sup>-pitoisuuden ja maksimaalisen vaellusaktiivisuuden (uintinopeus kierrosta tunnissa) väliset yhteydet toukokuun lopussa (I), kesäkuun alussa (II), kesäkuun lopussa (III) ja heinäkuun alussa (IV). Lisäksi yhteydet kontrollikäsittelyn jälkeen kesäkuun lopussa (III K) ja heinäkuun alussa (IV K). Yksi kierros on keskimäärin 28,45 metriä.

Taulukko 4. Pääkomponenttianalyysissä (PCA) muodostuneet rotatoidut (Varimax) komponentit ja niihin latautuneet muuttujat eri ajankohdittain ja käsittelyin (suola-altistus / kontrolli).

Ajankohta	Muuttuja	Komponentti 1	Komponentti 2
Toukokuun loppu	K <sup>+</sup>	0.967	
	Na <sup>+</sup>	0.958	
	Cl <sup>-</sup>	0.945	
	Mg <sup>2+</sup>	0.949	
	Ionipumput		0.981
	Na <sup>+</sup> ,K <sup>+</sup> -ATPaasi	-0.687	0.653
Kesäkuun alku	K <sup>+</sup>	0.792	
	Na <sup>+</sup>	0.960	
	Cl <sup>-</sup>	0.961	
	Mg <sup>2+</sup>	0.716	
	Ionipumput		0.922
	Na <sup>+</sup> ,K <sup>+</sup> -ATPaasi		0.934
Kesäkuun loppu	K <sup>+</sup>	0.964	
	Na <sup>+</sup>	0.964	
	Cl <sup>-</sup>	0.971	
	Mg <sup>2+</sup>	-	-
	Ionipumput	-0.341	0.719
	Na <sup>+</sup> ,K <sup>+</sup> -ATPaasi	0.490	0.728
Kesäkuun loppu (Kontrolli)	K <sup>+</sup>	0.802	
	Na <sup>+</sup>	0.953	
	Cl <sup>-</sup>	0.953	
	Mg <sup>2+</sup>	0.912	
	Ionipumput		0.971
	Na <sup>+</sup> ,K <sup>+</sup> -ATPaasi		0.964
Heinäkuun alku	K <sup>+</sup>	0.755	
	Na <sup>+</sup>	0.915	0.314
	Cl <sup>-</sup>	0.944	
	Mg <sup>2+</sup>	0.838	
	Ionipumput		0.867
	Na <sup>+</sup> ,K <sup>+</sup> -ATPaasi		0.929
Heinäkuun alku (Kontrolli)	K <sup>+</sup>	0.642	
	Na <sup>+</sup>	0.945	
	Cl <sup>-</sup>	0.947	
	Mg <sup>2+</sup>	0.901	
	Ionipumput		0.901
	Na <sup>+</sup> ,K <sup>+</sup> -ATPaasi		0.910

Taulukko 5. Pääkomponenttien (PCA, Varimax-rotatio) selitysosuudet aineiston variaatioista eri ajankohdittain ja käsittelyin (suola-altistus / kontrolli).

Ajankohta	Komponentti	Pääkomponenttien rotatoidut selityssasteet		
		Kok.	% Varianssista	Kumulatiivinen %
Toukokuun loppu	1	4.14	68.92	68.92
	2	1.44	23.97	92.89
Kesäkuun alku	1	3.00	49.94	49.94
	2	1.87	31.20	81.14
Kesäkuun loppu	1	3.23	64.58	64.58
	2	1.15	23.07	87.65
Kesäkuun loppu (Kontrolli)	1	3.31	55.18	55.18
	2	1.99	33.21	88.39
Heinäkuun alku	1	3.04	50.72	50.72
	2	1.81	30.19	80.91
Heinäkuun alku (Kontrolli)	1	3.02	50.28	50.28
	2	1.68	27.92	78.20

## 6 TULOSTEN TARKASTELU

### 6.1 Fysiologiset testit

Kidusten  $\text{Na}^+, \text{K}^+$ -ATPaasin aktiivisuus ja ionipumppujen määrä olivat korkeimmillaan kesäkuun alussa, jonka jälkeen ne laskivat heinäkuuhun mennessä. Suolatestiryhmän ja kontrolliryhmän välillä oli toukokuussa ja kesäkuun alussa suuri ero: suolatestiryhmällä sekä  $\text{Na}^+, \text{K}^+$ -ATPaasin aktiivisuus että ionipumppujen määrä oli huomattavasti korkeampi kuin kontrolliryhmällä. Suolavesi siis indusoi kloridisolujen toimintaa vielä toukokuussa ja kesäkuun alussa. Kesäkuun loppupuolella tilanne oli muuttunut  $\text{Na}^+, \text{K}^+$ -ATPaasin osalta päinvastaiseksi ja heinäkuussa ryhmien välillä ei ollut eroa. Näistä muutoksista voidaan arvioida, että smolttiutumisen ajoittuu fysiologisesti 8.6.—22.6. väliselle jaksolle. Kidusten  $\text{Na}^+, \text{K}^+$ -ATPaasin aktiivisuus ja ionipumppujen määrä oli alhaisempi kuin aiemmissa



tutkimuksissa, mutta huippu ajoittui suurin piirtein samalla tavalla (Kiiskinen 2003, Piironen ym. 2013).

Kaikki plasman ionipitoisuudet olivat korkeimmillaan kesäkuussa laskien selvästi heinäkuuhun mennessä.  $\text{Cl}^-$ ,  $\text{Na}^+$ - ja  $\text{Mg}^{2+}$ -pitoisuudet olivat korkeammat suola-altistus- kuin kontrolliryhmissä. Näiden ionien säätelykyky oli siis heikkoa.  $\text{K}^+$ -pitoisuudessa oli ryhmien välillä eroa vain kesäkuun alussa. Jos käytetään vertailukohtana merilohi-istukkaille annettuja ohjeellisia raja-arvoja (Taulukko 6, Kuva 2), plasman  $\text{Na}^+$ - ja  $\text{Cl}^-$ -pitoisuudet laskivat alle raja-arvon vasta heinäkuussa.  $\text{Mg}^{2+}$ -pitoisuus pysyi toukokuussa suositusrajan alapuolella, mutta kesäkuun alussa raja ylittyi. Kesäkuun lopun suola-altistusryhmän  $\text{Mg}^{2+}$ -pitoisuus jää arvoitukseksi, sillä tämän ryhmän arvot olivat aivan liian korkeita ollakseen oikeita: korkeimmillaan pitoisuudet olivat jopa 5–10 mmol / l (Jorma Piironen henk. koht. tied.). Tästä syystä nämä pitoisuudet jätettiin analyysien ulkopuolelle. Aiemmissä tutkimuksissa plasman ionipitoisuudet ovat olleet aavistuksen alhaisempia (Kiiskinen 2003, Piironen ym. 2013).

Lihaksen vesipitoisuuden muutos (= lihaksen vesipitoisuuden (%) keskiarvo makeassa vedessä - lihaksen vesipitoisuuden keskiarvo suola-altistuksen jälkeen) ylitti raja-arvon vain kesäkuun loppupuolen mittauksessa. Kalat pystyivät säätelemään vesitasapainoaan siis jo toukokuussa. Havaitut vesipitoisuudet olivat samansuuntaisia kuin aiemmissakin tutkimuksissa (Kiiskinen 2003, Piironen ym. 2013).

Fysiologisten testien perusteella 2-vuotiaiden Saimaan järvilohien smolttiutuminen ajoittuu kesäkuun alkupuoliskolle. Lohien fysiologinen vaellusvalmius oli kuitenkin puutteellista, sillä suola-altistusten perusteella lohet eivät olleet täysin kykeneväisiä säätelemään ionitasapainoaan. Kasvatustaustalla itsessään ei havaittu olevan vaikutusta mitattuihin fysiologisiin muuttujiin vaan ainoastaan vähäinen yhdysvaikutus näytteenottopäivämäärän ja suolatestin kanssa.

Pituuden suhteen yksikään kasvatustausta ei selvästi erottunut muista, mutta Hanka-Taimen Oy:n kasvattamat lohet olivat muita sopimusviljeltyjä pidempiä ja Paltamon standardi- ja virikekalat olivat Petsamon Kala Oy:n ja Keskijärven Kalanviljelylaitoksen kasvattamia pidempiä. Standardi- ja virikekasvatuksen välillä ei ollut eroa, mutta virikekasvatetut olivat kaikkia sopimuskasvatettuja pidempiä.

Taulukko 6. Merilohi-istukkaiden ohjeelliset suola-altistuksen jälkeiset raja-arvot, joiden alle istukkaista mitattujen arvojen suositellaan pysyvän istutusaikaan.

	Raja-arvo	Lähde
Plasman Cl <sup>-</sup> -pitoisuus	≤ 160 mmol/l	Virtanen ym. 1991
Plasman Na <sup>+</sup> -pitoisuus	≤ 170 mmol/l	Clarke & Blackburn 1977
Plasman Mg <sup>2+</sup> -pitoisuus	≤ 1.5 mmol/l	Virtanen ym. 1991
Lihaksen vesipitoisuuden muutos	≤ 2 %	Virtanen ym. 1991

## 6.2 Migraatiokokeet

Petsamon Kala Oy:n kasvattamat lohet aloittivat smolttimigraationsa kaikkia muita paitsi Keskijärven Kalanviljelylaitoksen kasvattamia kaloja myöhemmin. Lisäksi uintisuunnan muutos tapahtui Petsamon Kala Oy:n kasvattamilla kaloilla myöhemmin, kuin Hanka-Taimen Oy:n kasvattamilla ja Paltamon standardikasvatetuilla lohilla. Standardi- ja virikekasvatuksen välillä ei havaittu eroa. Virikekasvatetut lohet saavuttivat maksimaalisen vaellusaktiivisuuden sopimuskasvatettuja nopeammin, mutta eroa ei ollut verrattuna standardikasvatettuihin kaloihin. Syy voi löytyä kalojen koosta: molemmissa Paltamossa kasvatetuissa ryhmissä kalat olivat verrattain kookkaita. Kalan koon ja smolttivaelluksen alun välillä havaittiin negatiivinen yhteys eli mitä suurempi kala, sitä aiemmin se aloitti vaelluksensa. Kyseessä oli kuitenkin vain hyvin heikko yhteys. Kalan koon ja uintinopeuden välillä ei tässä tutkimuksessa havaittu yhteyttä. Kasvatustaustalla ei havaittu olevan vaikutusta muihin mitattuihin vaellusparametreihin. Migraatiokokeiden perusteella smolttiutumisen huippu ajoittuu touko-kesäkuulle ja se hiipuu heinäkuuhun mennessä. Kalojen uintisuunnan muutos ajoittui noin toukokuun puoliväliin. Uintisuunnan muuttumista alavirtaan voidaan pitää vaellukselle lähtemisen ensimmäisinä merkkeinä (Jorma Piironen henk. koht. tied.).

Ennuste siitä, että virikekasvatetuilla vaellusnopeus olisi standardikasvatettuja suurempi, ei tässä tutkimuksessa toteutunut. Kuitenkin Paltamon virikekasvatetut kalat saavuttivat sopimuskasvatettuja nopeammin maksimaalisen vaellusnopeuden, mikä voi viitata siihen, että luonnonmukaisempi kasvatus mahdollisesti nopeuttaa smolttiutumista, vaikka eroa standardimenetelmään verrattuna ei havaittukaan. Toisaalta ero voi johtua Paltamon kalojen suuresta koosta, erilaisesta kasvatusympäristöstä tai yksinkertaisesti Paltamon pohjoisesta sijainnista. Syy Petsamon Kala Oy:n kasvattamien lohien myöhempään smolttimigraation

aloittamiseen ja uintisuunnan muutokseen voi myös johtua kalojen pienestä pituudesta. Kokoerot voivat selittyä esimerkiksi erilaisella kasvatustilalla.

### 6.3 Fysiologian ja migraation väliset yhteydet

$\text{Na}^+, \text{K}^+$ -ATPaasin aktiivisuuden ja smolttivaelluksen alkamisen välillä löytyi heikko, mutta kuitenkin tilastollisesti merkitsevä, positiivinen yhteys kolmessa altaassa kuudesta: kesäkuun alun suola-altistusryhmässä, kesäkuun lopun kontrolliryhmässä ja heinäkuun alun kontrolliryhmässä. Positiivinen yhteys tässä tapauksessa tarkoittaa periaatteessa negatiivista yhteyttä, sillä mitä suurempi  $\text{Na}^+, \text{K}^+$ -ATPaasin aktiivisuus, sitä myöhäisempi oli smolttivaelluksen alkamisajankohta.

$\text{Na}^+, \text{K}^+$ -ATPaasin aktiivisuuden ja vaellusnopeuden välillä puolestaan löytyi sekä heikko negatiivinen yhteys kesäkuun alun suola-altistusryhmässä että heikko positiivinen yhteys kesäkuun lopun kontrolliryhmässä. Ennuste  $\text{Na}^+, \text{K}^+$ -ATPaasin aktiivisuuden ja vaelluskäyttäytymisen yhteydestä ei tämän tutkimuksen perusteella saanut kunnolla tukea yhteyksien heikkouden vuoksi ja koska tilastollisesti merkitseviä yhteyksiä löytyi vain puolesta altaista. Tulokset toisaalta tukevat aiempia tutkimuksia, joissa  $\text{Na}^+, \text{K}^+$ -ATPaasin aktiivisuudella ei ole havaittu olevan suoraa positiivista yhteyttä vaelluskäyttäytymiseen. Esimerkiksi Yhdysvalloissa Atlantin lohella  $\text{Na}^+, \text{K}^+$ -ATPaasin aktiivisuuden on havaittu kasvavan ennen vaellusta, mutta sitten laskevan vaellusaktiivisuuden kasvaessa (Spencer ym. 2010).  $\text{Na}^+, \text{K}^+$ -ATPaasin aktiivisuudella ja vaelluskäyttäytymisellä ei ole havaittu olevan yhteyttä myöskään esimerkiksi taimenella (*Salmo trutta* L.) (Pirhonen & Forsman 1998) eikä Tyynenmeren kuningaslohella (*Oncorhynchus tshawytscha* Walbaum) (Ewing ym. 1980).

Ionipumppujen määrän ja vaelluksen alkamisen sekä ionipumppujen määrän ja vaellusnopeuden väliset yhteydet mukailivat  $\text{Na}^+, \text{K}^+$ -ATPaasin aktiivisuudesta saatuja tuloksia yhtä poikkeusta lukuun ottamatta. Kesäkuun lopun suola-altistusryhmässä löytyi heikko positiivinen yhteys vaelluksen alun kanssa. Tässäkin tapauksessa yhteydet olivat heikkoja ja tilastollinen merkitsevyyskään ei ollut kovin suuri.

Plasman ionien ja vaellusparametrien väliset yhteydet olivat erittäin vähäisiä. Yhteyksiä löytyi vain  $\text{Na}^+$ -pitoisuuden kanssa. Kesäkuun alun suola-altistusryhmässä löytyi heikko negatiivinen yhteys  $\text{Na}^+$ -pitoisuuden ja smolttivaelluksen alun välillä. Lisäksi löytyi

heikko positiivinen yhteys  $\text{Na}^+$ -pitoisuuden ja vaellusnopeuden välillä toukokuun suola-altistusryhmässä.

Pääkomponenttianalysissä muodostui kaksi melko selvää komponenttia, joista plasman ionit muodostivat yhden komponentin ja kidusten ionipumput ja  $\text{Na}^+, \text{K}^+$ -ATPaasi toisen. Nämä komponentitkaan eivät selittäneet kuin enimmillään 69 % aineiston vaihtelusta. Suolaionit lähinnä vain korreloivat keskenään ja ionipumput ja  $\text{Na}^+, \text{K}^+$ -ATPaasi keskenään. Nämä kaksi komponenttia yhdistettynä selittivät fysiologisten parametrien vaihtelusta 78–93 % ja selityssaste oli korkein toukokuussa.

Tulosten perusteella fysiologisia mittareita käyttämällä ei voi vetää kovin pitkälle meneviä johtopäätöksiä smolttivaelluksen alkamisesta tai sen voimakkuudesta. Järvilohen vaelluskäyttäytyminen oli pääosin riippumatonta fysiologisista mittareista.

## 7 JOHTOPÄÄTÖKSET

Fysiologisten testien ja migraatiokokeiden perusteella laitosviljeltyjen 2-vuotiaiden Saimaan järvilohien smolttiutumisen huippu ajoittuu touko-kesäkuun vaihteeseen ja kesäkuun alkuun hiipuen heinäkuun alkuun mennessä. Kasvatustaustalla havaittiin olevan vain vähäisiä vaikutuksia smolttiutumiseen. Virikekasvatuksella ei ollut merkitsevää eroa verrattuna standardikasvatukseen, mutta virikekasvatetut lohet saavuttivat maksimaalisen vaellusnopeuden sopimuskasvatettuja nopeammin. Kalojen koko on luultavasti yksi oleellinen tekijä vaelluskäyttäytymisen eroissa. Suola-altistusten ja lohismolttien vaellusvalmiudelle asetettujen ohjeellisten viitearvojen perusteella järvilohien fysiologinen vaellusvalmius oli puutteellinen ja istukkaille määritetyt raja-arvot ylittyivät potentiaalisena istutusaikana touko-kesäkuussa. Toisaalta, koska vaelluskokeiden perusteella järvilohet vaelsivat voimakkaasti alavirtaan, ne selvästi olivat vaellusvalmiita. Voikin olla, että järvilohilla fysiologian merkitys vaelluksen ajoittumisessa on valintapaineiden hellittäessä johtanut siihen, ettei järvilohien vaelluskäyttäytyminen ole enää suoraan yhteydessä fysiologiseen kykyyn sietää suolavettä. Päinvastoin, jos suolan kestosta on energeettisiä kustannuksia, voi evoluution olettaa karsivan turhan ja energeettisesti kalliin ominaisuuden.

Vaelluskokeiden perusteella 2-vuotiaiden viljeltyjen järvilohien potentiaalinen istutusaika olisi kesäkuun alkupuolella, jolloin vaellusaktiivisuus alkaa olla korkeimmillaan.

Tällöin suuremmalla todennäköisyydellä smoltit lähtevät nopeammin vaeltamaan eivätkä jää oleilemaan istutuspaikan läheisyyteen altistuen helpommin esimerkiksi predaatiolle. Toisaalta smolttien täytyy jaksaa uida myös päästyään järvioltaalle, joten istuttaminen voisi olla kannattavaa hieman ennen kuin smoltit saavuttavat maksimaalisen vaellusaktiivisuutensa. Fysiologista vaellusvalmiutta silmällä pitäen kesäkuu on tämän tutkimuksen perusteella liian myöhäinen ajankohta. Esimerkiksi vuonna 2015 Vuoksen vesistön smoltti-istutukset tehtiin jo ennen toukokuun puoliväliä, mikä varmasti on parempi ajankohta, jos ajatellaan pelkästään fysiologista vaellusvalmiutta. Tähän tutkimukseen pohjautuen mielestäni järvilohen kohdalla ei kuitenkaan välttämättä kannata liikaa tuijottaa pelkästään fysiologista vaellusvalmiutta, sillä järvilohi ei tarvitse hyvää suolansietokykyä mihinkään. Järvilohen kohdalla mielestäni oleellisempaa on kiinnittää huomiota lähinnä itse vaelluskäyttäytymiseen. Tämän tutkimuksen perusteella toukokuun puoliväli on liian aikainen istutusajankohta.

Tämä tutkimus myös vahvistaa käsitystä siitä, että  $\text{Na}^+, \text{K}^+$ -ATPaasin aktiivisuuden kasvua ei voida suoraan yhdistää kasvaneeseen vaellusaktiivisuuteen. Tämän tutkimuksen perusteella myöskään muilla käytetyillä fysiologisilla mittareilla ei voida luotettavasti ennustaa vaelluskäyttäytymistä. Tähän perustuen luotettavin keino vaellusvalmiuden selvittämiseen on siis mitata suoraan itse vaelluskäyttäytymistä.

Olisi mielenkiintoista saada tietoa myös eri-ikäisten järvilohien smolttiutumisenesta. Tulevaisuudessa voisikin tutkia esimerkiksi 3-vuotiaiden lohien smolttiutumista ja verrata onko niillä eroa verrattuna 2-vuotiaisiin. Myös standardi- ja virikekasvatuksen eroista Saimaan järvilohen viljelyssä ja niiden vaikutuksesta fysiologiaan ja etenkin vaelluskäyttäytymiseen olisi tulevaisuudessa kiintoisaa saada lisätietoa.

## KIITOKSET

Haluan kiittää tutkielman ohjauksesta ja kommentoinnista FT Anssi Vainikkaa Ympäristö- ja biotieteiden laitokselta sekä FT Jorma Piirosta ja MMT Pekka Hyväristä Luonnonvarakeskuksesta. Anssille suuri kiitos opastuksesta tilastollisten analyysien kanssa. Suuret kiitokset myös Jormalle ja Pekalle, jotka mahdollistivat tämän tutkielman tarjoamalla aineiston käyttöni. Erityiskiitos vielä Jormalle, joka tutustutti minut myös käytännössä Saimaan järvilohen elämään, suojeluun ja tulevaisuuden haasteisiin.

## LÄHDELUETTELO

- Berg, O. K. 1985: The formation of non-anadromous populations of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., in Europe. – *Journal of Fish Biology* 27: 805–815.
- Björnsson, B. T., Thorarensen, H., Hirano, T., Ogasawara, T., & Kristinsson, J. B. 1989: Photoperiod and temperature affect plasma growth hormone levels, growth, condition factor and hypoosmoregulatory ability of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) during parr-smolt transformation. – *Aquaculture* 82(1): 77–91.
- Boeuf, G., Le Roux, A., Gaignon, J. L. & Harache, Y. 1985: Gill (Na<sup>+</sup>K<sup>+</sup>)-ATPase activity and smolting in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in France. – *Aquaculture*, 45(1) 73–81.
- Christie, W. J. 1972: Lake Ontario: effects of exploitation, introductions, and eutrophication on the salmonid community. – *Journal of the Fisheries Board of Canada* 29(6): 913–929.
- Clarke, W. C. & Blackburn, J. M. 1977: A seawater challenge test to measure smolting of juvenile salmon. – *Fisheries & Marine Service Technical Report* 705: 1-11
- Columbia Basin Fish and Wildlife Authority (CBFWA) 1999: PIT tag marking procedures manual. – Columbia Basin Fish and Wildlife Authority, Portland, Oregon.
- Ewing, R. D., Fustish, C. A., Johnson, S. L. & Pribble, H. J. 1980: Seaward migration of juvenile chinook salmon without elevated gill (Na<sup>+</sup>, K<sup>+</sup>)-ATPase activities. – *Transactions of the American Fisheries Society* 109(4): 349–356.
- Folmar, L. C. & Dickhoff, W.W. 1980: The parr-smolt transformation (smoltification) and seawater adaptation in salmonids. – *Aquaculture* 21: 1–37.
- Hoar, W. S. 1976: Smolt transformation: evolution, behavior, and physiology. – *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 33: 1234–1252.
- Hyvärinen H., Kärkkäinen P. & Piironen J. 1985: Saimaan järvilohen biologiasta. – Joensuun yliopisto, Karjalan tutkimuslaitoksen julkaisuja n:o 71: 202–212.
- Hyvärinen, P., & Rodewald, P. 2013: Enriched rearing improves survival of hatchery-reared Atlantic salmon smolts during migration in the River Tornionjoki. – *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 70(9): 1386–1395.
- Härkönen, L., Hyvärinen, P., Paappanen, J. & Vainikka, A. 2014: Explorative behavior increases vulnerability to angling in hatchery-reared brown trout (*Salmo trutta*). – *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 71(12): 1900–1909.
- Jaeger, T. F. 2008: Categorical data analysis: Away from ANOVAs (transformation or not) and towards logit mixed models. – *Journal of memory and language* 59(4): 434–446.
- Jorgensen, P. L., Håkansson, K. O. & Karlsh, S. J. 2003: Structure and mechanism of Na, K-ATPase: functional sites and their interactions. – *Annual review of physiology* 65(1): 817–849.
- Järvi, T. H. 1915: Pielisjoen kalastusoloja valaisevia tietoja. – *Suomen Kalatalous, Nide* 3, 1914–1915: 88–105.
- Kaijomaa, V.-M., Munne, P., Piironen, J., Pursiainen, M. & Turunen, T. 2003: Järvilohistrategia. Saimaan järvilohikannan säilymisen ja kestävän käytön turvaaminen. – *Kala- ja riistahallinnon julkaisuja* 66/2003, 52 s.
- Kaijomaa, V.-M., Turunen, T. & Peura, H. 2011: Saimaan järvilohen hoito-ohjelma. – *Pohjois-Karjalan elinkeino- liikenne- ja ympäristökeskuksen julkaisuja* 3/2011, 30 s.
- Kazakov, R. V. 1992: Distribution of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., in freshwater bodies of Europe. – *Aquaculture Research*, 23(4): 461–475.
- Kazakov, R. V. & Kozlov, V. V. 1985: Quantitative estimation of degree of silvering displayed by Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) juveniles originating from natural populations and

- from fish-rearing farms. – *Aquaculture* 44: 213–220.
- Kekäläinen, J., Niva, T. & Huuskonen, H. 2008: Pike predation on hatchery-reared Atlantic salmon smolts in a northern Baltic river. – *Ecology of Freshwater Fish*, 17(1): 100–109.
- Kiiskinen, P. 2003: Smolting of hatchery-reared Saimaa landlocked salmon (*Salmo salar* m. *sebago* Girard): causes and consequences. – Väitöskirja. University of Joensuu, PhD Dissertations in Biology, No. 22, 91 s. Joensuu.
- Koli, L. 1990: Suomen kalat. – 357 s. WSOY. Porvoo.
- Korhonen, P., Hyvärinen, P. & Leinonen, A. 2014: Lohikalojen istukaspoikasten virikekasvatus - käytännön kokemuksia. – RKT:n työraportteja 35/2014. 22 s.
- Lehtonen, H. 2006: Suomalainen kalaopas. – 235 s. WSOY. Porvoo.
- Luonnonvarakeskus 2015: Vuoden 2015 kalaistutukset. [http://www.rktl.fi/kala/istutustutkimukset/rktln\\_kalaistutukset/](http://www.rktl.fi/kala/istutustutkimukset/rktln_kalaistutukset/) 18.3.2016.
- MacCrimmon, H. R. & Gots, B. L. 1979: World distribution of Atlantic salmon, *Salmo salar*. – *Journal of the Fisheries Board of Canada* 36(4): 422–457.
- Makkonen, J., Toivonen, J., Piironen, J., Pursiainen, M. & Mäkinen, K. 1995: Järvilohen (*Salmo salar* m. *sebago* Girard) säilyttäminen ja kalastus Vuoksen vesistöissä Carlin-merkintöjen perusteella. – Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitos, Kalatutkimuksia 88: 1–65.
- McCormick, S. D. 1995: Hormonal control of gill Na<sup>+</sup>, K<sup>+</sup>-ATPase and chloride cell function. – *Fish physiology* 14: 285–315.
- McCormick, S. D. & Saunders, R. L. 1987: Preparatory physiological adaptations for marine life of salmonids: osmoregulation, growth and metabolism. – *American Fisheries Society Symposium* 1: 211–229.
- Olson, C. L. 1974: Comparative robustness of six tests in multivariate analysis of variance. – *Journal of the American Statistical Association* 69(348): 894–908.
- Pasternack, M., Salminen, M. & Heinimaa, P. 2008: Kasvatettujen lohen poikasten kunto ja vaellusvalmius vuosina 2004–2006. – Riista- ja kalatalous – Selvityksiä 14/2008, 32 s.
- Piironen, J., Kiiskinen, P., Huuskonen, H., Heikura-Ovaskainen, M. & Vornanen, M. 2013: Comparison of smoltification in Atlantic salmon (*Salmo salar*) from anadromous and landlocked populations under common garden conditions. – *Annales Zoologici Fennici* 50: 1–15.
- Pirhonen, J. & Forsman, L. 1998. Relationship between Na<sup>+</sup>, K<sup>+</sup>-ATPase activity and migration behaviour of brown trout and sea trout (*Salmo trutta* L.) during the smolting period. – *Aquaculture*, 168(1): 41–47.
- Prentice, E. F. & Park, D. L. 1983: A study to determine the biological feasibility of a new fish tagging system. – *Annual report of research 1984*: 83–19.
- Rassi, P., Hyvärinen, E., Juslen, A. & Mannerkoski I. (toim.) 2010: Suomen lajien uhanalaisuus – Punainen kirja 2010. Ympäristöministeriö & Suomen ympäristökeskus. Helsinki.
- Saunders, R. L. & Henderson, E. B. 1978: Changes in gill ATPase activity and smolt status of Atlantic salmon (*Salmo salar*). – *Journal of the Fisheries Board of Canada* 35(12): 1542–1546.
- Seppovaara, O. 1962: Zur Systematik und Ökologie des Lachses und der Forellen in den Binnengewässern Finnlands, – *Societas zoologica-botanica Fennica 'Vanamo'* 24: 1–86.
- Solbakken, V.A., Hansen, T. & Stefansson, S.O. 1994: Effects of photoperiod and temperature on growth and parr-smolt transformation in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) and subsequent performance in seawater. – *Aquaculture* 121: 13–27.
- Spencer, R. C., Zydlewski, J. & Zydlewski, G. 2010: Migratory urge and gill Na<sup>+</sup>, K<sup>+</sup>-ATPase activity of hatchery-reared Atlantic Salmon smolts from the Dennys and Penobscot River stocks, Maine. – *Transactions of the American Fisheries Society* 139(4): 947–956.
- Staurnes, M., Lysfjord, G., Hansen, L. P., & Heggberget, T. G. 1993: Recapture rates of

- hatchery-reared Atlantic salmon (*Salmo salar*) related to smolt development and time of release. – *Aquaculture*, 118(3): 327–337.
- Thorstad, E. B., Whoriskey, F., Uglem, I., Moore, A., Rikardsen, A. H. & Finstad, B. 2012: A critical life stage of the Atlantic salmon *Salmo salar*: behaviour and survival during the smolt and initial post-smolt migration. – *Journal of Fish Biology*, 81(2): 500–542.
- Todorov, V., & Filzmoser, P. 2010: Robust statistic for the one-way MANOVA. – *Computational Statistics & Data Analysis* 54(1): 37–48.
- Vainikka, A., Huusko, R., Hyvärinen, P., Korhonen, P. K., Laaksonen, T., Koskela, J., Vielma, J., Hirvonen, H. & Salminen, M. 2012: Food restriction prior to release reduces precocious maturity and improves migration tendency of Atlantic salmon (*Salmo salar*) smolts. – *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 69(12): 1981–1993.
- Valkonen, N. ja Laakkonen, M. 2011: Näkökulmia järvilohen kestävään kalastukseen. – *Future Missions Oy:n julkaisu 2:2011*. Joensuu.
- Virtanen, E., Söderholm-Tana, L., Soivio, A., Foreman, L. & Muona, M. 1991: Effect of physiological condition and smoltification status at smolt release on subsequent catches of adult salmon. – *Aquaculture*, 97(2): 231–257.
- Wedemeyer, G. A., Saunders, R. L. & Clarke, W. C. 1980: Environmental factors affecting smoltification and early marine survival of anadromous salmonids. – *Marine Fisheries Review* 42: 1–14.
- Westman, K. 1970: Hemoglobin Polymorphism and Its Ontogeny in Sea-running and Landlocked Atlantic Salmon (*Salmo salar* L.). – *Maataloushallitus. Kalataloudellinen tutkimustoimisto*.