

Tiina Lautala

Hybridisaatio taimenkantojen hoidossa –
uhka vai oljenkorsi taimenen monimuotoisuudelle?

Helsinki 2003
Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitos

Vastaava toimittaja: Raimo Parmanne

Kansi: Taimenen poikasia. Kuva Jukka Mikkola

ISBN 951-776-415-4

ISSN 0787-8478

Edita Prima Oy

Helsinki 2003

Sisällys

1. JOHDANTO	1
1.1. Hybridisaatio meritaimenkantojen hoidossa	1
1.2. Laitoskasvatuksen ongelmat ja hybridisaatio.....	2
2. MENETELMÄT	4
2.1. Emokannat.....	4
2.2. Risteytyskokeiden kulku	4
2.3. Aineiston tilastollinen analyysi	5
3. TULOKSET	7
3.1. Emokantojen pituudet	7
3.2. Keskimääräinen elossasäilyvyys	7
3.3. Puhtaiden ja hybridimunien väliset erot.....	10
3.4. Maternaalisten ja paternaalisten linjojen väliset erot	11
3.5. Muut munien elossasäilymiseen vaikuttaneet tekijät	12
4. POHDINTA	15
4.1. Munien elossasäilyvyys.....	15
4.2. Hybridisaation vaikutus elinkykyyn.....	15
4.3. Maternaalisen ja paternaalisen linjan vaikutus elinkykyyn.....	16
4.4. Yksisuuntainen hybridisaatio	16
4.5. Sovellutuksia	18
Kiitokset	18
Kirjallisuus	18

1. Johdanto

Taimenella (*Salmo trutta*), kuten muillakin vaeltavilla lohikaloilla, on voimakas taipumus kutea synnyinjoessaan (Jonsson 1982), mikä on johtanut eri vesistöjen taimenkantojen geneettiseen erilaistumiseen (Hindar ym. 1991). Lajinsisäisestä perinnöllisestä monimuotoisuudesta suuri osa on populaatioiden välistä muuntelua (Ryman 1983), joten yksittäisillä populaatioilla on tärkeä merkitys kokonaismuuntelun kannalta. Taimenen monimuotoisuutta uhkaavat paitsi populaatioiden sukupuuttoon kuoleminen liikakalastuksen tai ympäristömuutosten seurauksena, myös populaatioiden sekoittuminen ja populaatioiden sisäisen muuntelun katoaminen (Hurme 1970, Ryman ym. 1995).

Taimenia on Suomessa kolmea ekologista muotoa: meritaimen (*S. trutta* m. *trutta*), purotaimen (*S. trutta* m. *fario*) ja järvitaimen (*S. trutta* m. *lacustris*). Taimenet jaotellaan eri muotoihin käyttäytymisen ja elinympäristön perusteella. Meritaimenta pidetään kantamuotona, josta järvi- ja purotaimen ovat kehittyneet (Tuunainen 1984). Meritaimen vaeltaa kotijoestaan mereen syönnökselle ja palaa takaisin kutemaan. Purotaimen viettää elämänsä lähinnä jokien latvapuroissa ja vaeltaa hyvin vähän. Järvitaimen puolestaan vaeltaa kotijoestaan syönnökselle järveen. Raja eri taimenmuotojen välillä on häilyvä, sillä jotkut yksilöt saattavat käyttäytyä jonkun toisen taimenmuodon tavoin, ja eri muodot voivat myös risteytyä keskenään ja tuottaa lisääntymiskykyisiä jälkeläisiä (Jonsson 1985, Hindar ym. 1991).

Hybridisaatio on yleinen ilmiö lohikalojen (lahko Salmoniformes) Salmonidae-heimossa niin saman lajin eri muotojen, lajien kuin sukujenkin välillä (Refstie ja Gjerdrem 1975, Blanc ja Chevassus 1979, Verspoor ja Hammar 1991). Se on osoittautunut ongelmalliseksi siirtoistutettujen kalojen risteytyessä alkuperäispopulaatioihin kuuluvien yksilöiden kanssa. Hybridisaatiosta saattaa seurata risteytyvien populaatioiden sulautuminen hybridiparveksi tai pienemmän populaation sulautuminen suurempaan. Kummassakin tapauksessa menetetään perinnöllistä materiaalia (Rhymer ja Simberloff 1996, Allendorf ym. 2001). Populaatioiden välisen risteytymisen seurauksena saattavat luonnonvalinnan tuottamat, esimerkiksi vaellus- ja lisääntymiskäyttäytymiseen liittyvät, paikallisadaptaatiot hävitä, jolloin populaation elinkyky heikkenee (Allendorf ja Waples 1996).

Hybridisaatiolla voi olla myös evolutiivista merkitystä (esim. Dowling ja Secor 1997). Hybridien evolutiivinen merkitys liittyy kuitenkin paljolti vapaana olevaan ekolokeeroon. Monet hybridilajit ovat ekologisesti eristyneitä emolajeistaan (Arnold 1997). Uusia evolutiivisia linjoja syntyy usein silloin, kun hybridit asuttavat elinympäristöjä, joissa kumpikaan emolaji ei menesty (Burke ja Arnold 2001). Tästä on todisteita ainakin kasveista kurjenmiekoilla (*Iris*-suku) (Cruzan ja Arnold 1993). Suomessa monissa vesistöissä on vapaa ekolokero, mutta ei sinne sopivaa taimenta (Jutila ja Kallio-Nyberg 2002). Hybridisaation avulla sellainen voidaan mahdollisesti saada aikaan.

1.1. Hybridisaatio meritaimenkantojen hoidossa

Ympäristöministeriön asettama ”Uhanalaisten lajien toinen seurantaryhmä” on luokitellut meritaimenen uhanalaisuusluokkaan erittäin uhanalaiset (Endangered, EN). Perusteina ovat olleet uhanalaisuusluokittelun kriteerit B1, eli ”esiintyminen voimakkaasti pirstoutunut” ja B2e, eli ”arvioitu jatkuva taantuminen lisääntymiskykyisten yksilöiden määrässä” (Rassi ym. 2000). Alkuperäisistä meritaimenkannoista lähes kaikki ovat tuhoutuneet jokien patoamisen ym. ihmistoiminnan vuoksi. Nykyään Suomessa on tyhjillään sellaisia jokia, joihin meritaimenen palauttaminen olisi ainakin periaatteessa mahdollista (Jutila ym. 2002a). Palautusistutuksissa käytetään tavallisesti kalanviljelylaitoksilla ylläpidettyjä meritaimenia, jotka saattavat alun perin olla jonkin

toisen vesistön kantaa, tai jopa useamman kannan risteytyksinä tuotettuja. Siirtoistutukset ovat pelastanut eräitä taimenpopulaatioita, mutta saman viljelykannan istuttaminen kymmeniin vesistöihin uhkaa alkuperäisiä kantoja. Siirtoistutusten ja kantojen sekoittumisen vaikutuksista meritaimenen geneettisiin resursseihin ja kokonaisuunteuluun ei ole tietoa (Kallio-Nyberg ym. 2001).

Padottujen vesistöjen vaeltamattomat purotaimenet ovat yleisesti ottaen säilyneet alkuperäisessä ympäristössään hyvin, mutta niiden käyttöä palautusistutuksissa on vältetty väitetyin huonomman kasvun ja vaellusominaisuuksien takia (Jutila ja Kallio-Nyberg 2002). Meritaimenen koko sukukypsyysikänsä voi olla jopa 15 kg, kun purotaimen jää luonnossa usein alle kilon painoiseksi (Koli 1990). Viljelyoloissa on kuitenkin havaittu purotaimenen kasvun olevan lähes meritaimenen luokkaa, mikä kertoo purotaimenen kasvupotentiaalista ja kasvun riippuvuudesta saatavilla olevasta ravinnosta (Pakkasmaa ja Piironen 2001). Sen sijaan vaellusominaisuuksista ei ole tutkittua tietoa. Vesistön alkuperäisissä purotaimenpopulaatioissa saattaa olla sellaisia ominaisuuksia, jotka tekevät niistä vierasta kantaa kelpoisempia kyseisessä vesistössä, ja alkuperäisissä purotaimenkannoissa saattaa meritaimeniin risteytymisen seurauksena olla jäljellä alkuperäisten meritaimenien geneettisiä ominaisuuksia. Purotaimenilla voisi olla käyttöä myös niissä harvoissa vesistöissä, joissa on vielä jäljellä alkuperäistä luonnollisesti lisääntyvää meritaimenta, joissa niitä voitaisiin käyttää täydentämään meritaimenpopulaatioita ja lisäämään niiden monimuotoisuutta (Jutila ja Kallio-Nyberg 2002). Samaan paikkaan istutettujen ja leimautuneiden taimenten risteytyminen on todennäköistä, ja hybridisaatiosta voi seurata geneettisesti sekä vaelluskäyttämisen suhteen monimuotoinen kanta. Paikallinen populaatio pitäisi yllä laajempaa lisääntymispopulaatiota, mutta kanta käyttäisi hyväkseen myös meren ravintovaroja, mistä seurauksena olisi kannan vahvistuminen.

1.2. Laitoskasvatuksen ongelmat ja hybridisaatio

Kalanviljelylaitoksilla kasvatetaan useita taimenkantoja. Jotkut luonnosta hävinneet kannat on otettu säilytysviljelyyn, kun niiden luonnollinen elinympäristö on tuhoutunut tai lisääntyminen on estynyt kotijoen patoamisen vuoksi. Laitoskasvatuksessa törmätään ennemmin tai myöhemmin kannan elinvoimaisuuden alenemiseen, sillä viljelyoloissa ei voida ylläpitää riittävän suurta populaatiota. Geneettisen muuntelun ylläpito onkin yksi kantojen suojeleohjelmien suurimmista ongelmista (esim. Allendorf ja Ryman 1987). Sukusiitoksella on havaittu olevan erityisen haitallisia vaikutuksia lohikalaille (Kincaid 1976, Gjerde ym. 1983). Useiden tutkimusten mukaan sukusiitos alentaa lisääntymis- ja kasvuominaisuuksia kun sukusiitoskerroin ylittää 10 % (Falconer 1989). Laitoskasvatus voi myös johtaa sellaisten geenien yleistymiseen, jotka alentavat kalojen elinkykyä luonnonoloissa, tai yksinkertaisesti heikentää paikallisdaptaatioita suosivaa valintaa (Myers ym. 2001), jolloin viljelylaitoksilla kasvatetut kalat eivät enää menesty luonnonoloissa.

Sukusiittoisten populaatioiden välinen hybridisaatio saattaa olla käyttökelpoinen keino vähentää sukusiitoksen tuomia ongelmia kalanviljelylaitoksilla ja kasvattaa efektiivistä populaatiokokoa. Hybridien elinkyky riippuu sukusiitettujen populaatioiden geneettisestä koostumuksesta (Gall 1987). Saman vesistön eri taimenpopulaatioiden risteyttämisellä voidaan saada aikaan geneettisesti monimuotoinen kanta ja vähentää sukusiitoksen aiheuttamia ongelmia tuomatta kantaan minkään vieraan vesistön taimenen geenejä.

Tämän tutkimuksen tarkoituksena on selvittää kahden taimenen laitoskannan välisten hybridien elossasäilyvyys munavaiheessa. Tutkimuksessa käytettiin luonnosta hävinnyttä Iijoen meritaimenta ja Iijoen latvaosassa sijaitsevan Ohtaogan purotaimenta. Työ on osa Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitoksen suunnittelemaa ja toteuttamaa kokonaisuutta, jonka tarkoituksena on selvittää hybridisaation käyttökelpoisuus laitoskantojen vahvistamisessa. Käyttökelpoisuuden selvittämiseksi tullaan tutkimaan ensimmäi-

sen ja myöhempien sukupolvien hybridien elinkykyä laitosoloissa ja luonnossa sekä hybridien ja emopopulaatioiden välisiä eroja. Samalla tutkitaan vaeltavan ja paikallisen taimenmuodon välisiä eroja.

2. Menetelmät

2.1. Emokannat

Tutkimuksessa risteytettiin meritaimenia ja purotaimenia RKTL:n viljelykannoista. Molemmat tutkimuksessa käytetyt emokannat olivat peräisin Iijoesta, joka laskee Pohjanlahden pohjoisosaan. Risteytyksiin käytettiin purotaimenia yhdestä ja meritaimenia kolmesta eri emokalastosta. Purotaimenet olivat peräisin vuonna 1992 perustetusta viljelykannasta, ja ne olivat kuoriutuneet vuonna 1993. Meritaimenet olivat kuoriutuneet vuosina 1989, 1991 ja 1996. Koe tehtiin vuonna 2001, jolloin purotaimenet olivat 8-vuotiaita ja meritaimenet 5-, 10- ja 12-vuotiaita.

Iijoen meritaimenen luonnonkanta on hävinnyt voimalaitoksen rakentamisen myötä. Kantaa on ylläpidetty kalanviljelylaitoksilla. Viljelykanta luokitellaan erittäin uhanalaiseksi (Kallio-Nyberg ym. 2001). Kanta on otettu ensi kertaa viljelyyn vuosina 1961-1971, ja se perustuu Iijokisuusta pyydystettyihin, kutemaan palaamassa olleisiin noin 300 yksilöön (Makkonen ym. 2000). Nykyisin Iijoki toimii meritaimenen laidunusjokena ja istutusvelvoite on 28 000 vähintään 18 cm:n pituista meritaimenta vuodessa (Jutila ym. 2002a). Meritaimenen luonnollinen lisääntyminen Iijoessa on kuitenkin mahdotonta vesistön rakentamisen vuoksi, ainoastaan satunnaista lisääntymistä Iijokisuussa voimalaitoksen alapuolella saattaa tapahtua (Kallio-Nyberg ym. 2001). Kannan säilyttäminen perustuu emokalaviljelyyn, istutuksiin alkuperäisille alueille ja kotiuttamiseen uusille alueille (Jutila ym. 2002b). Iijoen meritaimenta on kotiutettu maantieteellisesti läheiseen, ja muiden ominaisuuksiensa puolesta samankaltaiseen, Kiiminkijokeen, jonka alkuperäinen meritaimenkanta on hävinnyt (Jutila ym. 2002a). Kotiuttamisella pyritään palauttamaan joen alkuperäiseen eliöyhteisöön kuuluneet lajit ja tarjoamaan Iijoen taimenelle mahdollisuus luonnolliseen elämänsykliin. Istutustulokset ovat vaihdelleet istukkaiden iästä ja istutuspaikasta riippuen (Kemppainen ym. 1995).

Purotaimenen viljelykanta on muodostettu Ohtaojasta Iijoen yläjuoksulta pyydetyistä yksilöistä. Kannan laitoskasvatus aloitettiin vuonna 1966 noin sadalla yksilöllä, ja kantaa täydennettiin vuosina 1984-86 noin 150 yksilöllä. Ohtaoja oli aiemmin yksi meritaimenen tärkeä kutualue (Tapani Sormunen, ei julk.). Ohtaojan purotaimenpopulaatio on alkuperäinen eikä erityisemmin kärsi taimenkantoja yleisesti uhkaavista tekijöistä, joskin populaatio on harvinaisuutensa vuoksi silmälläpidettävä (Makkonen ym. 2000). On epäselvää, kuinka erilaistuneita taimenkannat olivat ennen Iijoen patoamista ja maantieteellistä isolaatiota.

2.2. Risteytyskokeiden kulku

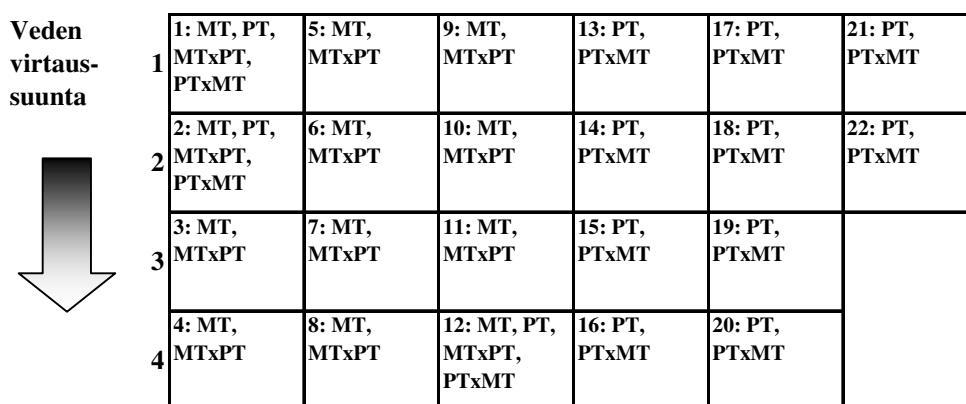
Risteytyskokeiden päämääränä oli selvittää puhtaiden ja hybridijälkeläisten elossäilyvyys munavaiheessa. Risteytykset tehtiin lokakuun alussa vuonna 2001, ja koe päättyi ennen munien kuoriutumista huhti-toukokuussa 2002. Meritaimennaaraat lypsettiin noin viikkoa aikaisemmin kuin purotaimennaaraat sukusolujen kypsyamisajassa olevan eron vuoksi. Koiraat lypsettiin samanaikaisesti. Purotaimennaaraiden mädin hedelmöittämistä varten pakastettiin sekä meri- että purotaimementen maitia. Meritaimennaaraiden mäti hedelmöitettiin tuoreella maidilla. Emokalojen pituus mitattiin.

Tutkimusta varten muodostettiin kaksi puhdasta kantaa (meritaimen x meritaimen ja purotaimen x purotaimen) sekä resiprookkiset hybridikannat (meritaimen x purotaimen ja purotaimen x meritaimen) (naaraan muoto on merkitty risteytyksiin ensimmäi-

seksi). Käytössä oli 22 meritaimenkoirasta, 22 purotaimenkoirasta, 66 meritaimennaarasta ja 66 purotaimennaarasta. Jokaisen koiraan maitia käytettiin hedelmöittämään kolmen meritaimennaaraan sekä kolmen purotaimennaaraan mätää. Jokaisen naaraan mädistä puolet hedelmöitettiin meritaimenkoiraan ja puolet purotaimenkoiraan maidilla. Näin muodostui yhteensä 264 perhettä, joista kutakin geneettistä kantaa oli 66 perhettä. Samoja koiraita ja naaraita siis käytettiin sekä puhtaiden että hybridijälkeläisten tuottamiseen, ja täyssisarperheiden välille muodostui puolisisarusuhteita. Yhden täyssisarperheen muodostamiseksi hedelmöitettiin noin puoli desilitraa mätää (keskimäärin noin 800 munaa) yhden koiraan maidilla.

Kaikkien 264 perheen munat asetettiin hautumaan 22 levyille, joiden etäisyys systeemin läpi virtaavan veden lähteeseen vaihteli. Kauempana sijaitsevilla levyillä pintavirtaus oli jonkin verran heikompi (kuva 1). Kullekin levyille laitettiin 12 perheen munat. Yksittäisen levyn munien vanhempina oli käytetty 7–12 (keskimäärin 8) eri koirasta ja 8–12 (keskimäärin 10) eri naarasta. Meritaimennaaraiden munat laitettiin levyille 1–12 ja purotaimennaaraiden munat levyille 1, 2, 12–22. Veden virtauksen vaihtelua lukuun ottamatta munien olosuhteet olivat yhdenmukaiset viljelylaitoksen standardiolot.

Jokaisen perheen kuolleet munat poistettiin ja laskettiin erikseen hautumisen aikana. Kuolleet munat poistettiin 1, 4, 7, 9, 12, 16, 17, 19 ja 23 viikon kuluttua lokakuun 2001 ensimmäisestä viikosta laskettuna. 4.3.2002 eli viikolla 23, noin 150 päivää emokalojen lypsämisen jälkeen, laskettiin sekä kuolleet että elävät munat. Korkeintaan 100 munaa perhettä kohden jätettiin jatkokasvatukseen, loput poistettiin. Osassa perheitä ei ollut enää 100 elävää munaa, joten jatkokasvatukseen jätettyjen munien lukumäärä vaihteli jonkin verran perhekohtaisesti. Munien elossasäilyvyys tarkastettiin ja kuolleet poistettiin 15.4. ja 7.5.2002. Kuoriutumisen alkoi 27.4.2002, 28–30 viikkoa lypsystä.



Kuva 1. Perheiden sijoittuminen eri hautomalevyille ja suhteessa veden virtaussuuntaan (MT = meritaimen, PT = purotaimen, 1 = voimakkain virtaus, 4 = heikoin virtaus).

2.3. Aineiston tilastollinen analyysi

SAS:in MEANS-proseduurilla tuotettiin aineiston keskiluvut. FREQ-proseduuria käytettiin tarkasteltaessa elossasäilyvyyttä eri hautomalevyillä ja linjojen sijoittumista eri veden virtaustasoille. Eri muotojen keskimääräisiä pituuksia verrattiin Wilcoxonin testillä (NPAR1WAY-proseduuri). Eri muuttujien vaikutus munien elossasäilyvyyteen analysoitiin käyttäen yleistettyä lineaarista mallia (GENMOD-proseduuri). Yleistetyt lineaariset mallit sopivat käytettäväksi biologialle tavanomaisille ei-normaalisti jakautuneille aineistoille, sillä malli ei aseta oletuksia jakauman normaalisuudesta. Yleistet-

tyjä lineaarisia malleja käytetään erityisesti binomi- ja Poisson-jakautuneille aineistoille. Aineistoa ei saatu mallinnetuksi sovitettuna binomijakaumaan, minkä vuoksi käytettiin negatiivista binomijakaumaa sekä log-linkkifunktiota.

Vasteena oli elävien munien määrä ja selittävinä muuttujina linja, hautomalevy sekä munien kokonaismäärästä logaritmuunnos, koska munien kokonaismäärän ja elossasäilyvyyden suhde ei ollut lineaarinen. Elävien määrää käytettiin vasteena osuuden sijasta, koska käytettävissä olleilla muuttujilla ei kyetty selittämään osuudessa ollutta hajontaa riittävän hyvin. Hautomalevy sinällään sisältää paljon muuttujia, eli kullekin levyille sijoitettujen perheiden vanhempien ominaisuudet (ikä, pituus ym.) sekä ympäristöolosuhteisiin liittyvän vaihtelun (veden virtaustaso ym.), joten näitä ei ollut syytä lisätä malliin. Mainittujen muuttujien vaikutukset munien elossasäilyvyyteen eivät myöskään olleet tilastollisesti merkitseviä. Aineisto analysoitiin erikseen jaksoilla lokakuu–maaliskuu, lokakuu–joulukuu, joulukuu–maaliskuu ja maaliskuu–toukokuu. Munien kokonaismääränä pidettiin kunkin ajanjakson alussa elossa olleiden munien määrää. Koska jokaisen koiraan maidilla hedelmöitettiin kuuden eri naaraan mätiä, koiraan toistovaikutusta tarkasteltiin käyttämällä koiraan yksilökoodia linjojen sisällä toistomittausyksikkönä. Toistojen välinen riippuvuusrakenne estimoitiin käyttämällä unstructured-optiota. Lisäksi käytettiin contrast-testiä jäljittämään eri ryhmien (hybridit, puhtaat, maternaaliset ja paternaaliset linjat) välillä olevia eroja. Aikavälillä joulukuu–maaliskuu, jolloin hajonta oli suurta, jätettiin mallin toimivuuden vuoksi aineistosta huomioimatta ne perheet, joiden elossasäilyvyys maaliskuuhun asti oli alle 5 %.

3. Tulokset

3.1. Emokantojen pituudet

Kokeessa käytetyt meritaimenet olivat sekä koiraiden että naaraiden kohdalla suurempia kuin purotaimenet (taulukko 1). Pituudet erosivat toisistaan merkitsevästi Wilcoxonin keskiarvotestin mukaan (naaraiden ero $Z = 6,44$, $p < 0,0001$, koiraiden ero $Z = 6,65$, $p < 0,0001$). Pituudet eivät olleet jakautuneet normaalisti.

Taulukko 1. Risteytyksiin käytettyjen meri- ja purotaimenten pituudet.

Laji	sukupuoli	keskiarvo (cm)	<i>s</i>	min - max	n
Meritaimen	naaraat	63,7	10,8	43,8-81,5	66
	koiraat	66,0	86,1	43,2-80,0	22
Purotaimen	naaraat	54,8	5,1	43,8-67,0	66
	koiraat	60,1	4,1	53,0-70,0	22

3.2. Keskimääräinen elossasäilyvyys

Puhtailta meritaimenilla keskimääräinen elossasäilyvyys 4.3.2002 asti, 23 viikkoa kokeen aloituksesta, oli 75,1 %. Joulukuussa 2001, 12 viikkoa kokeen aloituksesta, oli elossa 89,2 %, joista maaliskuussa 2002 oli elossa 82,4 %. Maaliskuussa jatkokasvatukseen jätetyistä munista oli toukokuussa elossa 92,1 %. Puhtailta purotaimenilla munien keskimääräinen elossasäilyvyys oli maaliskuulle 2002 asti 63,3 %. Joulukuussa 2001 elossa oli 95,1 % ja maaliskuussa näistä 66,1 %. Maaliskuussa jatkokasvatukseen jätetyistä munista elossa oli toukokuussa 95,0 %.

Meritaimennaaraiden ja purotaimenkoiraiden risteytyksistä tuloksena olleiden munien elossasäilyvyys maaliskuulle 2002 asti oli 56,7 %. Joulukuussa keskimääräinen elossasäilyvyys oli 88,6 %, ja näistä oli elossa maaliskuussa 61,1 %. Jatkokasvatetuista munista oli toukokuussa elossa 91,6 %. Purotaimennaaraiden ja meritaimenkoiraiden munien elossasäilyvyys oli maaliskuulle 2002 asti 66,2 %. Joulukuussa 2001 elossasäilyvyys oli 95,0 %. Joulukuussa elossa olleista säilyi hengissä maaliskuulle 69,2 %. Jatkokasvatukseen jätettyjen munien elossasäilyvyys oli 97,9 % (taulukko 2).

Samaa maternaalista linjaa olevien munien elossasäilyvyys muistutti toisiaan. Kuitenkin haudonnan keskivaiheessa meritaimennaaraan hybridimunien elossasäilyvyys näytti olevan puhtaita munia huonompi. Purotaimennaaraiden munien elossasäilyvyys oli huonompi kuin meritaimennaaraiden. Mikäli aineistosta jätettiin huomiotta ne perheet, joissa elossasäilyvyys maaliskuuhun asti on alle 20 % (taulukko 3), meritaimen x purotaimen –hybridien huonomuus puhtaisiin meritaimeniin verrattuna häviää, ja purotaimenen maternaalisten linjojen elossasäilyvyys tulee meritaimenen maternaalisia linjoja paremmaksi. Siten juuri näiden erittäin huonosti menestyneiden perheiden suuren määrän johtuu meritaimen x purotaimen –hybridien sekä puhtaiden purotaimenien ja purotaimen x meritaimen –hybridien huonompi elossasäilyvyys puhtaisiin meritaimeniin verrattuna. Meritaimen x purotaimen –hybrideillä kyseisiä huonoja perheitä on kuitenkin muita enemmän. Munien elossasäilyvyyden jakautumisesta näkyy myös niiden perheiden, joiden kaikki munat olivat kuolleita, suuri määrä joulun ja maaliskuun välisenä aikana (kuva 2). Eri linjojen perustamiseen käytetty munamäärä

vaihteli jonkin verran (taulukko 4). Kuolleisuus oli suurta heti hedelmöityksen jälkeen sekä etenkin haudonnan loppuvaiheilla maaliskuussa (kuva 3).

Taulukko 2. Linjojen keskimääräinen elossasäilyvyys eri linjoilla koko aikajaksolla (joulukuu–maaliskuu), lokakuusta joulukuuhun, joulukuusta maaliskuuhun sekä jatkokasvatetuista munista maaliskuusta toukokuuhun (MT = meritaimen, PT = purotaimen, s = keskihajonta).

Linja		Elävien munien osuus			
		koko aika	loka - joul	joulu - maalis	maalis - touko
MT x MT n=66	keskiarvo	75,1 %	89,2 %	82,4 %	92,1 %
	s	0,258	0,160	0,208	0,137
	min - max	0,185 - 0,983	0,301 -	0,248 - 0,991	0,220 - 1,000
PT x PT n=66	keskiarvo	63,3 %	95,1 %	66,1 %	95,0 %
	s	0,376	0,07	0,383	0,142
	min - max	0 - 0,983	0,646 - 1,000	0 - 0,992	0 - 1,000
MT x PT n=66	keskiarvo	56,7 %	88,6 %	61,1 %	91,6 %
	s	0,361	0,164	0,359	0,156
	min - max	0 - 0,982	0,316 - 1,000	0 - 0,992	0,120 - 1,000
PT x MT n=66	keskiarvo	66,2 %	95,0 %	69,2 %	97,9 %
	s	0,366	0,071	0,373	0,040
	min - max	0 - 0,994	0,605 - 1,000	0 - 0,996	0,820 - 1,000

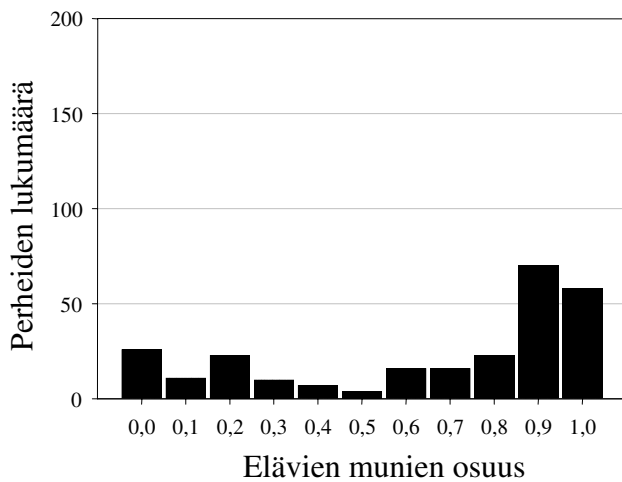
Taulukko 3. Keskimääräinen elossasäilyvyys eri linjoilla (lokakuusta maaliskuuhun), kun aineistosta on poistettu ne perheet, joissa elossasäilyvyys on 20 % tai pienempi (MT = meritaimen, PT = purotaimen, s = keskihajonta)

Linja	Elävien munien osuus	
MT x MT n=64	keskiarvo	76,9 %
	s	0,241
	min-max	0,203-0,982
PT x PT n=51	keskiarvo	80,7 %
	s	0,217
	min-max	0,206-0,983
MT x PT n=48	keskiarvo	75,1 %
	s	0,230
	min-max	0,205-0,983
PT x MT n=51	keskiarvo	83,3 %
	s	0,203
	min-max	0,238-0,994

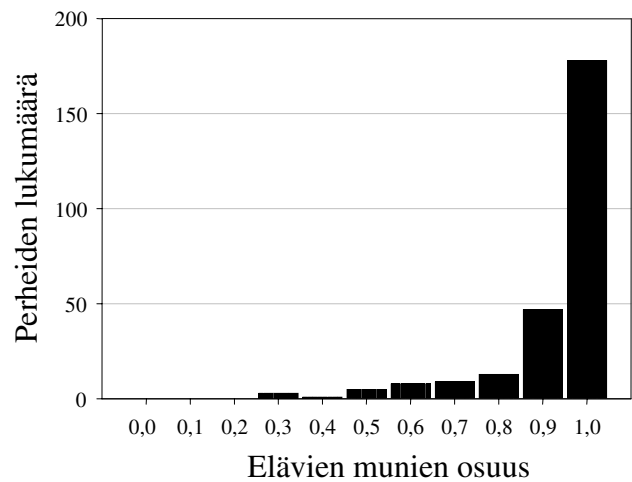
Taulukko 4. Keskimääräinen alkuperäinen munamäärä eri taimenmuotojen naarailla sekä eri linjoilla (MT = meritaimen, PT = purotaimen, s = keskihajoitus).

	Munamäärä			
	keskiarvo	s	min	max
MT-naaraat	809,4	137,1	499	1 177
PT-naaraat	807,7	126,6	498	1 274
MT x MT	828,3	142,0	534	1 177
PT x PT	812,3	134,3	498	1 274
MT x PT	790,5	130,4	499	1 134
PT x MT	803,1	119,3	546	1 142

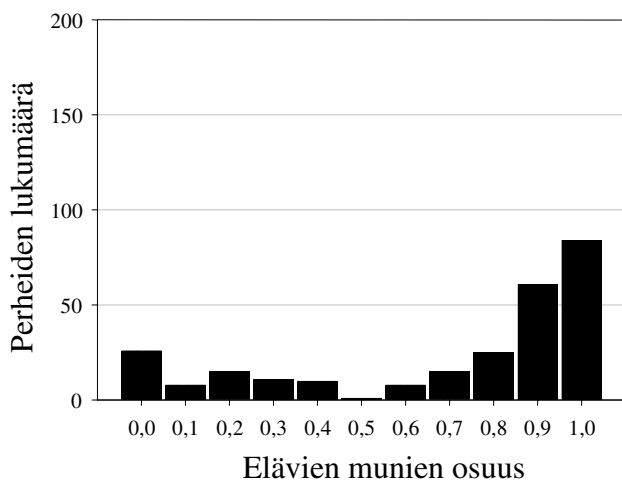
lokakuu 2001 - maaliskuu 2002



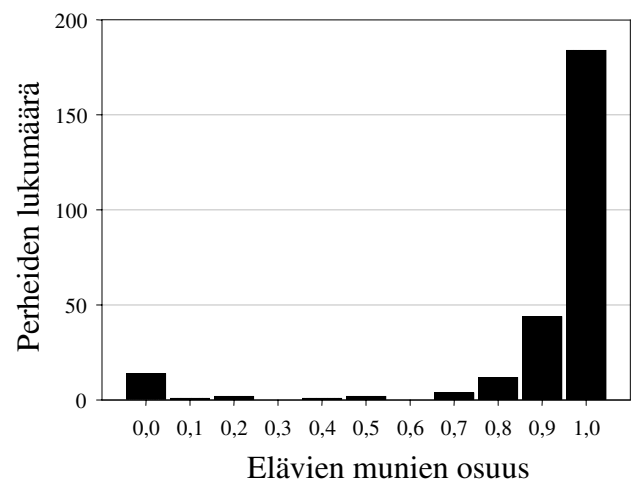
lokakuu - joulukuu 2001



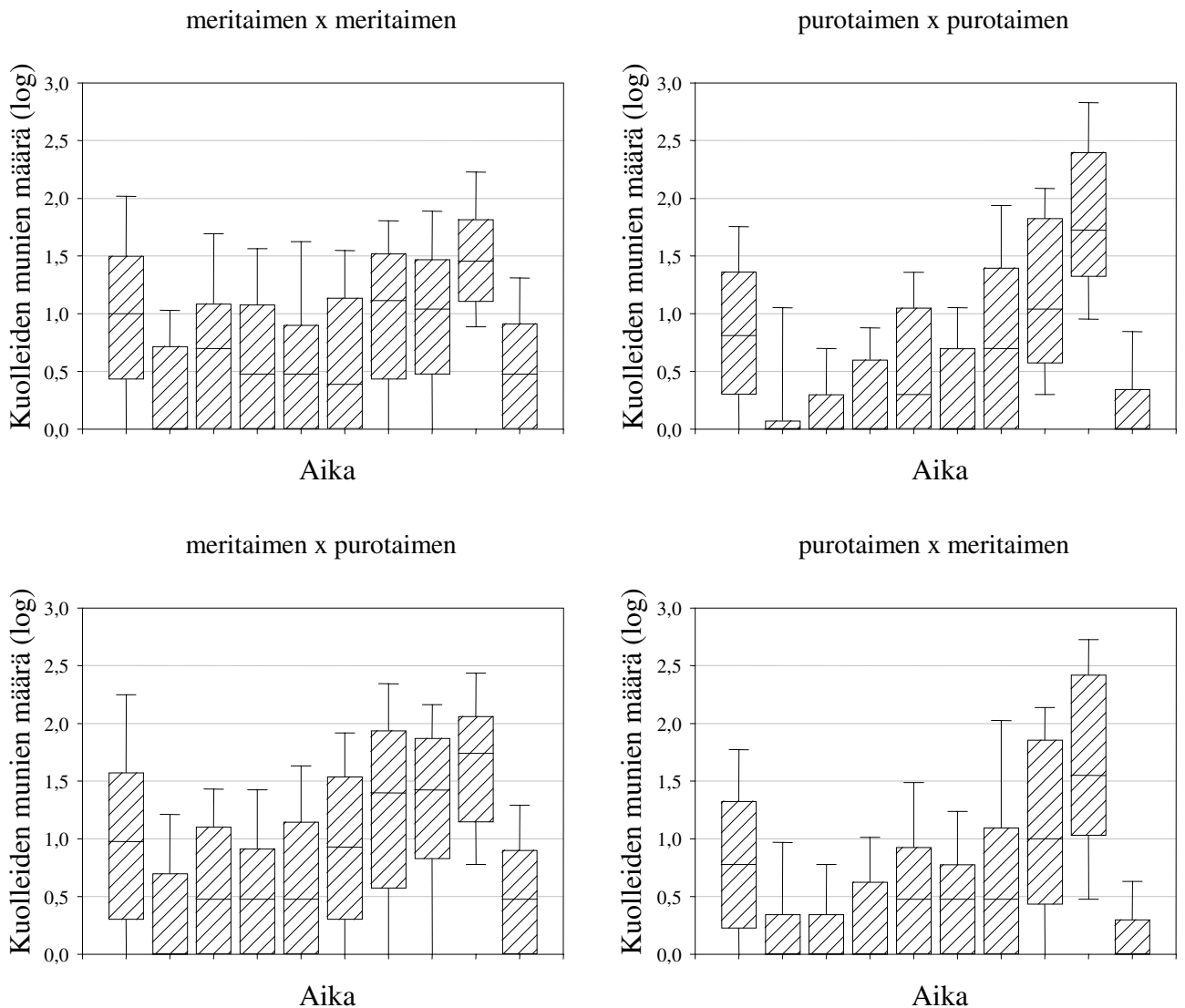
joulukuu 2001 - maaliskuu 2002



maaliskuu - toukokuu 2002



Kuva 2. Munien elossäilyvyyden jakauma eri ajanjaksoina.



Kuva 3. Kuolleiden munien määrä (log-muunnettu) eri linjoilla 1, 4, 7, 9, 12, 16, 17, 19, 23 ja 32 viikkoa kokeen aloituksesta.

3.3. Puhtaiden ja hybridimunien väliset erot

Analysoitaessa aineisto lokakuun 2001 alusta maaliskuulle 2002 ottaen huomioon linja- ja perheen sijainti hautomalevyillä ja munien perhekohtainen kokonaismäärä sekä isän toistomittausvaikutus, lähenei linjan vaikutus tilastollista merkitsevyyttä koko tarkastelujaksolla lokakuu–maaliskuu ($p = 0,07$). Kahdessa osassa tarkasteltuna vain jaksolla joulukuu–maaliskuu oli linjan vaikutus lähellä tilastollista merkitsevyyttä ($p = 0,08$) (taulukko 5).

Taulukko 5. Tilastollisessa analyysissä käytettyjen muuttujien vaikutus elossasäilyneiden munien määrään (Koko aika = lokakuu–maaliskuu. Elävien munien määrä = elävien munien määrä aikajakson lopussa. Munien määrä (log) = logaritmi munien kokonaismäärästä aikajakson alusta. Linja = risteytysyhdistelmät (4 kpl)).

Toistomittaussubjekti: koiraan yksilökoodi (linjoittain)					
Vaste:		Muuttujat:			Devianssi
Elävien munien määrä		Linja	Levy	Munien määrä (log)	
Koko aika	khi ²	6,92	25,34	10,26	314,93
	df	3	21	1	238
	p	0,07	0,23	0,001	
Loka - joul	khi ²	1,14	33,16	38,56	269,17
	df	3	21	1	238
	p	0,77	0,04	<0,001	
Joulu - maalis	khi ²	6,75	24,87	22,73	247,43
	df	3	21	1	212
	p	0,08	0,25	<0,001	
Maalis - touko	khi ²	1,73	29,37	13,61	326,56
	df	3	21	1	225
	p	0,63	0,11	<0,001	

Puhtaiden ja hybridimunien välinen ero oli tilastollisesti merkitsevä meritaimenrailla ($p < 0,05$). Puhtailla munilla oli parempi menestys. Purotaimenraiden munissa puhtaiden ja hybridien ero ei ollut merkitsevä, kuitenkin samansuuntainen. Tarkasteltaessa haudonnan alkuvaihetta joulukuulle 2001, hybridien ja puhtaiden välillä ei havaittu tilastollisesti merkitsevää eroa munien elossasäilymisessä. Puhtaat munat menestyivät sekä meri- että purotaimenrailla paremmin, joskin erot ovat pieniä. Haudonnan keskivaiheessa, joulukuusta 2001 maaliskuun 2002 ensimmäiselle viikolle, jolloin kokeen aloituksesta oli kulunut 23 viikkoa, oli puhtaiden ja hybridien välinen ero tilastollisesti merkitsevä ($p < 0,05$). Puhtailla oli parempi menestys. Meritaimenrailla puhtaiden ja hybridien välillä oli merkitsevä ero ($p < 0,05$) puhtaiden hyväksi. Myös purotaimenrailla puhtailla munilla oli parempi menestys, mutta se ei ollut tilastollisesti merkitsevä. Haudonnan loppuvaiheessa merkitseviä eroja puhtaiden ja hybridien välillä ei ollut, mutta haudonnan loppuvaiheessa puhtaiden munien menestys oli hiukan parempi meritaimenrailla ja hybridien menestys oli hiukan puhtaita munia parempi purotaimenilla (taulukko 6).

3.4. Maternaalisten ja paternaalisten linjojen väliset erot

Meritaimenten ja purotaimenten maternaalisten tai paternaalisten linjojen väliset erot munien elossasäilyvyydessä eivät olleet tilastollisesti merkitseviä puhtaiden eivätkä hybridien kohdalla missään haudonnan vaiheessa. Tarkasteltaessa haudonnan alkuvaihetta lokakuusta joulukuuhun purotaimenen maternaaliset linjat menestyivät paremmin kuin meritaimenen maternaaliset linjat, sekä puhtaiden että hybridien kohdalla. Keski-vaiheessa joulukuusta maaliskuuhun meritaimenen munilla oli parempi elossasäilyvyys kuin purotaimenen munilla. Haudonnan loppuvaiheessa maaliskuusta toukokuuhun, kun tarkasteltiin jatkokasvatukseen jätettyjen munien elossasäilyvyyttä, purotaimenen maternaaliset linjat menestyivät jälleen meritaimenen maternaalisia linjoja

paremmin sekä puhtaiden että hybridien kohdalla. Paternaalisten linjojen väliset erot olivat samansuuntaisia kuin maternaalisten linjojen, poikkeuksena viimeinen tarkastelujakso (maalis–toukokuu), jolloin meritaimenkoiraiden hedelmöittämiä munien elossasäilyvyys oli purotaimenkoiraiden hedelmöittämiä parempi (taulukko 6).

Taulukko 6. Puhtaiden ja hybridien sekä maternaalisten ja paternaalisten linjojen väliset erot (taulukossa 5 esitellyn mallin tuloksista), kun tarkastellaan koko aikajaksoa (lokakuu–maaliskuu), sekä erikseen jaksoja lokakuu–joulukuu, joulukuu–maaliskuu ja maaliskuu–toukokuu (MT = meritaimen, PT = purotaimen).

df=1	Koko aika			Loka - joul			Joulu - maal			Maalis - touko		
	khi ²	p	parempi	khi ²	p	parempi	khi ²	p	parempi	khi ²	p	parempi
Puhtaat vs. hybridit												
kaikki	2,48	0,12	puhdas	0,03	0,87	puhdas	3,89	<0,05	puhdas	0,02	0,90	hybridi
MT-naaraat	6,39	0,01	puhdas	0,00	0,99	puhdas	4,14	0,04	puhdas	0,03	0,87	puhdas
PT-naaraat	0,01	0,94	puhdas	0,20	0,66	puhdas	0,75	0,39	puhdas	1,11	0,29	hybridi
MT- vs. PT-naaraat												
kaikki	0,08	0,78	MT	0,99	0,32	PT	1,05	0,31	MT	0,97	0,32	PT
puhtaat	1,21	0,27	MT	1,03	0,31	PT	1,48	0,22	MT	0,60	0,44	PT
hybridit	0,24	0,63	MT	0,89	0,35	PT	0,56	0,46	MT	1,38	0,24	PT
MT- vs. PT-koiraat												
kaikki	1,94	0,16	MT	0,02	0,89	PT	0,43	0,51	MT	0,20	0,65	MT

Maternaalisten ja paternaalisten linjojen vertailua vaikeuttaa se, että purotaimennaaraiden munille käytetty maito oli pakastettua. Lisäksi ympäristöolosuhteissa saattoi olla vaihtelua. Joillakin levyillä esiintyi harmaahometta. Meritaimen- ja purotaimennaaraiden munat oli pääsääntöisesti sijoitettu eri hautomalevyille. Ainoastaan kolmella levyllä oli munia kaikista neljästä geneettisestä linjasta. Perheiden linjakohtainen lukumäärä levyillä vaihteli, ja eri linjoille käytetyt vanhemmat olivat paljolti eri yksilöitä näillä kolmella levyllä, joten näiden levyjen tarkastelu ei todennäköisesti johda aivan totuudenmukaisiin johtopäätöksiin (taulukko 7).


Taulukko 7. Munien keskimääräinen elossasäilyvyys (lokakuu–maaliskuu) kolmella kaikille linjoille yhteisellä hautomalevyllä (MT = meritaimen, PT = purotaimen).

Linja	Elossasäilyvyys (%)			
	Levy 1	Levy 2	Levy 12	Keskiarvo
MT x MT	80,7 (n=2)	61,4 (n=7)	89,3 (n=2)	77,1 (n=11)
PT x PT	57,2 (n=2)	97,2 (n=1)	45,1 (n=2)	66,5 (n=5)
MT x PT	65,6 (n=7)	41,2 (n=2)	70,9 (n=4)	59,2 (n=13)
PT x MT	14,3 (n=1)	92,9 (n=2)	65,4 (n=4)	57,5 (n=7)

3.5. Muut munien elossasäilymiseen vaikuttaneet tekijät

Haudonnan alkuvaiheessa, lokakuusta joulukuuhun, kun merkitseviä eroja puhtaiden ja hybridien väliltä ei löytynyt, oli hautomalevyn vaikutus munien elossasäilymiseen tilastollisesti merkitsevä ($p < 0,05$). Loppuvaiheessa, jossa tilanne oli samankaltainen, ei levyn merkitys ollut aivan merkitsevä ($p = 0,11$) (taulukko 5). Eri hautomalevyjen

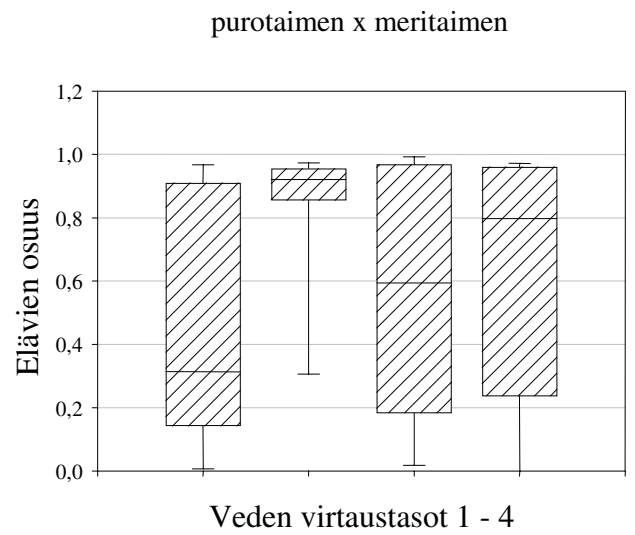
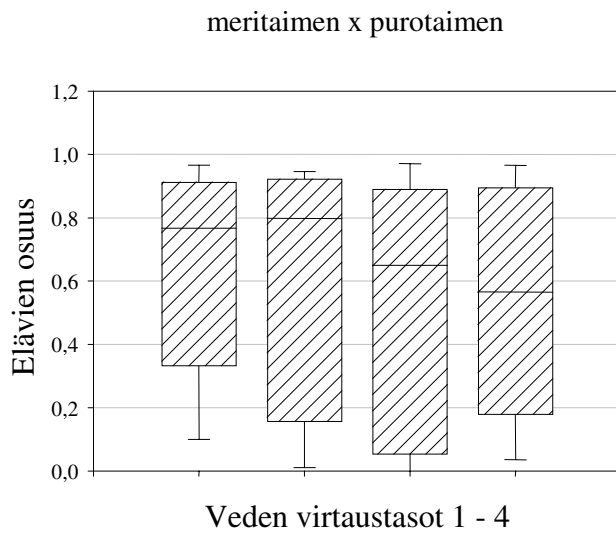
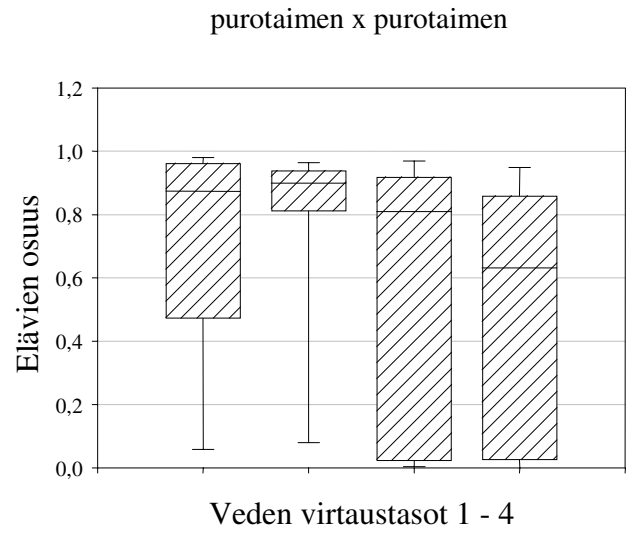
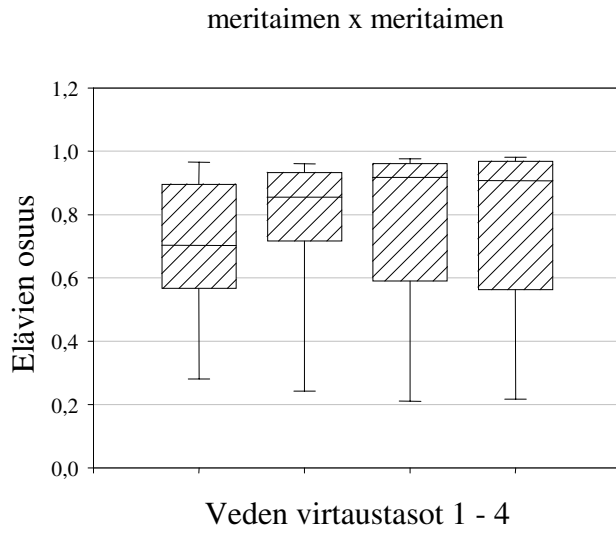
välillä oli eroja munien elossasäilyvyydessä (kuva 4). Erot voivat johtua joko levyillä käytettyjen koiraiden ja naaraiden yksilöllisestä vaikutuksesta munien elinkelpoisuuteen, levyn pintavirtauksen voimakkuudesta ja siihen liittyvistä happipitoisuuden ja lämpötilan eroavaisuuksista, tai mahdollisesti levyjen olosuhteiden vaihtelusta esimerkiksi homeen, bakteerien tai pilaantumaahtineiden kuolleiden munien vuoksi.

Veden virtaus-suunta 	1	1: 59,8%	5: 62,2%	9: 62,3%	13: 58,2%	17: 73,8%	21: 63,1%
	2	2: 68,6%	6: 79,0%	10: 78,9%	14: 64,8%	18: 79,2%	22: 81,2%
	3	3: 52,9%	7: 57,0%	11: 88,7%	15: 61,7%	19: 53,0%	
	4	4: 54,6%	8: 59,3%	12: 76,1%	16: 70,4%	20: 32,6%	

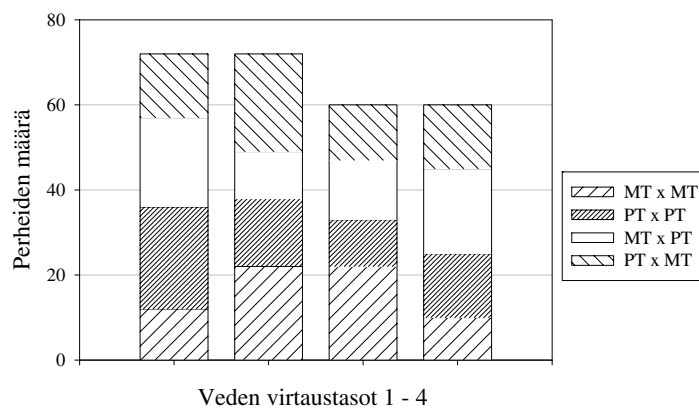
Kuva 4. Keskimääräinen elossasäilyvyys eri hautomalevyillä (maaliskuuhun 2002 asti).

Kullakin levyllä oli käytetty 7–12 koirasta ja 8–12 naarasta, joten joidenkin yksilöiden munia oli useimmilla levyillä enemmän kuin yksi perhe. Joidenkin levyjen munien muita huonompi elossasäilyvyys voi siten osittain olla seurausta kyseisille levyille sattumalta osuneiden huonompien isä- ja emoyksilöiden vaikutuksesta. Toisaalta joillakin levyillä oli useita perheitä, joissa elossasäilyvyys oli 0 %, mikä viittäisi muita levyjä huonompiin olosuhteisiin. Mahdollista on myös, että kyseessä on heikkolaatuisten vanhempien ja kyseiselle linjalle huonommin sopivan veden virtaustason yhteisvaikutus.

Veden eri virtaustasoilla menestyminen näyttäisi olevan yhteydessä paternaaliseen linjaan. Meritaimenkoiraiden jälkeläiset näyttäisivät menestyneen paremmin heikommasa virtauksessa (poikkeuksena hybridien paras menestys virtauksen tasolla 2). Purotaimenkoiraiden jälkeläiset puolestaan näyttäisivät menestyneen paremmin voimakkaammassa virtauksessa (kuva 5). Eri linjoja ei ole sijoitettu tasaisesti eri virtaustasoille (kuva 6), mikä on mahdollisesti vaikuttanut niiden kokonaismenestykseen. Meritaimen x purotaimen –hybridejä on kovin vähän virtaustasolla 2, jolla menestys näyttäisi olevan yleispätevästi paras. Hautomalevyn vaikutus huomioitiin kuitenkin tilastollisessa mallissa, joten meritaimen x purotaimen –hybridien puhtaita meritaimenia huonompi menestys ei voinut johtua pelkästään siitä.



Kuva 5. Eri linjojen menestyminen veden eri virtaustasoilla.



Kuva 6. Linjojen sijoittuminen veden eri virtaustasoille (MT = meritaimen, PT = purotaimen).

4. Pohdinta

4.1. Munien elossasäilyvyys

Munien elossasäilyvyys oli purotaimennaaraiden kohdalla huomattavasti heikompi kuin aiemmissa tutkimuksissa. Refstien ja Gjedremin (1975) tekemässä tutkimuksessa purotainten puhtaista munista selvisi hengissä silmäpistevaiheeseen asti 97 % ja kuoriutui 96 %. Blancin ja Chevassusin (1979) kokeessa puhtaiden purotainten munien elossasäilyvyys silmäpistevaiheessa oli 85,0 %, ja näistä kuoriutui 97,7 %. Refstie ja Gjedrem käyttivät risteytyskokeisiin luonnosta pyydystettyä villikantaa. Blanc ja Chevassus puolestaan käyttivät viljelylaitoksilta peräisin olleita kantoja. Purotainten maternaalista linjaa olevien puhtaiden ja hybridimunien suurin piirtein samanlainen elossasäilyvyys tässä tutkimuksessa vastaa Refstien ja Gjedremin tuloksia.

Meritaimennaaraiden munien elossasäilyvyys oli myös vähäisempää kuin Refstien ja Gjedremin havaitsema 81 % puhtailla meritaimen munilla. Kirjallisuudessa on raportoitu huomattavan erilaisia lisääntymistuloksia eri risteytyksille, mikä voidaan ainakin osin selittää kunkin kokeen erilaisilla olosuhteilla ja risteytyksiin käytettyjen yksilöiden laadulla sekä niiden sukusolujen kypsytydellä (Chevassus 1979). Käytettyjen viljelykantojen geneettinen yksipuolistuminen sukusiitoksen ja pienen efektiivisen populaatiokoon seurauksena (Falconer ja McKay 1996) saattaa osaltaan selittää tässä tutkimuksessa havaitun heikohkon elossasäilyvyyden. Munavaiheen kuolleisuuden on havaittu kasvavan sukusiitoksen seurauksena ainakin kirjolohella (*Oncorhynchus mykiss*) (Gjerde ym. 1983, Kincaid 1976, Su ym. 1996) ja lohella (*Salmo salar*) (Ryman 1970).

Koska purotaimennaaraat lypsettiin munasolujen kypsymisessä olevan eron vuoksi viikkoa myöhemmin kuin meritaimennaaraat, ne hedelmöitettiin pakastetulla maidilla, mikä saattaisi osaltaan selittää huonomman kokonaismenestyksen puhtaisiin meritaimen muniin verrattuna. Eurooppalaisella monnilla (*Silurus glanis*) on havaittu pakastetulla maidilla hedelmöitettyjen munien joukossa enemmän epämuodostuneita alkioita ja kuoriutuneiden munien osuudeksi keskimäärin 45,2 % verrattuna kontrolliryhmän 70,6 %:iin (Linhart ym. 1993). Vaihtoehtoisena selityksenä on, että purotainten mahdollisesti kärsii meritaimenta enemmän geneettisen monimuotoisuuden häviämisestä laitostuskasvatuksen seurauksena. Vaeltavat populaatiot omaavat yleensäkin vähemmän geneettistä muuntelua kuin paikalliset (Gyllensten 1985).

Taimenien kaltaisilla syyskutuisilla lajeilla on munien kuolleisuudessa yleensä havaittavissa kaksi huippua, toinen heti kudun jälkeen (Peterson ym. 1977) ja toinen kehittymiskauden lopulla edeltäen kuoriutumista (Tiitinen 1982). Tässä tutkimuksessa havaittiin matalampi huippu heti hedelmöityksen jälkeen ja korkea huippu haudonnan loppuvaiheilla maaliskuussa (kuva 3). Maaliskuun jälkeen kuolleisuus oli vähäistä, joskin on huomioitava, että kuolleiden määrä laskettiin jatkokasvatukseen jätetyistä korkeintaan 100 munasta perhettä kohti. Munamäärän vähennyksen jälkeen summittainen homehtumisriski pieneni, mikä lienee vähentänyt kuolleisuutta.

4.2. Hybridisaation vaikutus elinkykyyn

Hybridin vanhempiaan parempaa elinkykyä eli heteroosia on havaittu lohikaloilla useissa kantojen välisissä risteytyksissä: puronierillä (*Salvelinus fontinalis*) kasvussa ja elossasäilyvyydessä (Webster ja Flick 1981), kirjolohella painossa (Gall 1969, Ayles ja Baker 1983), elossasäilyvyydessä (Ayles ja Baker 1983), munakoossa, munan ti-

lavuudessa (Gall 1969) ja hopealohella (*Oncorhynchus kisutch*) kasvussa (Hershberger 1978). Monissa muissakin risteytyskokeissa ja luonnossa tapahtuvissa risteytymisissä on myös havaittu hybridien hyvää, lähes vanhempiensa tasolle yltävää elinkykyä, etenkin lajinsisäisissä ja suvunsisäisissä risteytymisissä. Sukujen välinen hybridisaatio harvemmin tuottaa kovinkaan paljon elinkelpoisia ja lisääntymiskykyisiä jälkeläisiä (Refstie ja Gjedrem 1975, Blanc ja Chevassus 1979, Chevassus 1979).

Tässä tutkimuksessa purotaimennaaraiden puhtaat ja hybridimunat säilyivät hengissä yhtä hyvin. Haudonnan viimeisessä vaiheessa purotaimennaaraiden hybridimunilla oli jopa havaittavissa puhtaita parempaa menestystä. Maternaalinen vaikutus munien elossasäilymiseen on havaittu puronieriän ja harmaanieriän risteytyksissä suurimmaksi ennen silmäpistevaihetta (Ayles 1974). Loppuvaiheessa, kun munan laatu ei enää vaikuta niin paljon kehittyvän poikasen elinkykyyn, saatetaan saada vihjeitä hybridin myöhemmästä elinkyvystä. Tässä tutkimuksessa purotaimen x meritaimen -hybridien (ei tilastollisesti merkitsevä) paremmuus viimeisessä tarkasteluvaiheessa saattaisi vihjata heteroosi-ilmiöön myöhemmissä elämänvaiheissa. Meritaimennaaraan ja purotaimenkoiraan hybridit taas menestyivät puhtaita meritaimenia huomattavasti paremmin. Meritaimen x purotaimen -hybridien kuolleisuus näyttää lisääntyvän joulukuusta alkaen, kun muilla geneettisillä linjoilla on havaittavissa selvempi huippu maaliskuussa (kuva 3).

4.3. Maternaalisen ja paternaalisen linjan vaikutus elinkykyyn

Maternaalisten piirteiden adaptiivista merkitystä pidetään nykyisin tärkeänä (Mousseau ja Fox 1998). Koska emokala ilman muuta vaikuttaa munien kokoon ja laatuun enemmän kuin isä, ovat maternaaliset vaikutukset munavaiheen elossasäilyvyydessä odotettuja (Nagler ym. 2000). Maternaalisen linjan on havaittu vaikuttavan kirjolohella kantojen välisissä risteytyksissä munien elossasäilymiseen (Negus 1999, Nagler ym. 2000). Kuitenkin myös isällä on havaittu olevan jonkin verran vaikutusta munan kokoon ja sitä kautta myös kehittyvien poikasten elinympäristöön (Pakkasmaa ym. 2001) sekä elossasäilyvyyteen (Nagler ym. 2000).

Tässäkin tutkimuksessa munien elossasäilyvyys näyttäisi olevan yhteydessä emokalan muotoon, vaikkakaan erot maternaalisten linjojen välillä eivät olleet merkitseviä. Samaa maternaalista linjaa olevien puhtaiden ja hybridimunien elossasäilyvyys muistutti enemmän toisiaan kuin toista maternaalista linjaa (taulukko 2). Kuitenkin myös paternaalisella linjalla on selvästi vaikutusta munien elossasäilymiseen (kuva 5). Purotaimennaaraiden munien meritaimennaaraiden munia parempaa elossasäilyvyyttä, mikä on päinvastainen tulos kuin tässä tutkimuksessa, on aiemmassa tutkimuksessa selitetty suuremmalla munakoolla (5,3 mm vs. 5,0 mm) (Refstie ja Gjedrem 1975). Tässä tutkimuksessa munien kokoa ei mitattu.

4.4. Yksisuuntainen hybridisaatio

Monissa tapauksissa (50 tutkimusta 80:sta) maternaalisesti periytyvän mitokondrio-DNA:n tai paternaalisesti periytyvän Y-kromosomaalisen DNA:n tutkimus on osoittanut hybridisaation tapahtuneen vain yhden lajin koiraiden ja toisen lajin naaraiden välillä (Wirtz 1999). Esimerkiksi puronieriän ja nierien (*Salvelinus alpinus*) hybridisaation on havaittu tapahtuvan aina nierinänaaraan ja puronieriäkoiraan välillä (Bernatchez ym. 1995). Hybridisaation suunta saattaa kuitenkin olla erilainen toisessa ympäristössä. Esimerkiksi taimenen ja lohen hybridien emolajiksi on eräässä tutkimuksessa havaittu taimen (McGowan ja Davidson 1992) ja toisessa tutkimuksessa lohi (Youngson ym. 1993). Hybridisaation suunta saattaa riippua ympäristötekijöistä tai populaatioiden geneettisistä eroista (Wirtz 1999). Vaikka resiprookista hybridisaatiota tapahtuukin monilla lajeilla, voidaan eri yhdistelmistä usein havaita hyvin erisuuruiset osuudet

(esim. Dowling ym. 1989). Tulkinta resiprookkisesta hybridisaatiosta voi olla myös väärä, sillä molempien taksonien mitokondrio-DNA:n havaitseminen voi johtua hybridikoiraisten takaisinristeytyemisestä isälajin naaraiden kanssa (esim. Bradley ym. 1991). Myöhempien sukupolvien hybridien erottaminen F_1 -hybrideistä voi olla hankalaa. Alalajitasolla resiprookkinen hybridisaatio on yleisempää kuin lajitasolla, mutta edelleen suurempi osuus (8/14) tutkituista hybridisaatioista on havaittu yksisuuntaisiksi (Wirtz 1999).

Vain toisen taksonin mitokondrio-DNA:n tai Y-kromosomaalisten geenien löytyminen hybrideistä voi johtua pretsygoottisista tai posttsygoottisista syistä. Pretsygoottinen syy estää toisensuuntaisen risteytymisen tapahtumisen. Syy saattaa olla esimerkiksi käyttäytymiseen liittyvä. Toisen sukupuolen valikoivuuden vuoksi hybridisaatiota voi tapahtua vain toiseen suuntaan. Valikoivampi sukupuoli on usein naaras, joka panostaa enemmän lisääntymistapahtumaan (Wirtz 1999). Hybridien huono menestys johtaa vieraan taksonin koiraiden syrjintään (Rundle ja Schluter 1998). Seksuaalivalinnan hypoteesi selittää yksisuuntaisen hybridisaation runsaan esiintymisen luonnossa, mutta se myös ennustaa harvinaisemman taksonin toimivan emolajina. Kun samaa taksonia edustavan paritumiskumppanin etsiminen kestää kauan, alkaa vierasta taksonia syrjivä käyttäytyminen usein heiketä, jolloin hybridisaation todennäköisyys lisääntyy. Posttsygoottisissa tapauksissa toisen taksonin mitokondrio-DNA tai Y-kromosomi on hävinnyt populaatiosta esimerkiksi hybridien heikon elinkyvyn seurauksena tai sattumalta (Wirtz 1999). Joissain tapauksissa vain toisen lajin naarat pystyvät tuottamaan elinkykyisiä hybridejä (Schultz 1973), mikä voi johtua monenlaisista geneettisistä prosesseista (Wu ja Palopoli 1994).

Yksisuuntainen hybridisaatio saattaa selittää tässä tutkimuksessa havaitun erilaisen elossasäilyvyyden emolajeihinsa verrattuna meritaimen x purotaimen- ja purotaimen x meritaimen -hybrideillä. Taimennaaraiden on havaittu olevan valikoivia paritumiskumppaninsa suhteen, joskin koiraiden välisen kilpailun merkitys on koeoloissa osoitettu tärkeämmäksi kutuparin valinnassa (Petersson ym. 1999). Iijoen meritaimennaaraat ovat saattaneet suosia vaeltavia koiraita seurauksena esimerkiksi hybridien mahdollisesti heikommasta elossasäilyvyydestä syönnösvaelluksen aikana. Joka tapauksessa kookkaammat meritaimenkoiraat ovat todennäköisesti dominoivampia koiraiden välisessä kilpailussa. Esimerkiksi tämä on saattanut johtaa meritaimennaaraiden ja purotaimenkoiraiden välisen risteytymisen harvinaistumiseen, minkä vuoksi populaatioihin on saattanut kertyä geneettisiä eroja siinä määrin, että posttsygoottisen lisääntymismekanismin kehittyminen on alkanut, seurauksena hybridien heikompi elossasäilyvyys munavaiheessa.

Meritaimenen geenien introgressio (eli geenien siirtyminen taksonista toiseen hybridisaation ja takaisinristeytymisen seurauksena) purotaimenpopulaatioon on sen sijaan saattanut olla voimakasta, koska osa meritaimenkoiraista kehittyi sukukypsiksi jo ennen syönnösvaellusta, jolloin ne todennäköisemmin päätyvät risteytymään purotaimennaaraiden kanssa. Lähisukuisen taksonin koiraita syrjivää seksuaalivalintaa ei välttämättä kehity, jos hybridien elinkyky tai hedelmällisyys ei ole alentunut (Rundle ja Schluter 1998). Purotaimennaaraat ovat saattaneet jopa suosia kookkaampia meritaimenia. Purotaimennaaraan ja varhaiskypsän meritaimenkoiraan hybridien vaelluskäyttäytyminen saattaa olla rajoittunutta, jolloin syönnösvaellus mereen ei ainakaan karsisi hybridejä populaatiosta ja vaikuttaisi risteytyvien naaraiden kokonaiskelpoisuuteen. On myös huomioitava, että pyydystettäessä kaloja viljelykantojen perustamista varten ei todennäköisesti olla saatu kattavaa otosta populaatioiden geenipoolista. Esimerkiksi meritaimenkanta on perustettu syönnösvaellukselta palaamassa olleilla yksilöillä. Vaeltavilta yksilöiltä saattoivat puuttua purotaimenen geenit, joita mahdollisesti olisi voinut löytyä paikallisiksi taimeniksi jääneiltä yksilöiltä. Perustajanvaikutuksella ja vuosikymmenien eristyneisyydellä viljelylaitoksissa on saattanut olla oma vaikutuksensa tilanteeseen.

4.5. Sovellutuksia

Tämän tutkimuksen tulokset viittaavat siihen, että Iijoen meritaimenen ja Ohtaajan purotaimenen laitoskantojen elinkykyä voidaan vahvistaa hybridisaation avulla, kunhan risteytyksiin käytetään purotaimennaaraita ja meritaimenkoiraita. Hybridien myöhemmästä elinkyvystä tarvitaan kuitenkin tietoa. F₁-hybridikoiraiden tai F₁-hybridinaaras x meritaimenkoiras -takaisinristeymien käyttökelpoisuutta risteytyksissä meritaimennaaraan kanssa tulisi tutkia, jotta paitsi purotaimenen myös meritaimenen laitoskantaa voitaisiin vahvistaa risteytyksin. F₁-hybridien takaisinristeutyksiä sekä meri- että purotaimenten kanssa tulisi kokeilla takaisinristeityshybridien elinkyvyn selvittämiseksi. Aiemmassa tutkimuksessa taimenen kantojen välisestä hybridisaatiosta takaisinristeityshybridien varhainen kuolleisuus ei eronnut kantojen sisäisistä yhdistelmistä, eikä ulkosiitosdepressiota havaittu kokeellisissa oloissa (Poteaux ym. 2000). Viljelykannan mahdollinen palauttaminen luontoon voisi helpottaa hybridisaatiota seuraavan geneettisen monimuotoisuuden lisääntymisen vuoksi, jolloin sopeutuminen heterogeenisiin luonnonoloihin olisi todennäköisempää kuin puhtaana pidetyillä ja geneettisesti yksipuolistuneilla meri- ja purotaimenkannoilla.

Tämän tutkimuksen tulokset voivat olla suuntaa antavia myös muiden uhanalaisten meritaimenkantojen hoidossa. Saman vesistön purotaimenella voi olla käyttöä meritaimenen geenipoolin vahvistamisessa. Tietoa tarvitaan edelleen hybridien munavaihetta myöhemmästä elinkyvystä: kasvusta, vaellusominaisuuksista, selviytymisestä luonnonoloissa, hedelmällisyydestä ja rekrytoitumisesta lisääntyvään luonnonpopulaatioon. Myös myöhempien sukupolvien hybridien ja takaisinristeityshybridien elinkyvystä tarvitaan tietoa. Hybridien elinkykyä tulisi kuitenkin tutkia kantakohtaisesti, sillä hybridisaation suunta saattaa eri vesistöjen taimenkannoilla olla erilainen.

Kiitokset

Tämä työ liittyy RKTL:n tutkimukseen ”taimenmuotojen risteytyminen ja käyttö”, jonka suunnittelijoina ja vetäjinä toimivat Irma Kallio-Nyberg ja Eero Jutila. Risteytykset ja mätimunien hoito tehtiin Taivalkosken riistan- ja kalantutkimuksessa. Risteytysten suunnittelussa ja toteuttamisessa olivat mukana Irma Saloniemi, Irma Kallio-Nyberg ja Tiina Torvela sekä kalanviljelijät Matti Karjalaisen johdolla. Kalanviljelylaitoksen henkilökunta hoiti haudonnassa olevia perheitä läpi talven poistaen ja laskien kuolleet munat. Haudonnan loppuvaiheessa tietojen keräyksessä ja tallennuksessa olivat mukana Irma Kallio-Nyberg ja Tiina Torvela.

Kiitos Irma Kallio-Nybergille aineiston tarjoamisesta pro gradu -työtäni varten, ohjeista ja kommentteista, Irma Saloniemelle gradun ohjauksesta ja avusta aineiston analysoinnissa, Raimo Parmanteelle käsikirjoitusta koskevasta palautteesta ja neuvoista, Tuula Toiviolle tekstin muokkaukseen liittyvistä ohjeista sekä kaikille projektissa mukana olleille.

Kirjallisuus

Allendorf, F. W. & Ryman, N. 1987. Genetic management of hatchery stocks. In: Ryman, N. & Utter, F. (eds.): Population Genetics and Fishery Management. University of Washington Press, Washington. p. 141–159.

Allendorf, F. W., Leary, R. F., Spruell, P. & Wenburg, J. K. 2001. The problems with hybrids: setting conservation guidelines. *Trends Ecol. Evol.* 16: 613–622.

- Allendorf, F. W. & Waples, R. S. 1996. Conservation and genetics of salmonid fishes. In: Avise, J. C. & Hamrick, J. L. (eds.): Conservation Genetics: Case Histories from Nature. Chapman & Hall, New York. p. 238–280. Reference by Rhymer & Simberloff (1996).
- Arnold, M. L. 1997. Natural Hybridization and Evolution. Oxford Univ. Press, Oxford. 232 p.
- Ayles, G. B. 1974. Relative importance of additive genetic and maternal sources of variation in early survival of young splake hybrids (*Salvelinus fontinalis* x *S. namaycush*). J. Fish. Res. Board Can. 31: 1499–1502.
- Ayles, G. B. & Baker, R. F. 1983. Genetic differences in growth and survival between strains and hybrids of rainbow trout (*Salmo gairdneri*) stocked in aquaculture lakes in the Canadian prairies. Aquaculture 33: 269–280.
- Bernatchez, L., Glémet, H., Wilson, C. C. & Danzman, R. G. 1995. Introgression and fixation of arctic char (*Salvelinus alpinus*) mitochondrial genome in an allopatric population of brook trout (*Salvelinus fontinalis*). Can. J. Fish. Aquat. Sci. 52: 179–185.
- Blanc, J. M. & Chevassus, B. 1979. Interspecific hybridization of salmonid fish. Aquaculture 18: 21–34.
- Bradley, R. D., Davis, S. K. & Baker, R. J. 1991. Genetic control of premating-isolating behavior: Kaneshiro's hypothesis and asymmetrical sexual selection in pocket gophers. J. Hered. 82: 192–196.
- Burke, J. M. & Arnold, M. L. 2001. Genetics and the fitness of hybrids. Annu. Rev. Genet. 35: 31–52.
- Chevassus, B. 1979. Hybridization in salmonids, results and perspectives. Aquaculture 17: 113–128.
- Cruzan, M. B. & Arnold, M. L. 1993. Ecological and genetic associations in an Iris hybrid zone. Evolution 47: 1432–1445.
- Dowling, T. E. & Secor, C. L. 1997. The role of hybridization and introgression in the diversification of animals. Annu. Rev. Ecol. Syst. 28: 593–619.
- Dowling, T. E., Smith, G. R. & Brown, W. M. 1989. Reproductive isolation and introgression between *Notropis cornutus* and *Notropis chrysocephalus* (Family Cyprinidae): comparison of morphology, allozymes, and mitochondrial DNA. Evolution 43: 620–634.
- Falconer, D. S. 1989. Introduction to the quantitative genetics. 3rd edn. Longman Group, Essex, UK. 340 p.
- Falconer, D. S. & McKay, T. C. 1996. Introduction to Quantitative Genetics. 4th edn. Longman Group, Essex, UK. 478 p.
- Gall, G. A. 1969. Quantitative inheritance and environmental response of rainbow trout. In: Neuhaus, O. W. & Halver, J. (eds.): Fish in Research. Academic Press, New York. p. 177–185. Reference by Ayles & Baker (1983).
- Gall, G. A. 1987. Inbreeding. In: Ryman, N. & Utter, F. (eds.): Population Genetics and Fishery Management. University of Washington Press, Washington. p. 47–88.
- Gjerde, B., Gunnes, K., Gjedrem, T. 1983. Effect of inbreeding on survival and growth in rainbow trout. Aquaculture 34: 327–332.
- Gyllensten, U. 1985. The genetic structure of fish: differences in the intraspecific distribution of biochemical genetic variation between marine, anadromous, and freshwater species. J. Fish Biol. 26: 691–699.

- Hershberger, W. K. 1978. The use of interpopulation hybridization in development of coho stocks in aquaculture. In: Avault, J. W. (ed.): Proceedings of the Ninth Annual Meeting, World Mariculture Society. Louisiana State Univ. Press, Atlanta, GA. p. 147–156. Reference by Ayles & Baker (1983).
- Hindar, K., Jonsson, B., Ryman, N. & Ståhl, G. 1991. Genetic relationships among landlocked, resident, and anadromous brown trout, *Salmo trutta* L. *Heredity* 66: 83–91.
- Hurme, S. 1970. Lohi ja taimen Suomenlahden alueella. Maataloushallituksen kalataloudellinen tutkimustoimisto. Monistettuja julkaisuja 37. 45 s.
- Jonsson, B. 1982. Diadromous and resident trout *Salmo trutta*: is their difference due to genetics? *Oikos* 38: 297–300.
- Jonsson, B. 1985. Life history patterns of freshwater resident and sea-run migrant brown trout in Norway. *Trans. Am. Fish. Soc.* 114: 182–194.
- Jutila, E. & Kallio-Nyberg, I. 2002. Eri taimenmuodot istutuskaloina Merikarvianjoella. *Suomen Kalastuslehti* 109(4): 34–35.
- Jutila, E., Huhmarniemi, A. & Haikonen, A. 2002a. Meritaimenen tila ja elinympäristö. Teoksessa: Kallio-Nyberg, I., Jutila, E. & Saura, A. (toim.): Meritaimenen tila ja kalastus Pohjanlahden alueella. *RKTL – Kalatutkimuksia* 182: 6–23.
- Jutila, E., Heinimaa, P. & Huhmarniemi, A. 2002b. Meritaimenen viljely ja istutukset Pohjanlahdelle. Teoksessa: Kallio-Nyberg, I., Jutila, E. & Saura, A. (toim.): Meritaimenen tila ja kalastus Pohjanlahden alueella. *RKTL – Kalatutkimuksia* 182: 24–28.
- Kallio-Nyberg, I., Koljonen, M.-L. & Jutila, E. 2001. Taimenatlas. *RKTL – Kalatutkimuksia* 173. 47 s. + liitteet.
- Kemppainen, S., Niemitalo, V., Lehtinen, E. & Pasanen, P. 1995. Lohen ja meritaimenen istutustutkimukset Kiiminkijoella. *RKTL – Kalatutkimuksia* 95. 36 s. + liitteet.
- Kincaid, H. L. 1976. Effects of inbreeding on rainbow trout populations. *Trans. Am. Fish. Soc.* 105: 273–280.
- Koli, L. 1990: Suomen kalat. WSOY, Porvoo. 357 s.
- Linhart O., Billard, R. & Proteau, J. P. 1993. Cryopreservation of European catfish (*Silurus glanis* L.) spermatozoa. *Aquaculture* 115: 347–359.
- Makkonen, J., Westman, K., Pursiainen, M., Heinimaa, P., Eskelinen, U., Pasanen, P. & Kumm, P. 2000: Viljelykantarekisteri. Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitoksen kalanviljelylaitoksissa ja maitipankissa säilytyksessä olevat kalalajit ja –kannat. Kalaja riistaraportteja 200. 48 s. + liitteet (108 s.).
- McGowan, C. & Davidson, W. S. 1992. Unidirectional hybridization between brown trout (*Salmo trutta*) and Atlantic salmon (*Salmo salar*) in Newfoundland. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 49: 1953–1958.
- Mousseau, T. A. & Fox, C. W. 1998. The adaptive significance of maternal effects. *Trends Ecol. Evol.* 13: 403–407.
- Myers, J. M., Heggelund, P. O., Hudson, G. & Iwamoto, R. N. 2001. Genetics and broodstock management of coho salmon. *Aquaculture* 197: 43–62.
- Nagler, J. J., Parsons, J. E. & Cloud, J. G. 2000. Single pair mating indicates maternal effects on embryo survival in rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*. *Aquaculture* 184: 177–183.
- Negus, M. T. 1999. Survival traits of naturalized, hatchery, and hybrid strains of anadromous rainbow trout during egg and fry stages. *North Am. J. Fish. Manage.* 19: 930–941.

- Pakkasmaa, S., Peuhkuri, N., Laurila, A., Hirvonen, H. & Ranta, E. 2001. Female and male contribution to egg size in salmonids. *Evol. Ecol.* 15: 143–153.
- Pakkasmaa, S. & Piironen, J. 2001. Morphological differentiation among local trout (*Salmo trutta*) populations. *Biol. J. Linnean Soc.* 72: 231–239.
- Peterson, R. H., Spinney, H. C. E. & Sreedharan, D. 1977. Development of Atlantic salmon, *Salmo salar*, eggs and alevins under varied temperature regimes. *J. Fish. Res. Board Can.* 34: 31–43.
- Pettersson, E., Jarvi, T., Olsen, H., Mayer, I. & Hedenskog, M. 1999. Male–male competition and female choice in brown trout. *Anim. Behav.* 57: 777–783.
- Poteaux, C., Guyomard, R. & Berrebi, P. 2000. Single and joint gene segregation in intraspecific hybrids of brown trout (*Salmo trutta* L.) lineages. *Aquaculture* 186: 1–12.
- Rassi, P., Alanen, A., Kanerva, T. & Mannerkoski, I. (toim.) 2000. Suomen lajien uhanalaisuus 2000. Uhanalaisten lajien II seurantaryhmä, Suomen ympäristö, esipainos. Ympäristöministeriö, Helsinki. 432 s.
- Refstie, T. & Gjedrem, T. 1975: Hybrids between Salmonidae species. Hatchability and growth rate in the freshwater period. *Aquaculture* 6: 333–342.
- Rhymer, J. M. & Simberloff, D. 1996. Extinction by hybridization and introgression. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 27: 83–109.
- Rundle, H. R. & Schluter, D. 1998. Reinforcement of stickleback mate preferences: sympatry breeds contempt. *Evolution* 52: 200–208.
- Ryman, N. 1970. A genetic analysis of recapture frequencies of released young of salmon (*Salmo salar* L.). *Hereditas* 65: 159–160.
- Ryman, N. 1983. Patterns of distribution of biochemical genetic variation in salmonids: differences between species. *Aquaculture* 33: 1–21.
- Ryman, N., Utter, F. & Laikre, L. 1995. Protection of intraspecific biodiversity of exploited fishes. *Rev. Fish Biol. Fisheries* 5: 417–446.
- Schultz, R. J. 1973. Unisexual fish: laboratory synthesis of a “species”. *Science* 179: 180–181.
- Su, G. S., Liljedahl, L.-E., Gall, G. A. E. 1996. Effects of inbreeding on growth and reproductive traits in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Aquaculture* 142: 139–148.
- Tiitinen, J. 1982. Muikkukantojen runsauden vaihtelut Lappajärvessä mätitukimusten ja saalisvaihteluiden perusteella. *Vesihallitus. Tiedotus* 220: 1-78.
- Tuunainen, P. 1984. Taimen. Teoksessa: Koli, L. (toim.): Suomen eläimet 3. Weilin+Göös, Espoo. s. 134–139.
- Verspoor, E. & Hammar, J. 1991. Introgressive hybridization in fishes: the biochemical evidence. *J. Fish Biol.* 39A: 309–334.
- Webster, D. A. & Flick, W. A. 1981. Performance of indigenous, exotic, and hybrid strains of brook trout (*Salvelinus fontinalis*) in waters of the Adirondack Mountains, New York. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 38: 1701–1707.
- Wirtz, P. 1999. Mother species – father species: unidirectional hybridization in animals with female choice. *Anim. Behav.* 58: 1–12.
- Wu, C.-I. & Palopoli, M. F. 1994. Genetics of postmating reproductive isolation in animals. *Annu. Rev. Genet.* 27: 283–308.
- Youngson, A. F., Webb, J. H., Thompson, C. E. & Knox, D. 1993. Spawning of escaped farmed Atlantic salmon (*Salmo salar*): hybridization of females with brown trout (*Salmo trutta*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 50: 1986–1990. Reference by Wirtz (1999).

Tiina Lautala

Hybridisaatio taimenkantojen hoidossa – uhka vai oljenkorsi taimenen monimuotoisuudelle?

Tutkimusraportti

Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitos

Tiivistelmä

lijojen meritaimen (*Salmo trutta* m. *trutta*) on hävinnyt kotivesistöstään voimalaitoksen rakentamisen seurauksena. Sen viljelykannat on perustettu vuosina 1961–1971 jokeen kutemaan palaamassa olleista yksilöistä. Yksi meritaimenen aiemmin tärkeistä kutualueista oli Ohtaoja, jonka purotaimen (*S. trutta* m. *fario*) on säilynyt luonnossa, mutta populaatio on myös otettu viljelyyn 1960-luvulla. Kantojen geneettinen erilaistuminen on epäselvää. Saman vesistön purotaimenessa saattaa kuitenkin olla säilyneenä alkuperäisen meritaimenen geenejä, sillä eri taimenmuodot voivat risteytyä keskenään. Hybridisaatio uhkaa monia luonnonvaraisia lohikaloja siirtoistutusten seurauksena. Hybridisaatiosta saattaa kuitenkin olla myös hyötyä pienestä efektiivisestä populaatiokoosta ja sukusiitoksesta kärsivien kantojen geneettisen monimuotoisuuden lisäämisessä ja elinkyvyn parantamisessa.

Tämän tutkimuksen tarkoituksena oli selvittää meri- ja purotaimenen laitoskantojen välisten hybridien elossasäilyvyys munavaiheessa. Koe aloitettiin lokakuussa 2001 ja päättyi ennen munien kuoriutumista huhti–toukokuussa 2002. Munien elossasäilyvyys tarkastettiin muutaman viikon välein. Tilastollisen analyysin tulosten mukaan purotaimennaaraan ja meritaimenkoiraan hybridien elossasäilyvyys oli samankaltaista puhtaiden purotaimenten kanssa. Meritaimennaaraan ja purotaimenkoiraan hybridien elossasäilyvyys muistutti myös puhtaiden meritaimenien eli saman maternaalisen linjan elossasäilyvyyttä, mutta joului- ja maaliskuun välisenä aikana hybridien elossasäilyvyys oli merkittävästi heikompi. Ero hybridien elinkyvyssä saattaa olla seurausta yksisuuntaisesta hybridisaatiosta näiden taimenmuotojen evoluutiosta.

AsiasanatHybridisaatio, *Salmo trutta* m. *trutta*, *Salmo trutta* m. *fario*, munavaihe, elossasäilyvyys, maternaalivaikutus

Kalatutkimuksia – Fiskundersökningar 189

951-776-415-4

0787-8478

21 s.

Suomi

8 €

Julkinen

Myynti

Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitos
Asiakaspalvelu ja myynti
Pukinmäenaukio 4, PL 6
00720 Helsinki
Puh. 0205 751 399 Faksi 0205 751 201
julkaisumyynti@rktl.fi

Kustantaja

Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitos
PL 6
00721 Helsinki
Puh. 0205 7511 Faksi 0205 751 201

Tiina Lautala

Hybridisering av öringsstammarna - hot eller halmstrå för diversiteten?

Rapport

Vilt- och fiskeriforskningsinstitutet

Havsöringen (*Salmo trutta* m. *trutta*) har försvunnit från Ijo älv som en följd av att de vattendrag där den förekommit blivit utbyggda. De odlade stammarna har etablerats under åren 1961-1971 från individer som återkommit till älven för lek. En av havsöringens viktigaste lekområden var tidigare Ohtaoja, vars bäcköring (*S. trutta* m. *fario*) bevarats i sin naturliga miljö, men en population har också odlats sedan 1960-talet. Det är inte känt hur de olika stammarna genetiskt skiljer sig från varandra. Bäcköringen i ett vattendrag kan ha bevarat gener från den ursprungliga havsöringen, eftersom de olika öringsformerna kan korsa sig sinsemellan. Hybridisering hotar många naturliga laxstammar som en följd av överflyttningsutsättningar. Hybridisering kan ändå vara till nytta genom att den ökar den genetiska mångfalden och förbättrar överlevnaden hos stammar som har små populationer och som lider av inavel..

Målsättningen med undersökningen var att klarlägga i vilken utsträckning hybrider mellan odlade stammar av havsöring och bäcköring överlever under romstadiet. Försöket inleddes i oktober 2001 och avslutades innan rommen kläcktes i april-juni 2002. Rommens överlevnad undersöktes med några veckors mellanrum. Enligt statistisk analys hade en hybrid mellan en bäcköringshona och en havsöringshane lika stor överlevnad som en ren bäcköring. Överlevnaden för hybrider mellan en havsöringshona och en bäcköringshane var av samma magnitud som överlevnaden hos rena havsöringar d.v.s inom samma maternala linje, förutom under tiden mellan december och mars då överlevnaden var betydligt sämre. Skillnaden i livsduglighet hos hybriderna kan vara en följd av den ensidiga hybridiseringen när man utvecklat dessa öringsformer.

Hybridisering, *Salmo trutta* m. *trutta*, *Salmo trutta* m. *fario*, romstadiet, överlevnad, maternal inverkan

Kalatutkimuksia – Fiskundersökningar 189

951-776-415-4

0787-8478

21 s.

Finska

8 €

Offentlig

Vilt- och fiskeriforskningsinstitutet
Kundbetjäning och försäljning
Bocksbackaplanen 4, PB 6
00721 HelsingforsVilt- och fiskeriforskningsinstitutet
PB 6
00721 Helsingfors

Tel. 0205 7511 Fax 0205 751201

Tel. 0205 751 399 Fax 0205 751 201
julkaisumyynti@rktl.fi

Published by

Finnish Game and Fisheries Research Institute

*Date of Publication*July 2003

*Author(s)*Tiina Lautala

*Title of Publication***Hybridization in trout stock management – a threat, or an opportunity for trout diversity?**

Type of Publication

Report

Commissioned by

Finnish Game and Fisheries Research Institute

Date of Research Contract

Title and Number of Project

Abstract

The sea-migrating trout (*Salmo trutta m. trutta*) of the Iijoki river system is extinct in its original environment due to power plant construction. Hatchery stocks were established in 1961-1971, using individuals that were returning to spawn in the river. One of the previously important spawning areas of the sea-migrating trout was Ohtaoja. The resident trout (*Salmo trutta m. fario*) of Ohtaoja is extant in nature, and hatchery stocks have been established in the 1960's. The genetic differentiation of the two populations is unclear. Some genes of the original sea trout population may, however, be preserved in the resident population due to hybridization between the populations. Hybridization with hatchery-released individuals threatens many native salmonids. Hybridization may, however, also be beneficial in increasing genetic diversity of stocks suffering from a small effective population size and inbreeding, and thus improve the fitness of the stocks.

The aim of this study was to ascertain the survival of eggs resulting from hybridization between the hatchery stocks of the sea-migrating trout and the resident trout of Iijoki. The experiment started in October 2001 and ended in April–May 2002, before the hatching of the fry. The survival of eggs was checked at intervals of a few weeks. The results of the statistical analysis showed that the survival of hybrids of resident trout females and sea trout males was similar to that of purebred resident trout eggs. The survival of hybrids of sea trout females and resident trout males also resembled the survival of the same maternal line, i.e. purebred sea trout eggs, but was significantly lower between December 2001 and March 2002. The different viability of reciprocal hybrids may have resulted from unidirectional hybridization in the evolution of the trout forms.

*Key words*Hybridization, *Salmo trutta m. trutta*, *Salmo trutta m. fario*, egg stage, survival, maternal effect

Series (key title and no.)

Kalatutkimuksia – Fiskundersökningar 189

ISBN

951-776-415-4

*ISSN*0787-8478

Pages

21 p.

Language

Finnish

Price

€ 8

*Confidentiality*Public

*Distributed by*Finnish Game and Fisheries Research Institute
Customer Service
P.O. Box 6
FIN-00721 Helsinki, Finland
Phone +358 205 751 399 Fax +358 205 751 201*Publisher*Finnish Game and Fisheries Research Institute
P.O.Box 6
FIN-00721 Helsinki, Finland
Phone +358 205 7511 Fax +358 205 751 201

KALATUTKIMUKSIA – FISKUNDERSÖKNINGAR

Aiemmin ilmestyneitä julkaisuja

187. TOIVONEN, A.-L., MIKKOLA, J., SALMI, P., SALMI, J.

Vapaa-ajankalastuksen monet merkitykset. (Det mångfacetterade fritidsfisket) (Multiple dimensions of recreational fisheries). 30 s. Helsinki 2003.

186. ERKINARO, J., MÄKI-PETÄYS, A., JUNTUNEN, K., ROMAkkANIEMI, A., JOKIKOKKO, E., IKONEN, E., HUHMARNIEMI, A.

Itämeren lohikantojen elvytysohjelma SAP vuosina 1997 – 2002. (Vitaliseringsprogrammet för laxstammarna i Östersjön SAP åren 1997-2002) (The Baltic Salmon Action Plan in Finland, 1997-2002). 31 s. Helsinki 20003.

185. KREIVI, P., SIIRA, A., IKONEN, E., SUURONEN, P., HELLE, E., RIIKONEN, R., LEHTONEN, E.

Hylkeen aiheuttamat saalistappiot ja pyydysvahingot lohiryssäkalastuksessa vuonna 2001. (Fångstförluster och redskapsskador förorsakade av säl i fisket med laxryssjor år 2001) (Seal-induced damage to salmon trap net fishery in the year 2001). 20 s. Helsinki 2002.

184. SIIRA, A., IKONEN, E., SUURONEN, P., RIIKONEN, R., LEHTONEN, E.

Lohen eloonjäänti rysästä vapauttamisen jälkeen. (Laxarnas överlevnad sedan de släppts ur ryssjan) (Survival of trap net-caught and live-released salmon in the Gulf of Bothnia in Baltic Sea). 24 s. Helsinki 2002.

183.

Vesialueiden omistus ja alueellinen hallinnointi. Muje, K., Tonder, M. (toim.). (Vattenägande och regional förvaltning) (Ownership of water and regional management). 119 s. Helsinki 2002.

182.

Meritaimenen tila ja kalastus Pohjanlahden alueella. Kallio-Nyberg, I., Jutila, E. & Saura, A. (toim.). (Havsöringens tillstånd och havsöringsfisket i Bottniska viken) (The status and fishing of sea trout in the Gulf of Bothnia area). 69 s. Helsinki 2002.

181. ESKELINEN, P., PIIRONEN, J., PRIMMER, C.

Selviävätkö kaikki lohiperheet yhtä hyvin alkukasvatuksen aikana? (Klarar sig alla laxfamiljer lika bra i början av uppfödningen?) (Do all salmon families manage equally during the early culture stages?). 32 s. Helsinki 2002.

180. HUHMARNIEMI, A., ARONSUU, K.

Kalajoen vaellussiika – lisääntymisongelmia ja istukkaiden liikapyyntiä. (Vandringssiken i Kalajoki – reproduktionsproblem och en alltför intensivt fångst av utplanterad fisk) (Whitefish of the River Kalajoki – Problems with natural production and with overfishing of stocked fish). 32 s. Helsinki 2001.

179. NIVA T.

Perämeren ja sen jokien lohi-istutusten tuloksellisuus vuosina 1959-1999. (Utbytet av laxutsättningarna i Bottenviken och dess älvar åren 1959-1999) (Results of salmon smolt releases in the Bothnian Bay from 1959-1999). 67 s. Helsinki 2001.

178. PENNANEN, J. T.

Toutaimen istutukset ja niiden tulokset. (Utsättningar av asp och deras resultat) (Releases of asp and their results). 55 s. Helsinki 2001.

177. Paikallinen tieto, asiantuntijuus ja vuorovaikutus kalavesien hallinnassa. Salmi, P. (toim.)

(Lokal kunskap, sakkunskap och samverkan vid administration av fiskevatten) (Local knowledge, expert knowledge and communication in fisheries governance). 115 s. Helsinki 2001.

176. NIEMELÄ, E., ERKINARO, J., KYLMÄÄHO, M., JULKUNEN, M., MOEN, K.

Näätämöjoen lohen poikastiheys ja kasvu. (Yngeltäthet och tillväxt hos laxen i Näätämöjoki) (The density and growth of juvenile salmon in the River Näätämöjoki). 27.s. Helsinki 2001.

175. SAURA, A.

Taimenkantojen tila Suomenlahden pohjoisrannikon joissa. (Öringsbeståndens tillstånd i åar och älvar längs Finska vikens norra kust) (Sea trout stocks in the rivers flowing from the northern coast into the Gulf of Finland). 48 s. Helsinki 2001.

174. KOIVURINTA, M., VÄHÄNÄKKI, P., SAURA, A.

Meritaimen ja sen kalastus itäisellä Suomenlahdella 1990-luvulla. (Havsöring och havsöringsfiske i östra Finska viken på 1990-talet) (Stocking results of sea trout in the eastern Gulf of Finland). 24 s. Helsinki 2001.

173. KALLIO-NYBERG, I., KOLJONEN, M.-L., JUTILA, E.

Taimenatlas. (Öringsatlas) (Atlas of brown trout stocks). 57 s. Helsinki 2001.

172. LÖNNSTRÖM, L.-G., RAHKONEN, R., GRÖNDAHL, A., PASTERNAK, M., LUNDÉN, T., KOSKELA, J., BYLUND, G.

Siian rokotus paistetutia ja vibrioosia vastaan. (Vaccinering av sik mot furunkulos och vibrios) (Vaccination against vibriosis and furunculosis in whitefish, *Coregonus lavaretus* (L.)). 15 s. Helsinki 2001

171. KOSKELA, J., RAHKONEN, R., FORSMAN, L., NORRDAHL, O., LÖNNSTRÖM, L.-G.

Siika ruokakalanviljelyssä – kahden siikakannan ja kantaristeytymän vertailu. (Sik i matfiskodling – en jämförelse mellan två sikstammar och deras hybrider) (Whitefish in aquaculture: comparison of two stocks and their hybrids). 24 s. Helsinki 2001.

170. PARMANNE, R.

Silakan poikasten runsaus Suomen rannikolla vuosina 1974-1996. (Tätheten av strömmingsyngel vid Finlands kuster åren 1974-1996) (Abundance of Baltic herring larvae off the coast of Finland in 1974 – 1996). 44 s. Helsinki 2001.

169. MIKKOLA, J., LAAMANEN, M., JUTILA, E.

Kymijoen vaelluskalat ja kalastus 1990-luvulla. (Kymmene älvs vandringsfiskar och fisket under 1990-talet) (Migratory fish of the Kymijoki river and their fishing in the 1990s). 44 s. Helsinki 2000.

168. LAPPAINEN, A.

Sisävesikalastus muuttuvassa yhteiskunnassa. (Insjöfisket i ett föränderligt samhälle) (Inland Fishing in a Changing Society). 38 s. Helsinki 2000.

167. KOLARI, I., AUVINEN, H., HIRVONEN, E.

Kalastus Puruvedellä vuosina 1979-1995. (Fisket i Puruvesi åren 1979-1995) (Fishing in Lake Puruvesi in 1979-1995). 25 s. Helsinki 2000.

166. MÄKI-PETÄYS, A., HUUSKO, A., KREIVI, P.

Järvilohen poikasten elinympäristövaatimukset kesällä ja syksyllä. (Insjölagylgens krav på sin livsmiljö under sommar och höst) (Summer and autumn habitat requirements and the habitat use of young landlocked salmon (*Salmo salar m. lacustris*)). 15 s. Helsinki 2000.

165. KEINÄNEN, M., TOLONEN, T., IKONEN, E., PARMANNE, R., TIGERSTEDT, C., RYTI LAHTI, J., SOIVIO, A., VUORINEN P.J.

Itämeren lohen lisääntymishäiriö – M74. (Östersjölagens reproduktionsstörning – M74) (Reproduction disorder of Baltic salmon – M74). 38 s. Helsinki 2000.

164. KOIVURINTA, M., SYDÄNOJA, A., MARJOMÄKI, T., HELMINEN, H., VALKEAJÄRVI, P.

Taimenen ja järvilohen ravinto ja kasvu Puulassa, Päijänteessä, Konnevedessä ja Säkylän Pyhäjärvestä vuosina 1995-1996. (Öringens och insjölagens föda och tillväxt i Puula, Päijänne, Konnevesi och Säkylä Pyhäjärvi åren 1995-1996) (Diet and growth of brown trout and landlocked salmon in lakes Puula, Päijänne, Konnevesi (central Finland) and Pyhäjärvi (SW Finland) from 1995-1996). 32 s. Helsinki 2000.

163. KOLARI, I., HIRVONEN, E., FRIMAN, T.

Nieräistutusten tuloksellisuus Puruvedessä. (Utbytet av rödingsutsättningarna i Puruvesi) (The stocking results of Arctic charr in Lake Puruvesi). 42 s. Helsinki 1999.

162. Ahvenen ravinto Puruvedessä. Vuorimies, O. (toim.). (Abborrens föda i Puruvesi) (The food of perch in Lake Puruvesi). 44s. Helsinki 1999.

161. VALKEAJÄRVI, P.

Päijänteen säännöstelyn vaikutus siikakantaan. (Inverkan av Päijännes reglering på sikbeståndet) (Effect of water level regulation on the whitefish stock in Lake Päijänne). 34 s. Helsinki 1999.

160. SIIRA, A., HUUSKO, A., KORHONEN, P.

Taimenistutusten vaikutus vaikutus Kitkajärvien muikkukantaan ja kalansaaliiseen. (Inverkan av öringutsättningarna på beståndet av siklöja och på fiskfångsterna i Kitkajärvi-sjöarna) (Affects of stocking of Brown Trout on Vendace population and total catch of fish in Lake Kitkajärvi). 27 s. Helsinki 1999.

159. PARMANNE, R.

Silakan kudun ajoittuminen ja kutuparviin koostumus rysäkalastuksen perusteella. (Strömmingens lektider och de lekande stimmens sammansättning enligt ryssefångster) (The spawning time and composition of spawning shoals according to trapnet fishing of Baltic herring). 41 s. Helsinki 1999.

158. MUTENIA, A., SALONEN, E., KOTAJÄRVI, M.

Lokan ja Porttipahdan vaellussiika – tekojärvien paikallinen arvokala. (Älvsiken i Lokka och Porttipahta - vattenmagasinens lokala värdefisk) (Whitefish: a Local Fish of Value in the Lokka and Porttipahta Reservoirs) 29. s. Helsinki 1999.

157. SAURA, A.

Taimenen säilyttäminen Gumbölenjoessa. (Åtgärder för att bevara öringen i Gumböleån) (Maintenance of the trout in the Gumbölenjoki River in Espoo). 19. s. Helsinki 1999.

156. NYKÄNEN, M., HUUSKO, A.

Harjuksen elinympäristövaatimukset virtavesissä - kirjallisuusselvitys. (Harrens miljökrav i rinnande vatten - litteraturundersökning) (Habitat requirements and habitat use of riverine European grayling (*Thymallus thymallus* (L.)) — a review). 23 s. Helsinki 1999.

155. Saimaan järvilohen elinolosuhteiden parantaminen. Makkonen, J. (toim.). (Hur kan förhållandena för insjöloxen i Saimen förbättras?) (Improving the living conditions for Saimaa landlocked salmon). 97 s. Helsinki 1999.

154. JUTILA, E., JOKIKOKKO, E., SALO, P.

Viehekalastuksen kehitys Simojoella - kalastus Simossa ja Ranualla 1994 -1997

(Utvecklingen av spöfisket i Simojoki - fisket i Simo och Ranua åren 1994 - 97) (Development of rod fishing in the Simojoki River: fishing in the municipalities of Simo and Ranua, 1994-1997). Helsinki 1999.

153. HEIKINHEIMO, O.

Siian kalastuksen säätely sisävesissä.

(Reglering av sikfisket i insjöområdet) (Management of the whitefish (*Coregonus lavaretus* (L.)) fishery in inland waters). 26 s. Helsinki 1999.