

Kannan, kasvatusympäristön ja ehdollistamisen vaikutus lohenpoikasten pedonvälttämiskäyttäytymiseen

Markus Haveri

Pro gradu -tutkielma

Biotieteiden laitos

Ekologia ja evoluutiobiologia

Helsingin yliopisto

elokuu 2011



Tiedekunta/Osasto Fakultet/Sektion – Faculty Bio- ja ympäristötieteellinen tiedekunta		Laitos Institution – Department Biotieteiden laitos	
Tekijä/Författare – Author Markus Haveri			
Työn nimi Arbetets titel – Title Kannan, kasvatusympäristön ja ehdollistamisen vaikutus lohenpoikasten pedonvälttämiskäyttäytymiseen			
Oppiaine Läroämne – Subject Ekologia ja evoluutiobiologia			
Työn laji Arbetets art – Level Pro gradu -tutkielma		Aikä Datum – Month and year elokuu 2011	
		Sivumäärä Sidoantal – Number of pages 52 sivua ja viisi liitettä	
Tiivistelmä Referat – Abstract Istutetut kalat selviävät luonnonoloissa usein huomattavasti luonnossa kasvaneita lajikumppaneitaan heikommin. Laitosten kasvatusaltaissa kasvavilla kaloilla ei ole ennen istutusta tarvetta oppia luonnossa välttämättömiä taitoja. Jos istutuskalat ovat sukupolvi sukupolven jälkeen laitoskalojen jälkeläisiä, voi myös kalojen perimä laitostua, kun perimään kertyy luonnossa selviytymisen kannalta haitallisia ja laitosoloissa hyödyllisiä ominaisuuksia. Suomessa hyvä esimerkkilaji istutuskaloista ja niiden ongelmista on lohi (<i>Salmo salar</i>). Yksi istutusten tuloksellisuudelle merkityksellisistä kalojen taidoista on pedonvälttämiskäyttäytyminen eli se, kuinka hyvin kalat välttävät saaliksi jäämistä. Sekä laitosoloissa kasvamisen että perimän laitostumisen on todettu voivan muuttaa kalojen pedonvälttämiskäyttäytymiseen liittyviä käyttäytymispiirteitä. On myös saatu näyttöä perimältään laitostuneiden kalojen luonnonkantaisia kaloja suuremmasta riskistä jäädä petojen saaliiksi. Luonnonkalojen ja laitoskalojen väliset erot sopeutuvuudessa luonnonoloihin ovat poikineet runsaasti tutkimuksia, joissa on selvitetty, miten laitoskalojen pedonvälttämiskäyttäytyminen saataisiin muistuttamaan enemmän luonnonkalojen käyttäytymistä. Tärkeimpiä samankaltaistamiskeinoja ovat laitosten kasvatusaltaiden muuttaminen virikkeellisiksi eli enemmän luonnonoloja vastaaviksi ja laitoskalojen kouluttaminen ennen istutusta. Tutkin kokeissani perimän laitostumisen, virikkeellisen kasvatusympäristön ja klassisen ehdollistamisen vaikutuksia yksivuotiaiden lohenpoikasten pedonvälttämiskäyttäytymiseen. Käytössäni oli Simojoen populaation lohenpoikasia neljästä eri kanta-kasvatusympäristö-käsittelystä: perinteisissä kasvatusaltaissa kasvatettuja luonnonkannan kaloja, virikkeellisissä kasvatusaltaissa kasvatettuja luonnonkannan kaloja, perinteisissä kasvatusaltaissa kasvatettuja laitostuneen kannan kaloja ja virikkeellisissä kasvatusaltaissa kasvatettuja laitostuneen kannan kaloja. Ensimmäisessä kokeessani vertailin eri käsittelyjen kalojen poistumisnopeutta ns. lähtölaatikosta sekä uintikäyttäytymistä kaukalossa, jossa ne eivät olleet aiemmin olleet. Toisessa kokeessa tarkkailin, miten ns. hälyaine vaikutti rohkeuskokeessa olleiden kalojen käyttäytymiseen, kun niitä uutettiin uudestaan samoissa kaukaloissa. Kolmannessa kokeessa ehdollistin molempien laitoskantaisten käsittelyjen kaloja hauen hajulle hälyaineen avulla. Ehdollistamisen jälkeen tarkkailin, kuinka poikaset käyttäytyvät kaukaloissa, joihin johdettiin hauen hajua. Tein myös selviytymiskokeen, jossa vapautin saman ehdollistamiskäsittelyn läpikäyneitä kaloja altaisiin, joissa hauen saivat saalistaa poikasia ja joihin oli kasattu poikasille suojapaikaksi kiviryökkiö. Odotin luonnonkantaisten, virikkeellisesti kasvatettujen ja ehdollistettujen kalojen olevan muita varovaisempia ja haulilta paremmin selviytyviä. Virikkeellinen kasvatus lisäsi monella käyttäytymismuuttujalla mitattuna kalojen varovaisuutta tai arkuutta. Joillain muuttujilla mitattuna virikkeellisyys vaikutti varovaisuutta tai arkuutta lisäten vain luonnonkantaisiin kaloihin. Siten myös kalan kannalla oli merkitystä. Yhdessä käyttäytymismuuttujassa kannalla oli lisäksi kasvatusympäristöstä riippumatonkin vaikutus. Hälyaine vaikutti kaloihin lähinnä niiden liikkumista vähentäen. Ehdollistamisen vaikutus kaukalomuuttujiin riippui kasvatusympäristöstä: ehdollistaminen lisäsi virikkeellisissä oloissa kasvatettujen ja vähensi tavallisissa altaissa kasvatettujen uimista. Ehdollistamisella tai kasvatusympäristöllä ei ollut vaikutusta kalojen selviytymiseen haukien saalistukselta. Tulokset herättivät myös mahdollisia uusia tutkimuskysymyksiä. Tulosten perusteella voin sanoa, että kasvatuksessa käytetyt yksinkertaiset ja edulliset virikkeet ja ehdollistamismenetelmät voivat vaikuttaa kalojen käyttäytymiseen muuttamalla sitä varovaisemmaksi ja sopeutuvammaksi eli mahdollisesti joiltain osin luonnonmukaisemmaksi tai luonnossa selviytymistä auttavaksi. Erot virikkeellisen kasvatuksen vaikutuksissa luonnonkantaisiin ja laitoskantaisiin kaloihin voivat kertoa siitä, kuinka tärkeää oli, että kokeissa oli mukana molempien kantojen kaloja. Tulosten soveltamismahdollisuudet ovat lupaavat, koska tämä oli yksi ensimmäisistä koejärjestelyistä, joissa virikkeellistettyjen kasvatusaltaiden kalatiheydet olivat samaa luokkaa kuin kalankasvatuslaitoksissa tavallisesti käytetyt tiheydet.			
Avainsanat – Nyckelord – Keywords lohi (<i>Salmo salar</i>), käyttäytymisekologia, laitostuminen, rohkeuskoe, hälyaine, virikkeellinen kasvatus, klassinen ehdollistaminen			
Säilytyspaikka – Förvaringställe – Where deposited Viikin tiedekirjasto, Ekologian ja evoluutiobiologian käsikirjasto, Kainuun kalantutkimusaseman kirjasto			
Muita tietoja – Övriga uppgifter – Additional information			

Sisällysluettelo

1. Johdanto.....	2
1.1. Istutukset, laitosolot ja luonto	2
1.2. Perimän laitostumisen ja laitoskasvatuksen vaikutukset pedonvälttämiskäyt- täytymiseen.....	4
1.3. Laitosoloissa kasvaneiden kalojen käyttäytymisen luonnonmukaistaminen	5
1.4. Monta tekijää huomioitavana	7
1.5. Lohi esimerkkilajina	7
1.6. Tutkimuskysymykset	8
2. Aineisto ja menetelmät.....	9
2.1. Kalat.....	9
2.2. Kokeet.....	10
2.2.1. Kokeiden tekopaikka ja luvat	10
2.2.2. Rohkeuskoe.....	11
2.2.3. Hälyainekoe	14
2.2.4. Ehdollistamiskoe.....	15
2.3. Aineiston tilastollinen käsittely	18
2.4. Koejärjestelyjen vertautuminen istutustilanteeseen ja luonnonoloihin	21
3. Tulokset	22
3.1. Rohkeuskoe	22
3.2. Hälyainekoe.....	27
3.3. Ehdollistamiskoe	31
4. Tulosten tarkastelu	37
4.1. Rohkeuskoe	37
4.2. Hälyainekoe	40
4.3. Ehdollistamiskoe	42
4.4. Johtopäätökset ja pohdintaa	45
5. Kiitokset	48
6. Kirjallisuus	48
Liitteet	53

1. Johdanto

1.1. Istutukset, laitosolot ja luonto

Luonnosta pyydettyä kalaa syövälle kansalaiselle tai kalastajalle on arkipäiväisesti ajatellen yhdentekevää, onko lautasella tai pyydyksessä oleva kala istutuskala vaiko luonnon vesissä syntynyt. Näkökulma muuttuu, jos huomio kiinnitetään arkipäivän sijasta kansantalouteen tai vesiekosysteemiin (Brown & Day 2002).

Maailman vesiin istutetaan vuosittain miljardeja kaloja, mikä lohkaisee maailmantaloudesta miljardeja dollareita (Brown & Day 2002). Suomen osuus tästä kalasummasta on muutama kymmenen miljoonaa kalayksilöä (Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitos 2010). Yksi istutusten tarkoituksista on auttaa kalakantoja palautumaan elinvoimaisiksi (Arahamian ym. 2003). Useat maailman kalakannoista ovat uhanalaisuneet muun muassa ylikalastuksen ja elinympäristöjen laadun heikkenemisen takia (Brown & Day 2002, Härşan & Petrescu-Mag 2008). Vuonna 2008 maailman merialueiden kalakannoista noin 30 prosentin arvioitiin olevan ylikalastettuja. Vain 15:tä prosenttia kannoista voisi hyödyntää nykyistä voimakkaammin. Ylikalastettujen kantojen osuus on noin kolminkertaistunut sitten 1970-luvun. Enemmän kalastusta kestävien kantojen osuus on puolestaan pienentynyt samassa ajassa alle puoleen (FAO 2010).

Kun kalat lisääntyvät luonnossa ilman ihmisen apua luoden pysyviä ja kalastusta kestäviä kalakantoja, kalliita istutuksia ei tarvitse toistaa vuosittain ja kalat ovat jatkuvasti osa vesiekosysteemiä. Nykyään istutuksia joudutaan tekemään toistuvasti, koska istutetut kalat selviytyvät ja lisääntyvät luonnonoloissa usein huomattavasti luonnossa kasvaneita lajikumppaneitaan heikommin (Fleming ym. 1996, Brown & Day 2002). Esimerkiksi yhden luonnossa kasvaneen lohien (*Salmo salar*) vaelluspoikasen on arvioitu vastaavan tulevana saaliina kahta istutuspoikasta (Koli 1990: 80). Tuoreemmissa tutkimuksissa Tornionjoen luonnonlohien eloonjäännin vaelluspoikasesta kutuloheksi on laskettu olevan noin kolminkertainen istukkaisiin verrattuna. Tarkempi luku riippuu muun muassa istukkaiden iästä (Romakkaniemi 2008).

Tyypillinen kalankasvattamo ei vastaa kasvuympäristönä luonnonoloja. Kasvatustilalla on rajattu tila, josta kala ei pääse pois ja jossa yksilötiheys voi olla yli kymmenen kertaa suurempi kuin luonnossa (Brockmark ym. 2010). Ruokaa kasvatuskaloille annetaan säännöllisesti, eikä niiden näin ollen tarvitse oppia sitä itse etsimään. Suurten yksilötiheyksien ja ruokintatavan takia kalat saattavat sen sijaan päätyä laitoksissa kilpailemaan ravinnostaan enemmän kuin luonnonvesissä. Samat syyt voivat myös tehdä

allaskaloista luonnossa kasvaneita lajikumppaneitaan aggressiivisempia (Huntingford 2004). Tavallisesti altaissa ei ole kaloille suoja- tai piilopaikoiksi sopivia rakenteita, mikä muun muassa saattaa vaikeuttaa reviirejä muodostavien kalojen reviirin valtaamista. Altaissa ei myöskään ole kaloja saalistavia petoja (Brown & Day 2002).

Kasvatusallas voi näin ollen ympäristönä suosia erilaista käyttäytymistä ja muutenkin eri ominaisuuksia kuin luonnonolot. Laitosolot eivät yllytä kaloja oppimaan taitoja, joita ne tarvitsevat luonnossa. Luonnossa edulliset ominaisuudet saattavat jopa nostaa kalojen kuolleisuutta kasvatusaltaassa. Jos istutuskalat ovat sukupolvi sukupolven jälkeen laitoskalojen jälkeläisiä, voi kalojen perimään kertyä luonnossa selviytymisen kannalta haitallisia ja laitosoloissa hyödyllisiä ominaisuuksia. Tätä kutsutaan perimän laitostumiseksi. Kalankasvattajat suosivat lisäksi tahallaankin muun muassa nopeasti kasvavia kaloja, mikä myös voi aiheuttaa perimän laitostumista (Huntingford 2004).

Istutuskalajoukon selviytymistä luonnonoloissa voivat siis heikentää kalojen oma yksilöhistoria kasvatusaltaassa, luonnonoloista poikkeavalla tavalla kohdistunut kuolleisuus sekä perimän laitostuminen. Monen lajin laitoskalojen käyttäytymisen on todettu poikkeavan usealla tavalla perimältään luonnonkantaisten tai luonnossa kasvaneiden lajikumppaneidensa käyttäytymisestä (Huntingford 2004, Huntingford & Adams 2005). Toisaalta jotkin istutuskalojen ominaisuuksista, esimerkiksi parempi kilpailukyky, saattavat edesauttaa niiden risteytymistä luonnonkalojen kanssa. Istutuskalojen luonnonoloissa huonot ominaisuudet eivät kuitenkaan risteilyssä katoa, vaan laitostumisen haitat tulevat yleensä ilmi viimeistään seuraavissa sukupolvissa (Fleming ym. 2000, Einum & Fleming 2001, McGinnity ym. 2003).

Pedon saaliiksi jäänyt kalanpoikanen ei lisäänty eikä voi osallistua pysyvän kalakannan luomiseen. Istutusten tuloksellisuudelle on siis merkityksellistä muun muassa istutuskalojen pedonvälttämiskäyttäytyminen eli se, kuinka hyvin istutuskalat välttävät saaliiksi jäämistä. Ensimmäisten päivien luonnon vesiin vapautuksen jälkeen on arvioitu olevan istutuskalojen elämälle kaikista kohtalokkaimmat (Brown & Day 2002, Hyvärinen 2004). Kalat istutetaan yleensä suhteellisen nuorina. Siispä suurin osa pedonvälttämistutkimuksista tehdään kalanpoikasille.

1.2. Perimän laitostumisen ja laitoskasvatuksen vaikutukset pedonvälttämiskäyttäytymiseen

Kalojen pedonvälttämiskäyttäytymiseen ja muihin ominaisuuksiin vaikuttavat sekä perimän laitostuminen että laitosoloissa kasvaminen. Allasoloissa kasvaneiden luonnonkantaisten lohenpoikasten on tutkimuksissa havaittu muun muassa jakavan suojapaikkoja herkemmin kuin luonnossa kasvaneiden luonnonkantaisten. Tämä saattaisi olla allasoloissa kasvaneille luonnossa haitallista, mikäli usean kalan keskenään jakama suojapaikka houkuttelee petoja enemmän kuin suoja, jossa on vain yksi kala (Armstrong & Griffiths 2001, Griffiths & Armstrong 2001). Tutkimuksissa, joissa lohenpoikasia säikäytettiin lasikuidusta valmistetulla petokalan mallilla uimaan suojaan, havaittiin perimältään laitostuneiden poikasten poistuvan suojasta luonnonkantaista nopeammin ja viettävän enemmän aikaa suojan ulkopuolella välittömästi suojasta poistumisen jälkeen (Einum & Fleming 1997, Fleming & Einum 1997). Kokeessa, jossa säikäyttäjänä oli haikaran malli, pakeni mallia luonnonkantaista lohenpoikasista suurempi osa kuin perimältään laitostuneista. Lisäksi luonnonkantaisten kalojen sydämen syke säilyi kohtona pidempään säikäytyksen jälkeen, mikä saattaisi viitata luonnonkantaisten vaurutuneen paremmin haikaran mahdolliseen uuteen hyökkäykseen (Johnsson ym. 2001).

Samansuuntaisia tuloksia on saatu myös muun muassa taimenilla (Fernö & Järvi 1998, Álvarez & Nicieza 2003, Petersson & Järvi 2006) ja kirjolohilla (Johnsson & Abrahams 1991) tehdyissä kokeissa. Ainakin kirjolohilla laitoskasvatuksen on lisäksi todettu voivan laitostaa perimää jo yhden sukupolven aikana siten, että kalojen lisääntymismenestys alenee kymmeniä prosentteja huonommaksi, kuin mitä samanlaisissa laitosoloissa kasvatettujen luonnonkantaisten kirjolohien lisääntymismenestys on (Araki ym. 2007).

Erot pedonvälttämiskäyttäytymisessä eivät kuitenkaan välttämättä tarkoita, että laitoskalat myös jäisivät luonnon kaloja herkemmin petojen saaliiksi. Saaliiksijäämisherkkyyden eroista onkin julkaistu paljon vähemmän tutkimustuloksia. Viittausten määrän perusteella klassikko tällä saralla on Berejikianin (1995) tutkimus, jossa hän osoitti luonnonkantaisten kirjolohen poikasten selviytyvän laitostuneita paremmin petokalalta sekä akvaario-oloissa että luonnollista jokea matkivaan virtaan rakennetuissa aitauksissa. Luonnonoloja jäljittelevissä altaissa on myös kuningaslohella tehdyssä kokeessa saatu samansuuntainen tulos (Fritts ym. 2007). Lisäksi pyyntikokeissa on todettu luonnonkantaista luonnonvesiin vapautetuista kirjolohenpoikasista selviytyvän suuremman osan kuin laitoskantaista poikasista. Tosin pyyntikokeilla ei voida varmasti selvittää,

johtuvatko erot kuolleisuudessa alttiudesta jäädä petojen saaliiksi vai jostain muusta tekijästä (Kostow 2004, Miller ym. 2004).

1.3. Laitosoloissa kasvaneiden kalojen käyttäytymisen luonnonmukaistaminen

Luonnonkalojen ja laitoskalojen väliset erot oletetussa ja todetussa sopeutuvuudessa luonnonoloihin ovat poikineet runsaasti tutkimuksia, joissa on selvitetty, miten laitoskalojen pedonvälttämiskäyttäytyminen ja muukin käyttäytyminen saataisiin muistuttamaan enemmän luonnonkalojen käyttäytymistä. Tärkeimpiä samankaltaistamiskeinoja ovat laitosten kasvatusaltaiden muuttaminen virikkeellisiksi eli enemmän luonnonoloja vastaaviksi ja laitoskalojen kouluttaminen ennen istutusta. Virikkeellistämisen- ja koulutusmenetelmät suunnitellaan yleensä siten, että kalankasvattamot voisivat hyödyntää niitä käytännössäkin (Brown & Day 2002). Joissain tutkimuksissa kaloille on tarjottu myös ”pehmeä lasku”, jolloin kaloja pidetään luonnollisessa tai luonnollisen kaltaisessa ympäristössä vain lyhyen aikaa ennen varsinaista istutusta (Brown & Day 2002 ja Kostow 2004).

Kasvatusaltaiden virikkeellistämisen tausta-ajatuksena on, että luonnonolot ovat laitosoloja monipuolisempia ja enemmän sopeutumista vaativia. Siten laitosolojen luonnonmukaistamisen pitäisi parantaa kalojen sopeutumiskykyä eikä vain opettaa niille yksittäisiä taitoja. (Braithwaite & Salvanes 2005, Brockmark ym. 2010). Kalojen anatomiasa virikkeellistämisympäristöt näkyvät muun muassa muutoksina aivojen rakenteessa (Kishlinger & Nevitt 2006).

Virikkeellisen kasvatusympäristön on muun muassa havaittu kasvattavan luonnonkantaiset turskanpoikaset palautumaan nopeammin haavimisen aiheuttamasta ja kaloille monella tavalla haitallisesta stressistä. Tutkijat olettivat, että haavia pakeneva kala käyttäytyisi samoin myös paetessaan petoa. Virikkeinä tutkimuksessa käytettiin kiviä ja muovikasveja sekä epäsäännöllistä ruokintarytmiä (Braithwaite & Salvanes 2005). Toisessa tutkimuksessa luonnonkantaiset turskat saatiin kivi- ja muovikasvuvirikkeiden avulla viettämään enemmän aikaa piiloutuneena sekä ennen haavimista että haavimisen jälkeen (Salvanes & Braithwaite 2005).

Pedonvälttämistutkimuksissa käytetään usein apuna ns. hälyainetta. Hälyaine on ainakin osittain lajityypillinen joukko yhdisteitä, joita vapautuu kalan ihon pintakerroksen rauhasista ihon rikkoutuessa. Iho rikkoutuu lähes aina kalan jäädessä pedon saaliiksi, joten kalat voivat tulkita vedessä olevan hälyaineen merkitsevän, että lähistöllä ui saalis-

tavia petoja (Chivers ym. 2007). Kirjolohenpoikasten on todettu viipyvän pitempään piilossa ns. lähtölaatikossa akvaariossa, jonka veteen oli lisätty hälyainetta kuin akvaariossa, jossa ei ollut hälyainetta, jos virikkeinä käytettyjä muovikasveja ja kiviä ei siirretty kasvatuksen aikana. Vastaavaa eroa ei havaittu, jos kasvatusakvaariossa ei käytetty virikkeitä eikä myöskään silloin, jos virikkeiden paikkaa siirrettiin kasvatuksen aikana (Lee & Berejikian 2008).

Muun muassa kuningaslohella tehdyissä pyyntikokeissa on saatu myös tuloksia, joiden mukaan virikkeellinen kasvatusympäristö saattaisi parantaa kalojen selviytyvyyttä saalistajilta luonnonoloissa (Maynard ym. 1996). Virikkeellistäminen ei lisäksi ole ainoa tapa muuttaa kasvatusympäristöä luonnonmukaisemmaksi. Kaloja on kasvatettu sopeutuvammiksi myös muun muassa vähentämällä kasvatusaltaissa kalojen yksilötiheyttä lähemmäs luonnollisia tiheyksiä (Brockmark ym. 2010).

Laitoskalojen kouluttamisessa käytetään usein hyväksi klassista ehdollistamista: Ehdottomaan ärsykkeeseen, jonka tiedetään aiheuttavan eläimessä jonkin tietyn vasteen, yhdistetään ehdollinen ärsyke, joka alun perin ei aiheuttanut kyseistä vastetta. Eläin on ehdollistunut, jos jatkossa myös ehdollinen ärsyke aiheuttaa kyseisen vasteen (Pavlov 1927, Barnard 2004: 269–270). Kun kalanpoikasille opetetaan pedonvälttämiskäyttäytymistä, käytetään ehdottomana ärsykkeenä usein hälyainetta ja ehdollisena petokalaa tai petokalan hajua (Brown 2003). Käytännössä ehdollistettaessa koekalat siis altistetaan ensin yhdessä hälyaineelle ja petokalalle tai petokalan hajulle. Sen jälkeen testataan, eroaako altistettujen pedonvälttämiskäyttäytyminen altistamattomien käyttäytymisestä petoa tai pedon hajua vastaan. Usein yhteisaltistus myös toistetaan, koska toistamisen on todettu voivan voimistaa kalojen ehdollistumista (Vilhunen 2006, Mesquita & Young 2007). Toisaalta, jos kalat eivät yhteisaltistuksen aikana koe todellista uhkaa, voi toistaminen myös totuttaa kalat tilanteeseen ja siten heikentää ehdollistumista ja pedonvälttämiskäyttäytymistä (Berejikian ym. 2003). Tutkimuksissa on saatu myös näyttöä, että kaloilla saattaa yksilönkehityksensä aikana olla herkkyyskausia, joiden aikana jonkin tietyn taidon oppiminen on todennäköisempää kuin muulloin (Hawkins ym. 2008).

Pedon hajun on todettu nostavan lohenpoikasten hengitysnopeutta ja ehdollistettujen lohenpoikasten on todettu hengittävän ehdollistamattomia nopeammin hauenhajuisessa vedessä (Hawkins ym. 2008). Puronieriän poikaset on ehdollistamisella saatu liikumaan vähemmän ja odottamaan kauemmin ennen kuin ne itse alkavat saalistaa ravintoeläimiään koeakvaarioissa, joihin oli lisätty petokalan hajua. Ehdollistetut puronieriät myös selviytyivät ehdollistamattomia paremmin petokalan saalistuksesta ehdollistettujen ja ehdollistamattomien nieröiden sekaryhmissä sekä akvaarioissa että luonnolliseen

puroon rakennetuissa aitauksissa (Mirza & Chivers 2000). Kuningaslohen poikaset ovat ehdollistamiskokeessa oppineet vastaamaan pedon hajuun olemalla pitempään liikkumatta. Lisäksi ehdollistaminen paransi virikkeellisissä oloissa kasvatettujen kalojen kykyä selviytyä luonnonoloissa. Mielenkiintoista tässä kokeessa oli myös se, että ilman ehdollistamista virikkeellisissä oloissa kasvatetut kalat selvisivät luonnossa huonommin kuin ehdollistamattomat tavallisissa altaissa kasvatetut kalat (Berejikian ym. 1999).

Ehdottoman ärsykkeen ei ole mikään pakko olla hälyaine. Esimerkiksi niilintilapioita on haavimisella ehdollistettu varomaan pedon mallia enemmän kuin ehdollistamattomat varovat. Ehdollistetut kalat kehittivät jopa käyttäytymisvasteen, jota ehdollistamattomilla ei ollut lainkaan (Mesquita & Young 2007).

1.4. Monta tekijää huomioitavana

Kalojen pedonvälttämiskäyttäytymiseen vaikuttaa siis moni tekijä. Useissa tutkimuksissa on kuitenkin selvitetty ainoastaan muutaman tekijän vaikutusta. Useamman tekijän yhteisvaikutukset voivat johtaa yllättäviin näyttäviin tuloksiin kuten yllä esitellyssä Berejikianin (1999) tutkimuksessa. Joidenkin tekijöiden jättäminen huomioimatta voi antaa vääristyneen kuvan kalojen käyttäytymisestä.

Jos halutaan selvittää, voivatko ehdollistaminen tai virikkeellinen kasvatusympäristö muuttaa laitostuneet kalat enemmän luonnonkantaisten kalojen kaltaisiksi, pitää samassa kokeessa tutkia vaikutuksia saman lajin luonnonkantaisiin ja laitoskantaisiin kaloihin. Periaatteessa on esimerkiksi täysin mahdollista, että jokin menetelmä tai koejärjestely tekisi tavoitteiden vastaisesti laitoskantaisten kalojen pedonvälttämiskäyttäytymisestä vähemmän luonnonkantaisten käyttäytymistä muistuttavaa tai että luonnonkantaistissa kaloissa aikaansaataa muutosta ei saataisi luotua laitoskantaistissa. Muun muassa useimmissa yllä esitellyissä virikkeellistämisen- ja ehdollistamiskokeissa käytettiin tutkimuskaloina kuitenkin vain yhdestä kannasta lähtöisin olevia kaloja.

1.5. Lohi esimerkkilajina

Yksi kotimainen esimerkki istutuskaloista ja istutuskalan ongelmista on lohi, jota istutettiin vuonna 2008 vesiimme noin kahdesta kolmeen miljoonaa yksilöä (Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitos 2010). Lohi on vaelluskala: Poikaset syntyvät virtavesissä ke-

väällä ja valtaavat itselleen reviirin jo ensimmäisenä kesänään. Kasvettuaan yksineläjänä reviirillään yleensä 2–3 vuotta poikanen muuttuu vaelluspoikaseksi, parveutuu ja lähtee vaellukselle alavirtaan kohti merta (järvilohet kohti järveä). Meressä lohi viipyä kasvamassa useamman vuoden ja palaa sitten takaisin kutemaan samaan jokeen, josta se lähti vaellukselle (Koli 1990: 75–80).

1900-luvun alussa lohi kuti Suomessa vielä 18:ssa Itämereen laskevassa joessa. Nykyään luontaisesti lisääntyvä lohikanta on näistä joista jäljellä enää Tornionjoessa ja Simojoessa. Jäämeren puolella lohta nousee kutemaan Tenojokeen ja Näättämonjokeen. Syinä lohijokien vähenemiseen ovat lohien paluuvaellusta estävät jokiin rakennetut voimalaitospadot, vesien likaantuminen sekä vedenkorkeuden säännöstelystä ja ruoppauksista johtuva sorapohjaisten kutualueiden pilaantuminen (Koli 1990: 75–80). Lisäksi moni lohi, ja etenkin istutuslohi, jää kalastajan saaliiksi jo meressä ennen kutuvaellustaan ja lisääntymistään (Salminen 2011). Kalastusrajoitusten ja kalateiden rakentamisen ohella myös onnistuneet istutukset voivat auttaa lohta palaamaan asuttamaan vanhoja kutujokiansa yksinkertaisesti lisäämällä kudulle nousevien kalojen määrää (Arahamian 2003).

1.6. Tutkimuskysymykset

Tätä tutkielmaa varten tekemissäni kokeissa etsin vastauksia neljään kysymykseen: Ensimmäinen halusin selvittää, kuinka kasvatusympäristön erot ja perimän laitoistuminen yhdessä ja erikseen vaikuttavat lohenpoikasten uimiskäyttäytymiseen ja rohkeuteen poistua suojasta kaloille uudessa ympäristössä, jossa ei kuitenkaan ole havaittavissa mitään ilmeistä vaaraa kuten petoa, pedon hajua tai hälyainetta. Toinen kysymys oli, voiko kalojen käyttäytymistä muuttaa hälyaineen avulla ympäristössä, jonka ne jo tuntevat. Luonnossa tätä voisi vastata esimerkiksi tilanne, jossa kalalle ennestään tutulle reviirille ilmestyy peto. Kolmanneksi halusin saada tietää, kuinka ehdollistaminen hauhajalle hälyaineen avulla sekä kasvatusympäristön erot yhdessä ja erikseen vaikuttavat perimältään laitoistuneiden lohenpoikasten pedonvälttämiskäyttäytymiseen ja kykyyn selviytyä saalistavilta haulilta. Neljäs kysymys oli oikeastaan näkökulman laajennus käyttäytymisekologiasta käytännön sovelluksia kohti: kokeet mittasivat myös, aiheuttaisivatko käytetyt yksinkertaiset virikkeellistamis- ja ehdollistamistavat niin suuria ja sopivia muutoksia kalojen käyttäytymisessä, että niitä kannattaisi kokeilla lohenpoikasten kasvattamisessa myös kasvatuslaitosten arkipäivässä eikä vain tutkimusmielessä.

Odotin, että perimältään luonnonkantaiset ja virikkeellisessä ympäristössä kasvatetut kalat olisivat muita arempia tai varovaisempia ja siten haluttomampia liikkumaan uudessa ympäristössä. Odotin, että hälyaine muuttaisi kaikkien kalojen käyttäytymistä varovaisemmaksi ja että hälyaine vaikuttaisi varovaisuutta lisäten enemmän luonnonkantaisiin ja virikkeellisissä altaissa kasvatettuihin kaloihin kuin muihin kaloihin. Odotin myös sekä ehdollistamisen että virikkeellisen kasvatusympäristön voimistavan koekalojeni pedonvälttämiskäyttäytymistä ja kykyä selviytyä saalistavilta hauilta. Kaiken kaikkiaan oletin siis virikkeellisen kasvatusympäristön ja ehdollistamisen tekevän kalojen käyttäytymisestä luonnonmukaisempaa. Pedonvälttämiskäyttäytymiseksi tulkitisin lähtökohtaisesti kaiken varovaisuuteen viittaavan käyttäytymisen kuten piilossa pysyttelyn ja liikkumattomuuden.

2. Aineisto ja menetelmät

2.1. Kalat

Tutkimusloheni olivat Simojoen populaation lohenpoikasia neljästä eri kantasvatusympäristö-käsittelystä: perinteisissä kasvatusaltaissa kasvatettuja Simojoen luonnonkannan kalojen poikasia, virikkeellisissä kasvatusaltaissa kasvatettuja Simojoen luonnonkannan kalojen poikasia, perinteisissä kasvatusaltaissa kasvatettuja Simojoen laitostuneen kannan kalojen poikasia ja virikkeellisissä kasvatusaltaissa kasvatettuja Simojoen laitostuneen kannan kalojen poikasia.

Laitostuneen kannan emokalat olivat kolmannen tai toisen sukupolven laitoskaloja. Luonnonkannan emokalat oli pyydystetty Simojoen suusta kesällä 2007. Laitostuneen kannan kalat oli hedelmöitetty syksyllä 2007 Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitoksen (RKTL) Taivalkosken kalanviljelylaitoksella ja luonnonkannan kalat RKTL:n Lautiosaaren kalanviljelylaitoksella. Molempien kantojen kalat kuoriutuivat RKTL:n Kainuun kalantutkimusasemalla Paltamossa, jonne ne tuotiin ns. silmäpistevaiheessa maaliskuussa 2008.

Syys–lokakuussa 2008 kummankin kannan kalat jaettiin Paltamossa 2500 kalan eriin yhteensä 16 kasvatusaltaaseen. Samalla virikkeellisissä oloissa kasvatettavien kalojen altaat muutettiin virikkeellisiksi: Kaloille rakennettiin yksinkertaisia suojapaikkoja mustista muovilevyistä ja tiilistä. Altaan pohjalle rinnakkain ja toisistaan erilleen asetettujen tiilien päälle asetettiin muovilevy ja muovilevyn päälle painoksi tiilet muovilevyn

alla olevien tiilien yläpuolelle. Veden virtauksen suuntaa ja virtaamaa ryhdyttiin vaihtelevaan ja vedenkorkeutta muuntelemaan 11 ja 27 cm:n välillä. Näiden muutosten rytmi oli mahdollisuuksien rajoissa satunnaistettu, jotta kalat eivät oppisi ennakoimaan muutoksia. Kalojen ruokavaliota muutettiin tarjoamalla niille alkuperäisen pellettikoon pellettien rinnalla myös pienempiä pellettejä. Perinteisesti kasvatettavien kalojen altaisiin ei rakennettu suojapaikkoja, veden virtausta tai vedenkorkeutta ei ryhdytty vaihtelevaan eikä ruokavalioon tehty muutoksia. Vedenkorkeudeksi näissä altaissa asetettiin 25 cm. Muilta osin kaloja kasvatettiin kaikissa altaissa samoilla ohjeistuksilla. Altaiden vesi oli läheisen Kivesjärven vettä, joka suodatettiin ja tarvittaessa myös hapetettiin ennen altaisiin johtamista. Kutakin kanta-kasvatusympäristö-käsittelyä kasvatettiin siis syys-lokakuusta 2008 alkaen yhteensä neljässä altaassa. Yksityiskohtaisemmin kasvatusmenetelmää ovat selostaneet Rodewald ym. (2011).

Ennen kokeiden alkamista kesäkuussa jokaisesta altaasta satunnaisesti valitulle 50 kalalle asennettiin ruumiinonteloon nukutuksessa kirurgisesti PIT-mikrosirutunnisteet, joiden avulla kalat voidaan tunnistaa yksilöllisesti lukemalla vastaanottimella tunnisteen elektromagneettinen koodi (PIT-telemetry, Lahti ym. 2004). PIT-merkityt kalat siirrettiin neljään uuteen käsittelykohtaiseen altaaseen, joissa kasvatusta jatkettiin kuten aiemmin. Kesä-heinäkuun vaihteessa myös merkitsemättömistä kaloista valittiin satunnaisesti jokaisesta kasvatusaltaasta yhtä monta ja yhteensä 1500 jokaisen käsittelyn kalaa neljään uuteen käsittelykohtaiseen altaaseen. Näissäkin neljässä altaassa kasvatusta jatkettiin kuten aiemmin. Kokeissani käytin kaloja näistä kahdeksasta altaasta. Kaikki kasvatuksessa ja kokeissa käytetyt kasvatusaltaat olivat keskenään samanlaisia tummanvihreitä ja pohjaltaan pyöreitä altaita, joiden halkaisija oli 2,1 metriä.

2.2. Kokeet

2.2.1. Kokeiden tekopaikka ja luvat

Tein kaikki kokeeni RKTL:n Kainuun kalantutkimusasemalla Paltamossa. RKTL:llä oli tekemiini kokeisiin tarvittava eläinkoelupa (Eläinkoelautakunnan päätös STH364A).

2.2.2. Rohkeuskoe

Ensimmäisen kokeeni tarkoitus oli selvittää, kuinka kasvatusympäristön ja perimän erot yhdessä ja erikseen vaikuttavat lohenpoikasten uimiskäyttäytymiseen kaloille uudessa ympäristössä, jossa ei kuitenkaan ole havaittavissa mitään ilmeistä vaaraa kuten petoa, pedon hajua tai hälyainetta. Videoin ja jälkikäteen tarkkailin videoilta, kuinka lohenpoikaset käyttäytyvät sisätiloihin vierekkäin sijoitetuissa lasikuitukaukaloissa (pituus 277 cm, leveys 42 cm ja vedenpinnan korkeus 9 cm), joihin johdettiin vesivirtaus. Vesi oli Kivesjärven vettä kuten kasvatusaltaissakin, ja vettä hapetettiin, mikäli se oli tarpeen ja mahdollista. Käytössäni oli kahdeksan kaukaloa. Kaukalot oli jaettu viiteen osaan merkitsemällä osien rajat kaukaloiden pohjaan ilmastointiteipillä. Kaukaloiden valaistuksen voimakkuuden olin säätänyt vastaamaan kasvatusallashallin kasvatusaltaiden alkuillan valaistusta (n. 25 lx) ja mahdollisimman tasaiseksi kaukaloiden eri osien yllä. Veden virtaaman olin säätänyt mahdollisimman tarkkaan yhtä suureksi kaikissa kaukaloissa (n. 10 l/27 s). Kaukalot oli eristetty muusta tilasta pressuilla häiriöiden vähentämiseksi. Kokeiden ajaksi peitin kaukalot läpinäkyvillä muovilevyillä, jotta kalat eivät pääsisi hyppäämään pois kaukaloista.

Tein kokeen kahden päivän aikana: ensimmäisenä päivänä puolelle kaloista ja toisena toiselle puolelle. Koepäivät olivat 25. ja 26.7.2009. Kokeessa uitin kussakin kaukalossa yhdellä kertaa vain yhtä kalaa. Näin ollen tein kokeen samanaikaisesti vain kahdeksalle kalalle. Näitä kahdeksan kalan sarjoja tein päivässä kahdeksan kello 09.00 ja 23.30 välillä. Pidin jokaista kalaa kaukalossa vähintään 50 minuuttia. Käytin kokeessa kaikkien neljän käsittelyn kaloja. Yhdessä kalasarjassa testasin vain yhden käsittelyn kaloja, mutta sarjat jaettiin käsittelyjen kesken siten, että minkään käsittelyn kalojen testaaminen ei keskittynyt johonkin tiettyyn vuorokaudenaikaan. Samoin molempina koepäivinä tein kokeen yhtä monelle kalalle kaikista neljästä käsittelystä. Kaukaloiden veden lämpötila ja happipitoisuus mitattiin ennen ensimmäistä sarjaa ja jokaisen sarjan jälkeen OxyGuard Handy Polaris -mittarilla.

Koekalojen kokojakaumaksi valitsin 110–120 mm (kokonaispituus, pituus kalan nokan kärjestä avatun pyrstöevän kärkeen, FAO 1974), koska se oli silmämääräisesti mitattuna kaikkien käsittelyjen kalojen pituuden keskiarvo ennen kokeen aloitusta. Valitsin kokeeseen jokaisesta neljästä käsittelystä 32 PIT-merkittyä kalaa, joiden mittasin mittatikulla kuuluvan valittuun kokojakaumaan. Valintaa varten kalat nukutettiin kevyesti laimealla MS222-liuoksella (Rahkonen ym. 2000). Jos kala oli vakavasti vahingoittunut tai epämuodostunut, sitä ei valittu koekalaksi. Koekalayksilöt 25.7. tehtävää koet-

ta varten valittiin 23.7. illalla ja 26.7. koetta varten 24.7. illalla. Jokaisen kalan kokonaispituus, ruumiinpituus (pituus nokan kärjestä pyrstöevän tyveen, FAO 1974) ja paino mitattiin tarkasti kokeen jälkeen 7.8.2009.

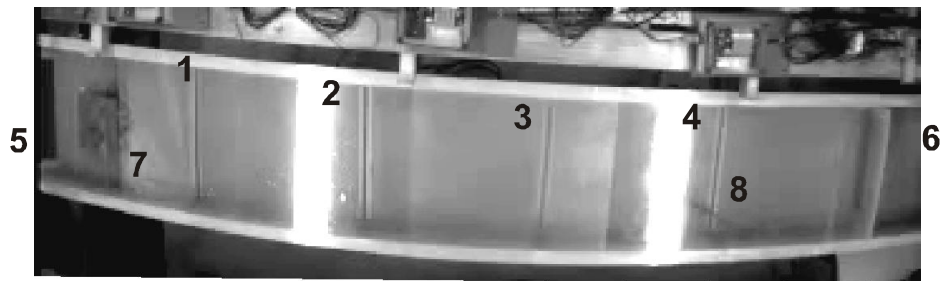
Valinnan jälkeen kalat siirrettiin paastoamaan yhdeksi vuorokaudeksi kasvatushallissa kahdeksaan kasvatusaltaaseen: kaksi allasta kutakin käsittelyä kohden, kahdeksan kalaa kuhunkin altaaseen. Virikkeellisissä oloissa kasvatettujen kalojen altaissa oli samanlaiset suojapaikat kuin kasvatuksen aikana. Käytin molempien koepäivien kaloille samoja kasvatusaltaita.

Varsinaista koetta edeltäväksi yöksi kalat siirrettiin paastoamaan erillisiin paastoaltaisiin (halkaisija 77 cm ja veden korkeus noin 15 cm), joista jokaiseen asetin veden virtaaman yhtä voimakkaaksi. Kalojen haaviminen kasvatusaltaista oli paljon vaikeampaa kuin paastoaltaista. Jos kalat olisi siirretty tutkimuskaukaloihin suoraan kasvatusaltaista, olisivat ne stressaantuneet juuri ennen koetta enemmän kuin tässä järjestelyssä. Viimeisenä haavitut kalat olisivat lisäksi stressaantuneet enemmän kuin ensimmäisinä haavitut, koska niille olisivat aiheuttaneet stressiä myös ensimmäisten kalojen haavimisyrietykset. Myös paastoamisen tarkoitus oli parantaa kalojen kykyä selvitä kokeen aiheuttamasta stressistä (keskustelu Pekka Hyvärisen kanssa kesällä 2009). Jokaisessa altaassa oli samasta käsittelystä neljä kalaa. Paastoallastilan valot sammutettiin yöksi. Altaat peitettiin muovilevyllä, jotta kalat tuntisivat olonsa turvalliseksi. Myös kasvatus- ja paastoaltaiden veden lämpötilaa ja happipitoisuutta tarkkailtiin koepäivien aikana. Samojen kalojen käyttäminen myöhemmin hälyainekokeessa oli syy siihen, että siirsin kalat ennen rohkeuskoetta ensin uusiin kasvatusaltaisiin enkä suoraan paastoaltaisiin. Halusin kalojen olevan mahdollisimman samanlaisissa oloissa ennen kumpaakin koetta.

Varsinaisessa kokeessa kalat poimittiin haavilla ensin paastoaltaista tummanvihreisiin kannellisiin ämpäreihin, joissa oli 4 litraa vettä. Jokaiseen ämpäriin otettiin vain yksi kala. Tämän jälkeen kalojen PIT-tunnisteet luettiin, ja kalat vietiin ämpäreissä rauhoittumaan kymmeneksi minuutiksi kukin oman kaukalonsa viereen. Rauhoittumisajan jälkeen kukin kala kaadettiin hellävaroin ämpäristä kaukaloonsa asetettuun harmaasta muovista valmistettuun kannelliseen ns. lähtölaatikkoon (sisätilan leveys 15 cm, pituus 15 cm ja korkeus 10 cm). Kalan oltua kymmenen minuuttia rauhoittumassa lähtölaatikossa laatikon portti avattiin pressun takaa. Samalla aloitettiin kalan käyttäytymisen videointi eikä pressun kaukalonpuoleiselle puolelle enää menty ennen kokeen päättymistä. Videoilta kirjasin ylös seuraavat kalojen käyttäytymisen piirteet:

- 1) Aika, joka kului, kunnes kala tuli ensimmäisen kerran kokonaan ulos lähtölaatikosta.

- 2) Aika, joka kului ensimmäisen lähtölaatikosta kokonaan ulostulon jälkeen, kunnes kala ylitti lähtölaatikosta katsoen kauimmaisen rajaviivan ensimmäisen kerran kokonaan.
- 3) Kalan kokonaisuintiajat neljässä viiden minuutin jaksossa. Kokonaisuintiaika oli aika, jonka kala oli liikkeessä. Jätin kokonaisuintiajasta pois ajan, jonka kala vietti laatikossa ensimmäisen kokonaan ulostulon jälkeen. Jaksot olivat 0–5, 5–10, 10–15 ja 15–20 minuuttia ensimmäisen kokonaan ulostulon jälkeen.
- 4) Rajaviivojen ylitysten summa neljässä viiden minuutin jaksossa. Laskin ylityksen ylitykseksi vain, jos koko kala ylitti viivan. Aikajaksot olivat samat kuin kohdassa 3.



Kuva 2.1. Pysäytyskuva eräältä videolta: 1–4 rajaviivat 1–4, 5 kaukalon alajuoksu, 6 kaukalon yläjuoksu, 7 lähtölaatikko, 8 kala. Kuvassa näkyvät heijastumat pleksistä eivät paikan päällä näyttäneet läheskään yhtä kirkkailta kuin videolla.

Kokeen jälkeen kalat siirrettiin käsittelyittäin takaisin kasvatushalliin yhteensä 16 kasvatusaltaaseen: 25.7. testatut kalat kahdeksaan altaaseen ja 26.7. testatut kalat kahdeksaan altaaseen, kummankin päivän kaloille kaksi allasta käsittelyä kohden ja kahdeksan kalaa allasta kohden. Käytössä oli kahdeksan allasta enemmän kuin ennen koetta. Lisäksi jaoin alkuperäisetkin kahdeksan allasta käsittelyjen kesken eri tavalla kuin ennen koetta, koska halusin taata, ettei mahdollinen allasvaikutus näyttäytyisi seuraavan kokeen eli hälyainekokeen tuloksissa käsittelyn vaikutuksena. Virikkeellisissä oloissa kasvatettujen kalojen altaissa oli samanlaiset suojapaikat kuin kasvatuksenkin aikana. Kalat saivat toipua näissä altaissa seitsemän vuorokautta ennen hälyainekoetta. Yksi kaloista kuoli rohkeuskokeessa ja toinen lepoviikon aikana.

Oletukseni oli, että perimältään luonnonkantaiset ja virikkeellisissä altaissa kasvatetut kalat olisivat muita arempia tai varovaisempia. Näin ollen oletin sekä luonnonkantaisuuden että virikkeellisyyden pidentävän kalan laatikossa ennen ensimmäistä ulostuloaan kuluttamaa aikaa ja vastaavasti vähentävän kalan liikkumista kaukalossa ulostulon jälkeen.

2.2.3. Hälyainekoe

Toisessa kokeessani etsin vastausta kysymykseen, muuttaako hälyaine lohien käyttäytymistä ympäristössä, jonka ne jo tuntevat. Koekaloina käytin samoja kaloja kuin rohkeuskokeessa. Tarkastelin videoilta samoja käyttäytymispiirteitä kuin rohkeuskokeessa. Myös koejärjestelyt olivat pääosin samat kuin rohkeuskokeessa lukuun ottamatta hälyaineen käyttöä. Lisäksi pidin tällä kertaa kaloja aikataulusyistä kaukaloissa vain 40 minuuttia. Koepäivät olivat 2.8. ja 3.8.2009. Halusin koejärjestelyjen olevan mahdollisimman samanlaiset molemmissa kokeissa, jotta mikään säätelemätön tekijä ei olisi päässyt vääristämään tuloksia näyttäytymällä erheellisesti hälyaineen vaikutuksena.

Käytin kumpanakin koepäivänä joka toista kaukaloa hälyainekaukalona ja joka toista kontrollikaukalona, eri kaukaloita eri päivänä. Näin ollen puolet jokaisen käsitellyn kaloista testattiin hälyaineen kanssa ja puolet ilman. Ensimmäisenä koepäivänä otin kontrollikaukaloiden kalat eri kasvatusaltaista kuin hälyainekaukaloiden kalat. Toisena koepäivänä otin sekä kontrollikaukaloiden että hälyainekaukaloiden kaloista puolet yhdestä saman käsittelyn altaasta ja puolet toisesta. Luovuin erottelusta kasvatusaltaiden välillä, koska ensimmäisen koepäivän iltana huomasin, että saman käsittelyn eri kasvatusaltaiden kalat poikkesivat toisistaan joiltain osin käyttäytymiseltään jo rohkeuskokeessa. Erottelun tarkoituksena oli taata, että kaikki kontrollikaloiksi päätyvät eivät olisi rohkeuskokeessa esimerkiksi vain neljässä ensimmäisessä kaukalossa testattuja kaloja vaan sen sijaan jokaisessa sarjassa joka toisessa kaukalossa testattuja. Sarjat jaoin käsittelyjen kesken samoin kuin rohkeuskokeessa. Sen sijaan yksittäinen kala saattoi tulla testatuksi eri kaukalossa ja eri kellonaikaan (eli eri sarjassa) kuin rohkeuskokeessa. Kaloille olisi koitunut haavimisesta enemmän stressiä, mikäli olisimme tunnistaneet ne yksilöllisesti jo kasvatusaltaista paastoaltaisiin siirrettäessä (keskustelu Pekka Hyvärisen kanssa heinäkuussa 2009).

Hälyaineen valmistin rikkomalla ihon tuoreilta lopetetuilta lohenpoikasilta. Täten käsitellyt lopetetut lohenpoikaset upotin nailonsukassa (viisi kalaa/sukka) kaukalon yläjuoksulle. Valmistin jokaista kalasarjaa varten kaukaloihin uudet hälyainesukat. Kontrollikaukaloiden yläjuoksulle upotin kivillä täytetyn nailonsukan. Ensimmäisen koepäivän jälkeen pesin kaikki kaukalot 70-prosenttisella etanolilla ja huuhtelin ne Kivesjärven vedellä, jotta seuraavana päivänä kontrollikaukaloina käytettäviin kaukaloihin ei jäisi hälyaineen hajua. Ensimmäisenä päivänä kontrollikaukaloina käytetyt kaukalot pesin, jotta mahdolliset etanolijäämät eivät vaikuttaisi käytökseen toisena päivänä pel-

kästään kontrollikaukaloissa. Pesin ja huuhtelin kaukalot samoin myös toisen koepäivän päätteeksi.

Rohkeuskoe antoi jokaisen kalan käytösmuuttujille vertailuarvot, joihin vertailin hälyainekokeen käytösmuuttujien arvoja. Hälyaineetta toisessa osassa testatut kalat toimivat kontrollina kaukaloon joutumisen toistumisen mahdollisille vaikutuksille. Ennusteenä oli, että hälyaineen lisääminen tekisi kaloista arempia ja varovaisempia ja että tämä vaikutus olisi suurempi virikkeellisissä altaissa kasvaneisiin ja luonnonkantaisiin kaloihin. Kontrollikalujen käyttäytymisen muutoksista minulla ei ollut ennakkoletuksia: muuttumattomuus, liikkumisen lisääntyminen ja sen väheneminen ovat kaikki helposti perusteltavissa.

2.2.4. Ehdollistamiskoe

Kolmannessa kokeessani koulutin lohenpoikasia varomaan haukia (*Esox lucius*) käyttäen opetusmenetelmänä klassista ehdollistamista. Istutuslohet ovat osa haukien ruokavaliota luonnossa (Kekäläinen ym. 2008). Opetin kaloja yhdistämään hauen hajun (ehdollinen vahviste) hälyaineen hajuun (ehdoton vahviste) eli saalistavien petojen läsnäoloon. Tavoitteena oli saada kalat tulkitsemaan jo pelkän hauen hajun merkitsevän saalistavien petojen läsnäoloa (ehdollistuminen). Käytännön syistä käytin kokeessa ainoastaan molempien laitoskantaisten kasvatuskäsittelyjen kaloja. Tein kokeen neljässä osassa 30.7.–27.8.2009.

Jokaisen osan aluksi valittiin 120 merkitsemätöntä kalaa molemmista käsittelyistä. Kalojen ruokinta oli keskeytetty valintaa edeltävänä iltana. Jokaiselta valitulta kalalta mitattiin mittatikulla kokonaispituus. Lisäksi 15 kalalta kummastakin käsittelystä mitattiin myös ruumiinpituus ja paino. Mittaamisen työläyden vuoksi ruumiinpituutta ja painoa ei mitattu kaikilta kaloilta. Kalojen kokojakaumaksi valitsin kokonaispituuden 120–140 mm, sillä arvioin sen kokoisia kaloja riittävän koko kokeen ajaksi. Valintaa varten kalat nukutettiin kevyesti laimealla MS222-liuoksella (Rahkonen ym. 2000). Koekaloiksi ei kelpuutettu yksilöitä, jotka olivat vakavasti vahingoittuneita tai epämuodostuneita. Kummastakin käsittelystä valitut kalat jaettiin tasan kahteen kasvatusaltaaseen. Säädin jokaisen altaan virtaaman yhtä suureksi ja keskimäärin kasvatuksen aikaisia virtaamia vastaavaksi. Yksikään näistä neljästä altaasta ei ollut virikkeellinen, koska virikkeellistäminen olisi hankaloittanut ehdollistamisjärjestelyjä. Kaloja alettiin ruokkia

valintapäivää seuraavana päivänä. Kummankin kasvatuskäsittelyn altaista toisen kalat olivat kontrollikalaja, joten niitä ei ehdollistettu.

Aloitin kalojen ehdollistamisen toisena päivänä valinnan jälkeen: Vapautin toiseen ehdollistettavien kalojen altaista kaksi haukea. Välittömästi haukien vapauttamisen jälkeen upotin altaaseen kaksi hälyainekokeessa käytetyn kaltaista hälyainesukkaa. Pidin haukia ja sukkaa altaassa 15 minuuttia. Tämän jälkeen siirsin hauet toiseen ehdollistettavien kalojen altaaseen ja upotin tähän altaaseen kaksi uutta hälyainesukkaa. 15 minuutin kuluttua poistin hauet ja sukat altaasta. Toistin saman menettelyn myös kahtena seuraavana päivänä. Joka päivä käytin kuitenkin eri haukia. Vaihdoin myös joka päivä altaiden ehdollistamisjärjestystä. Aloitin ehdollistamisen joka päivä noin kello 10.30. Kalojen ruokinta lopetettiin kolmannen ehdollistamispäivän iltana.

Viidentenä valinnan jälkeisen päivän iltana valitsin jokaisesta altaasta satunnaisesti neljä kalaa ja siirsin ne seuraavaksi yöksi samoihin paastoaltaisiin, joita olin käyttänyt edellä esitellyissä kokeissa. Jokaiseen paastoaltaaseen tuli kaksi kalaa samasta altaasta. Seuraavana päivänä tein näille 16 kalalle tarkkailukokeen, joka pohjimmiltaan vastasi tavoitteiltaan ja järjestelyiltään edellä esiteltyjä kokeita. Edellisenä iltana olin siirtänyt kolme ehdollistamisessa käytettyä haukea kaukaloiden tulovesiuomaan. Merkittävimmit erot hälyainekokeeseen olivat siis, että pelotteena oli hälyaineen sijasta hauen haju ja että myös kontrollikalojen kaukaloissa oli pelotetta. Pidin tällä kertaa kaloja kaukaloissa kaksi tuntia ja testasin kalat kahdessa kahdeksan kalan sarjassa alkaen kello 10.30. Molemmissa sarjoissa oli kaksi kalaa kummastakin kontrollialtaasta ja ehdollistamisaltaasta. Kaukalokokeen kalat lopetettiin kokeen jälkeen MS222:lla, minkä jälkeen niiltä mitattiin kokonaispituus, ruumiinpituus ja paino.

Ehdollistamis- ja kontrollialtaisiin jääneitä kaloja käytin koekaloina selviytymiskokeessa, jonka tarkoituksena oli selvittää, vaikuttaako virikkeellinen kasvatus ja ehdollistaminen lohenpoikasten kykyyn selviytyä saalistajilta. Käytin kokeessa kahdeksaa ulkotiloissa sijaitsevaa ja pohjaltaan pyöreää betonista allasta, joiden halkaisija oli 8 metriä ja vedenkorkeus noin 1,5 metriä. Jokaisessa altaassa oli kolme paastonnutta haukea, joita oli pilottikokeissa totutettu saalistamaan eläviä lohenpoikasista. Haukien painot olivat ennen kokeen aloitusta välillä 0,9–3,0 kilogrammaa. Jokaisen altaan kolmen hauen yhteenlaskettu paino oli ennen kokeen aloitusta välillä 4,6–6,5 kilogrammaa. Altaisiin oli kasattu lohenpoikasille suojapaikaksi kiviröykkiö, jonka halkaisija oli noin 1 metri. Kivien halkaisija vaihteli noin 20:stä noin 40 senttimetriin. Kalojen todettiin kokeiden aikana pystyvän tunkeutumaan kivien välisiin koloihin. Kalojen pakeneminen altaista oli estetty verkoin ja siivilöin.

Koepäivänä haavin kahdessa yhtä suuressa erässä satunnaisesti yhteensä 50 kalaa molemmista ehdollistamis- ja kontrollialtaista. Vapautin ensimmäisen erän, 25 kalaa molemmista ehdollistus- ja kontrollialtaista, neljään haukialtaaseen noin kello 10.00. Toisen erän kalat vapautin loppuihin neljään haukialtaaseen noin kello 12.00. Kalat siirrettiin haukialtaiden luo suurissa tummanvihreissä muovisangoissa, joissa oli 30 litraa Kivesjärven vettä. Vapautin kalat aina suojapaikkakiviröykkiön päälle. Seuraavana päivänä 24 tunnin kuluttua kalojen vapauttamisesta aloin laskea altaiden vedenpintaa noin 20 cm:n tasolle. Haukien oli pilottikokeissa todettu alkaneen oksentaa heti, kun vedenpintaa alettiin laskea, joten tulkitsin vedenpinnan laskemisen alkamisen ajankohdan olevan myös hetki, jona hauet lakkaavat saalistamasta. Vedenpinnan laskettua altaista haavittiin vahingoittumattomat elävät, haavoittuneet, kuolleet ja oksennetut lohenpoikaset ja kaikkien määrät kirjattiin ylös. Vahingoittumattomilta ja haavoittuneilta kaloilta mittasin kokonaispituuden, ruumiinpituuden ja painon. 25 kalaa yhtä haukiiallasta kohden oli pilottikokeessa todettu sopivaksi määräksi, jolla haukien syönnösten välille saataisiin eroja.

Jokainen kokeen neljästä osasta noudatteli yllä kuvattuja vaiheita. Kaukalokoe ja kalojen vapauttaminen ulos haukialtaisiin tehtiin aina samana päivänä. Näin ollen haukialtaiden hauilla oli kuusi lepo- ja paastopäivää ennen seuraavien koekalojen vapautusta lukuun ottamatta kokeen ensimmäistä osaa, jota ennen lepo- ja paastopäiviä oli seitsemän. Ehdollistamisessa ja kaukalokokeissa käytettäviä haukia oli alun perin yhteensä 20, joista osa kuoli kokeen aikana. Niinpä joitakin haukia käytettiin ehdollistamisessa kahdesti. Lisäksi osa hauista oli elänyt laitoksessa jo pidemmän aikaa, kun taas osa oli pyydetty vasta joitakin päiviä ennen kokeen aloitusta. Kokeiden aikana ehdollistamisessa ja kaukalokokeissa käytettäviä haukia ruokittiin kuolleilla lohenpoikasilla, jotta ne oppisivat tunnistamaan lohenpoikaset mahdollisiksi saaliskaloiksi ja olisivat siten poikasille vaaraksi ehdollistamisaltaissa. Ehdollistamis- ja kontrollikasvatusaltaat pesin 70-prosenttisellä etanolilla ja huuhtelin Kivesjärven vedellä silloin, kun seuraavassa kokeen osassa käytettiin kontrollialtaana allasta, joka edellisessä osassa oli ollut ehdollistamisallas. Tutkimuskaukaloita ei pesty kokeen osien välillä, jotta kaukaloihin ei jäisi jäämiä etanolin hajusta. Hauen hajun mahdollisesta säilymisestä ei ollut haittaa, koska myös seuraavassa osassa jokaiseen kaukaloon johdettiin hauen hajua. Kokeen tekeminen neljässä osassa mahdollisti sen, että pystyin kokeissa käyttämään molemmat ehdollistamis- ja kontrollikäsittelyt kertaalleen jokaisessa käytössäni olleessa kasvatusaltaassa, paastoaltaassa, kaukalossa ja haukialtaassa, mikä vähensi käsittelyjen välisten tulosten erojen riippuvaisuutta muusta kuin käsittelystä itsestään.

Ehdollistamiskäsittelyni ei ottanut huomioon, että kalojen käyttäytymistä saattaa muuttaa ehdollistamisjakson aikana myös pelkkä haaviminen, vaikka vedessä ei olisi sen enempää petoa kuin hälyainettakaan. Kiinnostukseni kohteena oli kuitenkin ennen kaikkea se, voiko kaloja kouluttaa varovaisemmiksi eikä niinkään se, mikä tekijä muutoksen aiheuttaa. Samasta syystä olennaista ei ole myöskään, että haukien suolistosta saattoi erittyä hälyainejohdannaisia kaukaloiden veteen. Myös luonnossa pedon hajuun sekoittuu sen saaliseläinten hälyainejohdannaisten hajua.

Ennusteeni oli, että virikkeellisissä altaissa kasvaminen ja ehdollistaminen opettaisivat kalat varovaisemmiksi. Haukialtaissa ennustin näiden kalojen osaavan käyttää suojapaikkaa enemmän ja paremmin ja jäävän siten harvemmin haukien saaliiksi.

2.3. Aineiston tilastollinen käsittely

Muodostin rajaviivaylitysten määrästä ja kokonaisuintiajoista uuden muuttujan jakamalla viivaylitysten määrän uintiajalla. Kaloille, jotka eivät liikkuneet kaukalossa jollain tietyllä aikajaksolla, annoin tämän suhdeluvun arvoksi kyseisellä jaksolla arvon 0. Kaukalokokeissa osa kaloista ei tullut ulos laatikosta kokeissa käytetyn tarkkailuajan (50, 40 tai 120 min) kuluessa. Näille kaloille annoin ulostuloajaksi kussakin kokeessa arvon tarkkailuaika + 1 s (3001 s, 2401 s ja 7201 s). Hälyainekokeen tuloksien analysoinnissa käytin ulostuloajan muutoksen vääristymien välttämiseksi myös rohkeuskokeessa ulostulemattomien ulostuloaikana arvoa 2401 s.

Käsittelin kalojen kokonaisuintiajat ja suhdeluvut kahtena jaksona: 0–5 min ja 0–20 min laatikosta ulostulon jälkeen. Kala jäi pois analyysistä, jos se ei ehtinyt olla kaukalossa riittävän pitkään ulostulonsa jälkeen ennen tarkkailuajan päättymistä. Näin ollen rohkeuskokeen 0–5 min jakson analyyseistä jäivät pois kalat, joiden ulostuloaika + 300 s (5 min) ylitti arvon 3001 s. Samoin jaksolta 0–20 min putosivat pois kalat, joiden ulostuloaika + 1200 s (20 min) ylitti arvon 3001 s. Vastaavasti ensimmäiseen kauimmaisen rajaviivan ylitykseen kuluneen ajan tarkasteluista jätin kalan pois, jos ulostuloaika + aika ensimmäiseen rajaviivan ylitykseen ylitti 3001 s. Ehdollistamiskokeen kaukalomuuttujien tarkastelussa karsintaraja oli 7201 s. Tallennusvirheen vuoksi ehdollistamiskokeen tarkasteluista jäi lisäksi pois kaksi virikkeellisissä oloissa kasvatettua ehdollistamatonta kalaa, yksi tavallisessa altaassa kasvatettu ehdollistamaton kala ja yksi virikkeellisissä oloissa kasvatettu ehdollistettu kala. Hälyaineen vaikutuksen tar-

kastelussa ulostuloajan ja tarkastelujakson pituuden summan tai ulostuloajan ja muuttujan summan karsintarajana oli molemmissa kokeissa 2401 s (Liite 5).

Rohkeuskoetta käsittelin faktorikokeena, jossa faktoreina olivat kalan kanta ja kasvatusympäristö. Otin tarkasteluun mukaan myös niiden yhdysvaikutuksen. Rohkeuskokeen ja hälyainekokeen käsittelin yhdessä toistettujen mittausten varianssianalyysillä (Quinn & Keough 2002). Hälyaineen vaikutuksen tarkastelusta putosi näin ollen pois vielä lisää kaloja, koska analyysi edellytti, että muuttujalla oli arvo molemmista kokeista (Liite 5). Toistettujen mittausten analyysin aikamuuttujina olivat kokeen toistaminen ja toistamisen yhdysvaikutus kannan tai kasvatusympäristön kanssa sekä kannan ja kasvatusympäristön yhdysvaikutuksen kanssa. Tarkastelin erikseen kontrollikaloja ja hälyainevedessä toisella koekerralla koeteltuja kaloja. En käsitellyt analyysin pääfaktoreiden tuloksia, koska olin kiinnostunut nimenomaan toiston vaikutuksista. Ehdollistamiskokeen kaukalomuuttujien arvot analysoin samanlaisena faktorikokeena kuin rohkeuskokeenkin. Faktoreina olivat kasvatusympäristö sekä se, oliko kala ehdollistettu vai ei.

Selviytymiskokeessa osa vahingoittuneista kaloista oli saattanut vahingoittua kaloja haavittaessa eikä hauen hyökkäyksen tuloksena, joten oli syytä tehdä myös analyysi, jossa vahingoittuneita käsitellään haulilta selvinneinä. Näin ollen valitsin tilastollisten analyysien muuttujiksi vahingoittumattomien henkiin jääneiden kalojen määrän sekä vahingoittumattomien ja haavoittuneiden henkiin jääneiden kalojen summan kussakin haukiallastoistossa. Analysoin tulokset samanlaisena faktorikokeena kuin ehdollistuskokeen kaukalomuuttujat.

Käyttämieni tilastollisten testien ehtona olevaa muuttujan jakauman normaalisuutta tarkastelin lähinnä silmämääräisesti (Quinn & Keough 2002: 192). Poikkeama normaalisuudesta oli selkein lähtölaatikosta poistumisessa ja ensimmäisessä kauimmaisen rajaviivan ylityksessä. Näiden muuttujien normaalisuus parani ottamalla muuttujan arvoista kymmenkantainen logaritmi, ja käytin näiden muuttujien arvoista kaikissa tilastollisissa testeissä näin saamiani logaritimuunnettuja arvoja. Muiden muuttujien lieviä poikkeamia normaalisuudesta en saanut korjattua logaritmi- tai neliöjuurimuunnoksilla. Toisaalta käyttämieni testien pohjalla olevan varianssianalyysin sietokyky poikkeamia normaalisuudesta kohtaan on melko suuri (Ranta ym. 1989: 318, Quinn & Keough 2002: 192). Tilastollisten testieni ehtona olevan varianssien yhtäsuuruuden rajana pidin suurimman ja pienimmän varianssin suhdetta 4:1 (Moore 1995). Jos suhde oli suurempi, korjasin tilannetta muuntamalla nämä muuttujien arvot muuttujien arvojen suuruusjärjestykseksi järjestyslukuasteikolle (ranking).

Rohkeuskokeen osalta tarkastelin, oliko muilla kaukalomuuttujilla lineaarista regressiota lähtölaatikosta ulostuloajan suhteen. Käytin tässäkin analyysissä ulostuloajan \log_{10} -muunnettuja arvoja. Regressioanalyysistä karsiutuivat pois samat kalat kuin faktorikokeestakin.

Rohkeuskokeen ja ehdollistamiskokeen tuloksista katsastin, erosivatko kokonaisuintiajan ja tarkkailujakson pituuden (5 min tai 20 min) suhdeluku sekä viivaylitusten ja kokonaisuintiajan suhdeluku ajanjaksojen 0–5 min ja 0–20 min välillä. Tilastollisena testinä käytin toistettujen mittausten varianssianalyysiä. Aikamuuttujana oli molemmissa testeissä jako ajanjaksoihin 0–5 min ja 0–20 min ja lisäksi tämän jaottelun yhdysvaikutukset rohkeuskokeessa kannan ja kasvatusympäristön kanssa ja ehdollistamiskokeessa ehdollistamiskäsittelyn ja kasvatusympäristön kanssa. En käsitellyt analyysin pääfaktoreiden tuloksia, koska olin kiinnostunut nimenomaan eroista ajanjaksojen välillä. Rohkeuskokeesta mukaan analyysiin pääsivät kalat, joiden ulostuloaika laatikosta + 1200 s oli alle 3001 s. Ehdollistamiskokeen kaloille vastaava raja oli 7201 s.

Rohkeuskokeen ja hälyainekokeen analyysissä en huomionnut kalojen kokoa, koska tarkat koot oli mitattu vasta noin 1–2 viikkoa kokeiden jälkeen, ja koska olin valinnut kokeisiin kaikista käsittelyistä (pituudeltaan) saman kokojakautaman kaloja. Esittelemistäni tuloksista erillään tarkastelin kuitenkin pintapuolisesti koon vaikutusta tekemällä samoja tilastollisia testejä siten, että jokin kokomuuttujista oli kovariaattina. En havainnut näiden tarkastelujen muuttavan ratkaisevasti kokomuuttujitta saatuja tuloksia. Ehdollistamiskokeen kaukalo-osioon valittujen kalojen koot oli mitattu heti kokeen jälkeen. Siten niissä ei voinut olla ajan kulumisesta johtuvaa vääristymää toisin kuin rohkeus- ja hälyainekokeen kokomuuttujissa. Niinpä tarkastelin varianssianalyysillä, oliko kalojen kokomuuttujien keskiarvoissa eroja käsittelyjen välillä. Parittaiset vertailut tein Tukeyn testillä. Selviytymiskoetta tarkastellessani analysoin, poikkesivatko vahingoittumattomien tai vahingoittumattomien sekä henkiin jääneiden haavoittuneiden kalojen kokomuuttujien keskiarvot toisistaan eri käsittelyissä. Menetelmänä käytin samaa faktorijakoa kuin kaukalomuuttujien ja selviytymisen analysoinnissa.

Kasvatusaltaan, paastoaltaan, kaukalon, ehdollistamisaltaan, haukialtaan, koepäivän ja kellonajan mahdollista vaikutusta tuloksiin en testannut tilastollisesti, koska olin jakanut käsittelyt mahdollisimman tasaisesti eri kasvatusaltaisiin, paastoaltaisiin, kaukaloihin, ehdollistamisaltaisiin, haukialtaisiin, koepäiville ja kellonajoille. Myöskään kokeiden aikana mitatut altaiden ja kaukaloiden happipitoisuudet ja lämpötilat eivät käsittelyiden tasaisen jaon ansiosta poikenneet toisistaan siten, että ne olisivat antaneet aiheutta näiden tekijöiden huomioonottamiselle.

Tilastollisen merkitsevyyden rajana pidin p-arvoa 0,05. Kaikki ilmoittamani p-arvot ovat kaksisuuntaisia. Tein kaikki tilastolliset testit PASW Statistics 18 -ohjelmistolla.

2.4. Koejärjestelyjen vertautuminen istutustilanteeseen ja luonnonoloihin

Kaukalo oli ensisijaisesti tutkimusjärjestely, jonka avulla pystyin etsimään eroja kalojen käyttäytymisessä. Rohkeuskoe ja ehdollistamiskokeen molemmat osiot olivat kuitenkin myös mallinnuksia istutustilanteesta. Hälyainekoetta puolestaan voisi verrata tilanteeseen, jossa kalalle ennestään tutulle reviiirille ilmestyy peto. Mikäli istutuspaikalla tai reviiirillä on läsnä petoja, on kalan käyttäytymisellä merkitystä heti istutushetkellä tai heti pedon paikalle saapumisen jälkeen.

Näistä syistä tarkastelin kaukalomuuttujissa erikseen aikajaksoa 0–5 min. Kymmenen minuutin rauhoittumisjakso ennen luukun avaamista esti saamasta kuvaa kalan mahdollisesta käyttäytymisestä heti istutushetkellä tai heti pedon ilmaantumisen hetkellä. Ilman rauhoittumisaikaa kaukalokokeiden tulokset olisivat kuitenkin saattaneet kertoa lähinnä pedonvälttämiskäyttäytymisestä riippumattoman stressin vaikutuksesta, jolloin ainakin nimenomaan pedon välttämisestä johtuvien erojen havaitseminen käsittelyjen välillä olisi ollut hankalampaa.

Käyttämistäni muuttujista viivaylitysten ja uintiajan suhdeluku kuvaa pelkkää uintiaikaa paremmin kalan tavoitteellista uimista eli määrätietoista paikasta toiseen siirtymistä, jossa siirtymiseen käytetään mahdollisimman vähän aikaa. Tällainen käyttäytyminen saattaa olla kaikista turvallisista liikkumistapa, mutta se ei välttämättä ole paras tapa tutustua uuteen ympäristöön: liikkueessaan vain vähän kala saattaa nähdä vähemmän uusia maisemia kuin edestakaisin päämäärättömämmin uidessaan. Se voi kuitenkin olla hyvä tapa aloittaa ympäristöön tutustuminen varovaisesti. Viivaylitysten määrän käyttäminen sellaisenaan olisi voinut sisällyttää viivaylityksiin myös sellaisia ylityksiä, jotka olisivat johtuneet lähinnä uintiajasta eli runsaasta uimisesta sattumalta johtuneista ylityksistä. Suhteuttaminen uintiaikaan kertoo puhtaammin juuri tavoitteellisesta ja varovaisemmasta uintitavasta.

3. Tulokset

3.1. Rohkeuskoe

Kalojen kasvatusympäristö vaikutti merkittävästi aikaan, jonka kala vietti laatikossa ennen ulostuloaan: virikkeellisissä altaissa kasvaneet viipyivät laatikossa pidempään kuin tavallisissa altaissa kasvaneet. Kalan kannalla tai kannan ja kasvatusympäristön yhteisvaikutuksella ei sen sijaan ollut merkittävää vaikutusta (Taulukko 3.1.A). Pisimpään laatikossa viipyivät virikkeellisissä altaissa kasvatetut laitoskantaiset ja toiseksi pisimpään virikkeellisten altaiden luonnonkantaiset kalat. Tavallisissa altaissa kasva-
neista luonnonkantaiset tulivat ulos myöhemmin kuin laitoskantaiset (Kuva 3.1.A, Liite 2A).

Virikkeellisissä oloissa kasvatetut kalat olivat liikkeellä välillä 0–5 min vähemmän aikaa kuin tavallisissa altaissa kasvatetut, mutta ero ei ollut merkittävä. Myöskään faktoreiden yhdysvaikutus kokonaisuintiaikaan ei ollut merkittävä. Kalan kanta lisäsi lohien uintiaikaa suuntaa-antavasti: luonnonkantaiset ja ennen kaikkea tavallisissa altaissa kasvaneet luonnonkantaiset uivat enemmän kuin laitoskantaiset (Taulukko 3.1.B, Kuva 3.1.B). Kaikilla muilla kaloilla paitsi laitostuneen kannan virikkeellisissä oloissa kasvaneilla oli lievää kulmakertoimeltaan positiivista regressiota ulostuloajan suhteen. Vahvinta se oli luonnonkantaisilla tavallisissa altaissa kasvatetuilla kaloilla (Taulukko 3.2.A). Välillä 0–20 min uintiaikaan vaikuttivat merkittävästi ainoastaan kasvatusolot: virikkeellisissä oloissa kasvaneet uivat vähemmän kuin tavallisissa altaissa kasvaneet (Taulukko 3.1.C, Kuva 3.1.C) Uintiajan regressio ulostuloajan suhteen oli paljon heikompi kuin välillä 0–5 min (ks. Taulukko 3.2.B).

Rajaviivaylitysten ja kokonaisuintiajan suhteeseen välillä 0–5 min vaikutti merkittävästi kalan kannan ja kasvatusolojen yhdysvaikutus: luonnonkantaisilla virikkeellinen ympäristö pienensi suhdelukua ja laitoskantaisilla puolestaan suurensi (Taulukko 3.1.D, Kuva 3.1.D). Ulostuloajasta riippuvat regressiot olivat heikompiä kuin uintiajassa, kulmakertoimeltaan kuitenkin tälläkin kertaa positiivisia (Taulukko 3.2.C). Sekä kalan kannalla että kasvatusoloilla oli tilastollisesti merkittävä vaikutus viivaylitysten ja uintiajan suhdeluukuun välillä 0–20 min. Luonnonkantaisten suhdeluku oli pienempi kuin laitoskantaisten ja virikkeellisissä oloissa kasvatettujen pienempi kuin tavallisten altaiden kalojen. Yhdysvaikutus ei ollut merkittävä (Taulukko 3.1.E, Kuva 3.1.E). Regressio ulostuloajan suhteen oli nyt useimmilla käsittelyillä kulmakertoimeltaan negatiivista.

Vahvinta se oli virikkeellisissä oloissa kasvatetuilla luonnonkantisilla kaloilla (Taulukko 3.2.D).

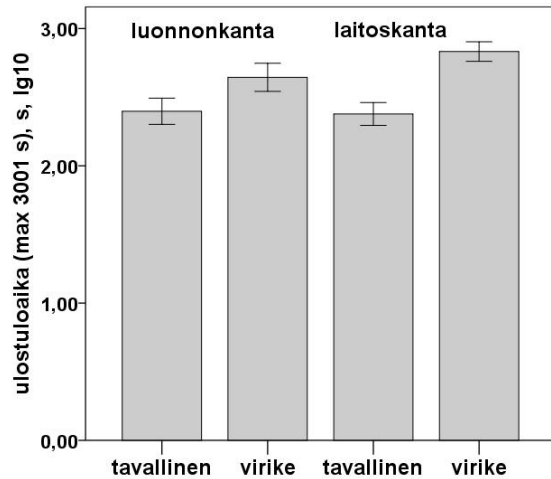
Faktorien yhdysvaikutuksella oli tilastollisesti merkitsevä vaikutus ensimmäiseen kauimmaisen rajaviivan ylitykseen kuluneeseen aikaan: virikkeellinen ympäristö nosti aikaa luonnonkantisilla ja pienensi sitä laitoskantisilla (Taulukko 3.1.F, Kuva 3.1.F, Liite 2B). Regressio ulostuloajan kanssa oli melko heikkoa paitsi luonnonkantisilla tavallisten altaiden kaloilla, joilla se oli lisäksi kulmakertoimeltaan negatiivista (Taulukko 3.2.E).

Kaikkien käsittelyjen kalat uivat suhteessa tarkkailujakson pituuteen (20 min tai 5 min) välillä 0–20 min enemmän kuin välillä 0–5 min (Taulukko 3.1.G, Kuvat 3.1.B ja 3.1.C). Viivaylitysten ja kokonaisuintiajan suhdeluvut sen sijaan eivät poikenneet tilastollisesti merkitsevästi ajanjaksojen kesken.

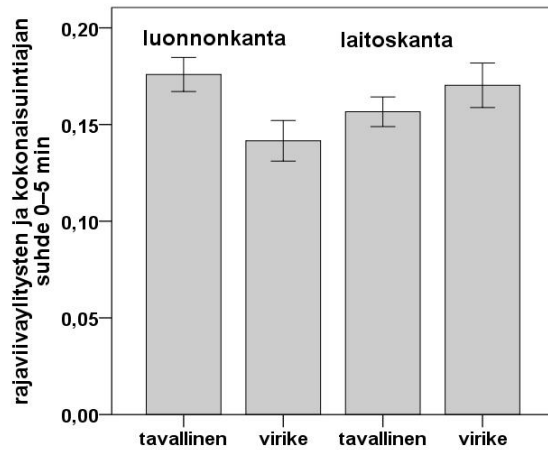
Taulukko 3.1. Varianssianalyysitaulukko kannan ja kasvatusympäristön sekä niiden yhdysvaikutuksen vaikutuksesta käyttäytymismuuttujiin rohkeuskokeessa ja uintiajan eroista tarkasteltujen ajanjaksojen välillä rohkeuskokeessa. Merkitsevät p-arvot on lihavoitu.

	tyypin III neliö- summa	vapausasteet	F-arvo	p-arvo
A) ulostuloaika (max 3001 s), lg10				
kanta	0,227	1	0,897	0,345
kasvatusympäristö	3,942	1	15,570	< 0,001
kanta*kasvatusympäristö	0,344	1	1,360	0,246
virhevaihtelu	31,392	124		
B) kokonaisuintiaika 0–5 min				
kanta	15754,57	1	3,093	0,081
kasvatusympäristö	9776,783	1	1,919	0,169
kanta*kasvatusympäristö	5359,744	1	1,052	0,307
virhevaihtelu	585833,393	115		
C) kokonaisuintiaika 0–20 min				
kanta	89037,141	1	1,530	0,219
kasvatusympäristö	415160,338	1	7,136	0,009
kanta*kasvatusympäristö	877,723	1	0,015	0,902
virhevaihtelu	6341748,375	109		
D) rajaviivaylitysten ja kokonaisuintiajan suhde 0–5 min				
kanta	0,001	1	0,241	0,625
kasvatusympäristö	0,003	1	1,153	0,285
kanta*kasvatusympäristö	0,017	1	6,243	0,014
virhevaihtelu	0,314	115		
E) rajaviivaylitysten ja kokonaisuintiajan suhde 0–20 min				
kanta	0,005	1	5,641	0,019
kasvatusympäristö	0,006	1	6,482	0,012
kanta*kasvatusympäristö	0,003	1	3,093	0,081
virhevaihtelu	0,098	109		
F) aika ensimmäiseen kauimmaisen rajaviivan ylitykseen, lg10				
kanta	0,571	1	2,942	0,089
kasvatusympäristö	0,014	1	0,071	0,791
kanta*kasvatusympäristö	0,949	1	4,888	0,029
virhevaihtelu	22,335	115		
G) uintiajan ero jaksojen 0–5 min ja 0–20 min välillä				
jakso	0,871	1	49,468	< 0,001
jakso*kanta	0,011	1	0,648	0,423
jakso*kasvatusympäristö	0,010	1	0,569	0,452
jakso*kanta*kasvatusympäristö	0,020	1	1,111	0,294
virhevaihtelu	1,918	109		

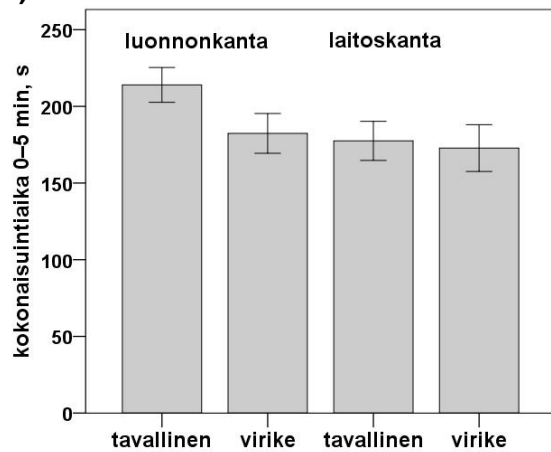
A)



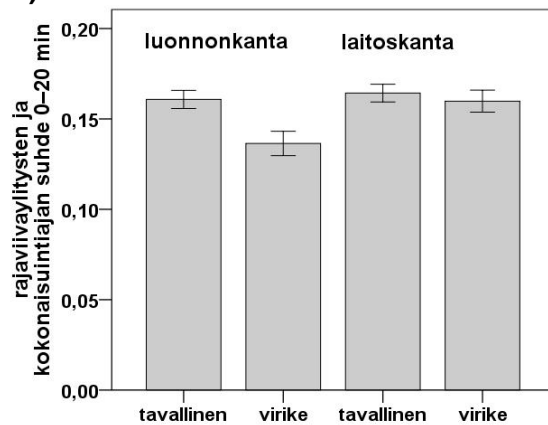
D)



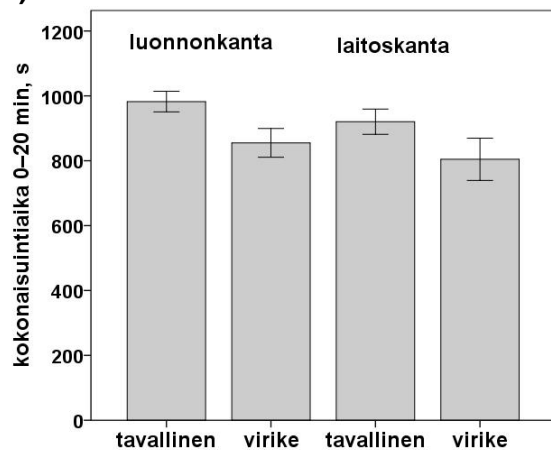
B)



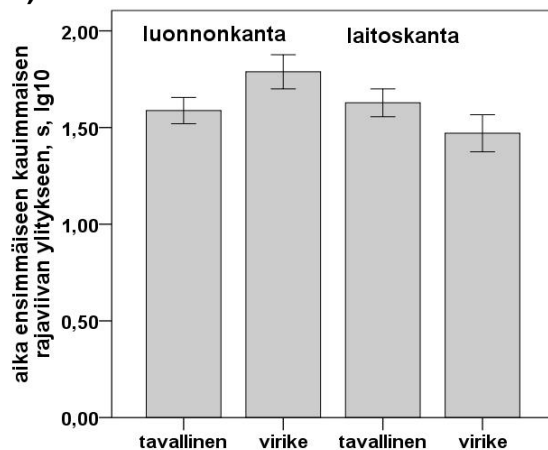
E)



C)



F)



Kuva 3.1. Rohkeuskokeen käyttäytymismuuttujien keskiarvot ± 1 keskivirhe. tavallinen = tavallinen laitokasvatus, virike = virikkeellinen laitokasvatus, A) kymmenkantainen logaritmi kalan lähtölaatikossa ennen ensimmäistä ulostuloa viettämästä ajasta (max 3001 s), B) kokonaisuintiaika välillä 0–5 min, C) kokonaisuintiaika välillä 0–20 min, D) rajaviivaylitysten ja kokonaisuintiajan suhde välillä 0–5 min, E) rajaviivaylitysten ja kokonaisuintiajan suhde välillä 0–20 min, F) kymmenkantainen logaritmi ensimmäisestä kauimmaisen rajaviivan ylitykseen kuluneesta ajasta.

Taulukko 3.2. Käyttäytymismuuttujien lineaariset regressiot lähtölaatikosta ulostuloajan suhteen rohkeuskokeessa. Arvon 0,1 ylittävät selitysasteet ja merkitsevästi nolasta poikkeavat regressiokertoimien p-arvot on lihavoitu.

	regressiokerroin β	selitysaste R^2	regressiokertoimen p-arvo
A) kokonaisuintiaika 0–5 min			
kaikki kalat	25,815	0,030	0,059
tavallinen, luonnonkanta	49,463	0,160	0,026
virikkeellinen, luonnonkanta	49,342	0,138	0,052
tavallinen, laitoskanta	28,226	0,034	0,314
virikkeellinen, laitoskanta	-13,110	0,003	0,777
B) kokonaisuintiaika 0–20 min			
kaikki kalat	-3,440	$4,099 \cdot 10^{-5}$	0,946
tavallinen, luonnonkanta	101,126	0,078	0,135
virikkeellinen, luonnonkanta	90,036	0,037	0,345
tavallinen, laitoskanta	-14,548	0,001	0,873
virikkeellinen, laitoskanta	-77,721	0,006	0,713
C) rajaviivaylitysten ja kokonaisuintiajan suhde 0–5 min			
kaikki kalat	0,022	0,040	0,029
tavallinen, luonnonkanta	0,025	0,071	0,148
virikkeellinen, luonnonkanta	0,026	0,060	0,207
tavallinen, laitoskanta	0,028	0,090	0,095
virikkeellinen, laitoskanta	0,009	0,002	0,807
D) rajaviivaylitysten ja kokonaisuintiajan suhde 0–20 min			
kaikki kalat	-0,013	0,034	0,050
tavallinen, luonnonkanta	-0,008	0,021	0,444
virikkeellinen, luonnonkanta	-0,035	0,247	0,010
tavallinen, laitoskanta	0,011	0,031	0,346
virikkeellinen, laitoskanta	-0,028	0,087	0,144
E) aika ensimmäiseen kauimmaisen rajaviivan ylitykseen, lg10			
kaikki kalat	-0,160	0,030	0,059
tavallinen, luonnonkanta	-0,297	0,162	0,025
virikkeellinen, luonnonkanta	-0,239	0,070	0,175
tavallinen, laitoskanta	-0,131	0,023	0,410
virikkeellinen, laitoskanta	0,400	0,074	0,161

3.2. Hälyainekoe

Kaukalokokeen toistamisella ilman hälyainetta ei ollut merkitsevää vaikutusta kontrollikaloiden laatikosta poistumisen ajankohtaan, ei yhdysvaikutuksina kannan ja kasvatusympäristön kanssa eikä yksinäänkään. Toisto hälyainevedessä vaikutti ulostuloaikaan eri tavoin riippuen faktoriyhdistelmästä. Myös toistamisella itsellään oli niukasti merkitsevä vaikutus ulostuloaikaan (Taulukko 3.3.A). Hälyaine pidensi kaikkien muiden paitsi luonnonkantaisten tavallisten altaiden kalojen ulostuloaika. Eniten pitenevät luonnonkantaisten virikkeellisten altaiden kalojen ja laitoskantaisten tavallisten altaiden kalojen ulostuloajat (Kuva 3.2.A).

Uintiajan tarkastelussa välillä 0–5 min kaukalokokeen toiston ja faktoreiden yhdysvaikutukset eivät aiheuttaneet tilastollisesti merkitseviä muutoksia sen enempää kontrollikaloiden kuin hälyainevedessäkin testattujen kalojen uintiajoissa. Suuntaantavaa merkitsevyyttä oli toiston, kannan ja kasvatusolojen yhdysvaikutuksella sekä kontrollikaloiden että testikaloiden ja toistolla yksinään testikaloiden (Taulukko 3.3.B). Toistamisen vaikutus oli useimmissa kalaryhmissä uintiaikaa lyhentävä (Kuva 3.2.B). Välillä 0–20 min toiston vaikutus kontrollikaloiden uintiaikoihin oli edelleen tilastollisesti merkitsemätön. Sen sijaan kokeen toistaminen hälyainevedessä vaikutti tilastollisesti merkitsevästi kaikkien kalojen uintiaikaa lyhentäen (Taulukko 3.3.C, Kuva 3.2.C).

Kokeen toistamisella ei ollut merkitsevää vaikutusta kontrollikaloiden eikä hälyainevedessä toisella kertaa testattujen kalojen rajaviivaylitysten ja uintiajan suhteeseen välillä 0–5 min, ei toistamisella itsensä eikä toiston ja faktorien yhdysvaikutuksilla (Taulukko 3.3.D, Kuva 3.2.D). Merkitseviä vaikutuksia ei ilmennyt myöskään tarkasteltaessa koko väliä 0–20 min (Taulukko 3.3.E, Kuva 3.2.E). Toistaminen ei vaikuttanut tilastollisesti merkitsevästi myöskään kauimmaisen rajaviivan ylitykseen kuluneeseen aikaan (Taulukko 3.3.F, Kuva 3.2.F)

Taulukko 3.3. Toistettujen mittausten varianssianalyysitaulukko toiston sekä kannan, kasvatusympäristön ja toiston yhdysvaikutuksien vaikutuksesta käyttäytymismuuttujiin hälyainekokeessa. Merkitsevät p-arvot on lihavoitu.

	kontrollikalat				hälyaineveden kalat			
	tyypin III neliösumma	vapausasteet	F-arvo	p-arvo	tyypin III neliösumma	vapausasteet	F-arvo	p-arvo
A) ulostuloaika (max 2401 s), lg10								
toisto	0,065	1	0,535	0,468	0,485	1	4,005	0,050
kanta*toisto	0,098	1	0,809	0,372	0,022	1	0,183	0,670
kasvatusympäristö*toisto	0,074	1	0,606	0,439	0,097	1	0,797	0,375
kanta*kasvatusympäristö*toisto	0,059	1	0,487	0,488	0,560	1	4,620	0,036
virhevaihtelu	7,170	59			7,270	60		
B) kokonaisuintiaika 0–5 min								
toisto	13035,078	1	2,457	0,124	17854,361	1	3,468	0,068
kanta*toisto	14684,375	1	2,768	0,103	6858,687	1	1,332	0,254
kasvatusympäristö*toisto	2957,539	1	0,558	0,459	2456,138	1	0,477	0,493
kanta*kasvatusympäristö*toisto	19315,76	1	3,641	0,062	16361,195	1	3,178	0,081
virhevaihtelu	254618,739	48			257417,205	50		
C) kokonaisuintiaika 0–20 min								
toisto	37239,249	1	0,685	0,413	649234,319	1	9,462	0,004
kanta*toisto	3388,682	1	0,062	0,804	68077,014	1	0,992	0,325
kasvatusympäristö*toisto	5180,978	1	0,095	0,759	3412,688	1	0,050	0,825
kanta*kasvatusympäristö*toisto	80726,93	1	1,484	0,230	2863,404	1	0,042	0,839
virhevaihtelu	2230484,131	41			2676079,284	39		

D) rajaviivaylitysten ja kokonaisuintiajan suhde 0–5 min

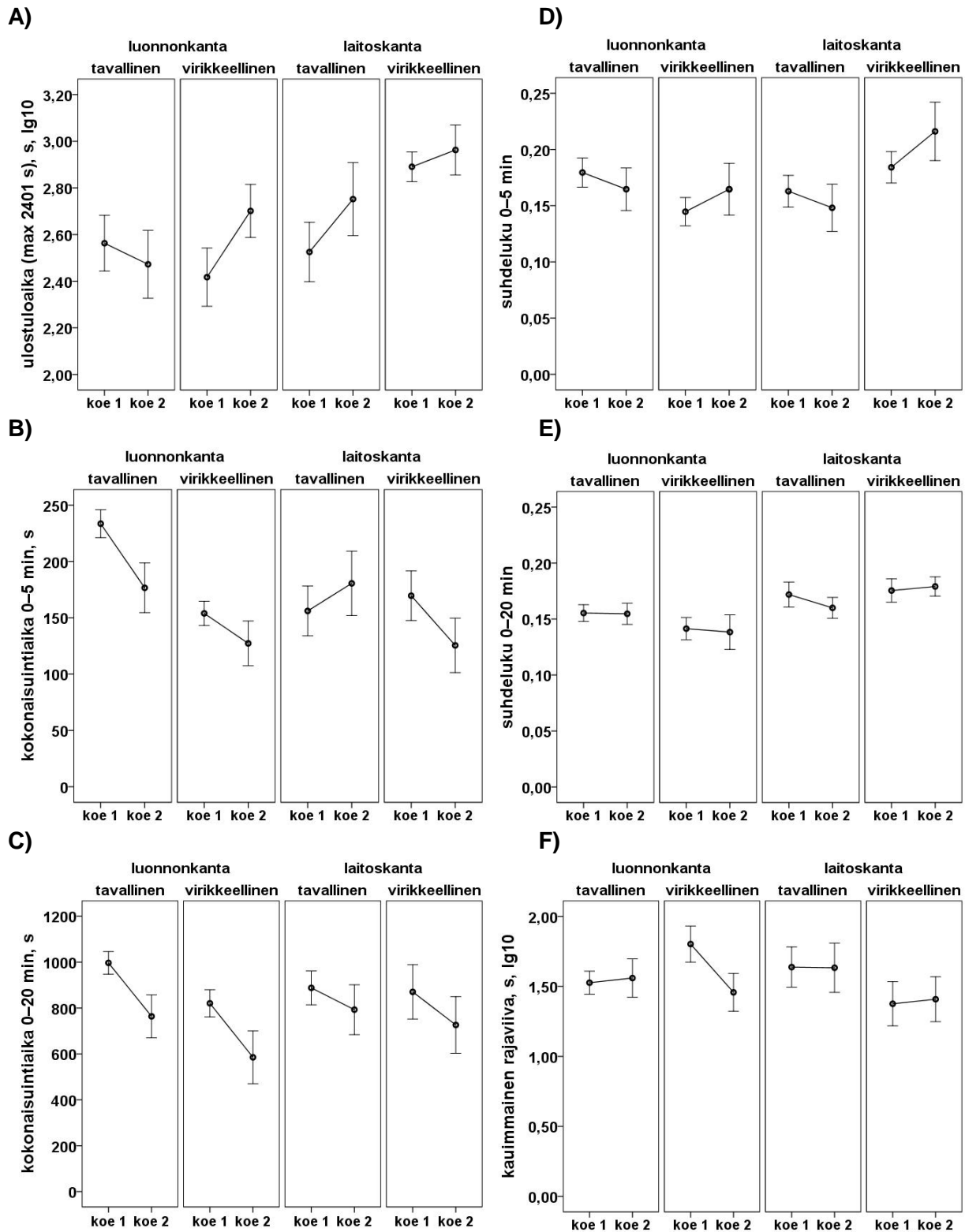
toisto	0,003	1	0,874	0,355	0,001	1	0,198	0,659
kanta*toisto	0,006	1	1,584	0,214	$2,455 \cdot 10^{-4}$	1	0,058	0,811
kasvatusympäristö*toisto	0,002	1	0,706	0,405	0,011	1	2,634	0,111
kanta*kasvatusympäristö*toisto	0,001	1	0,263	0,611	$2,383 \cdot 10^{-4}$	50	0,056	0,813
virhevaihtelu	0,167	48						

E) rajaviivaylitysten ja kokonaisuintiajan suhde 0–20 min

toisto	0,001	1	1,555	0,219	$1,869 \cdot 10^{-4}$	1	0,180	0,674
kanta*toisto	$2,117 \cdot 10^{-5}$	1	0,030	0,863	$2,627 \cdot 10^{-5}$	1	0,025	0,875
kasvatusympäristö*toisto	0,002	1	2,399	0,129	$2,228 \cdot 10^{-4}$	1	0,214	0,646
kanta*kasvatusympäristö*toisto	$2,316 \cdot 10^{-5}$	1	0,331	0,568	$4,172 \cdot 10^{-4}$	1	0,401	0,530
virhevaihtelu	0,029	41			0,041	39		

F) aika ensimmäiseen kauimmaisen rajaviivan ylitykseen, lg10

toisto	0,013	1	0,048	0,828	0,129	1	0,500	0,483
kanta*toisto	0,046	1	0,173	0,680	0,185	1	0,716	0,402
kasvatusympäristö*toisto	0,146	1	0,545	0,464	0,186	1	0,723	0,399
kanta*kasvatusympäristö*toisto	0,097	1	0,361	0,551	0,277	1	1,073	0,305
virhevaihtelu	12,358	46			12,370	48		



Kuva 3.2. Hälyainekokeen toisella kertaa hälyainevedessä testattujen kalojen käyttäytymismuut-
tujen keskiarvot ± 1 keskivirhe. koe 1 = keskiarvo rohkeuskokeessa, koe 2 = keskiarvo hälyai-
nekokeessa, suhdeluku = rajaviivaylitysten ja kokonaisuintiajan suhde, kauimmainen rajaviiva =
aika ensimmäiseen kauimmaisen rajaviivan ylitykseen, A) kymmenkantainen logaritmi kalan
lähtölaatikossa ennen ensimmäistä ulostuloa viettämästä ajasta (max 2401 s), B) kokonaisuinti-
aika välillä 0–5 min, C) kokonaisuintiaika välillä 0–20 min, D) rajaviivaylitysten ja kokonaisuin-
tiajan suhde välillä 0–5 min, E) rajaviivaylitysten ja kokonaisuintiajan suhde välillä 0–20 min, F)
kymmenkantainen logaritmi ensimmäisestä kauimmaisen rajaviivan ylitykseen kuluneesta ajasta.
Kontrollikalojen vastaavia kuvaajia ei ole esitetty, koska kaukalokokeen toistaminen ei synnyttä-
nyt tilastollisesti merkitseviä vaikutuksia toistettujen mittausten varianssianalysissa.

3.3. Ehdollistamiskoe

Kaukalokokeissa ehdollistaminen ja ehdollistettujen kalojen osalta myös virikkeellinen kasvatusympäristö pidensivät kalojen ulostuloaikaa (Kuva 3.3.A, Liite 4A). Vaikutukset ja niiden yhdysvaikutus eivät kuitenkaan olleet tilastollisesti merkitseviä (Taulukko 3.4.A).

Välillä 0–5 min ehdollistaminen lisäsi virikkeellisissä oloissa kasvaneiden ja lyhensi tavallisissa altaissa kasvaneiden kalojen uintiaikaa. Ehdollistamisen ja kasvatusolojen päävaikutukset eivät olleet merkitseviä (Taulukko 3.4.B, Kuva 3.3.B). Välillä 0–20 min virikkeellisissä oloissa kasvaneet ehdollistetut kalat uivat edelleen enemmän kuin ehdollistamattomat. Samoin tavallisten altaiden ehdollistamattomat kalat uivat yhä ehdollistettuja vähemmän. Mikään vaikutus ei kuitenkaan ollut tilastollisesti merkitsevä välillä 0–20 min (Taulukko 3.4.C, Kuva 3.3.C).

Viivaylitysten ja uintiajan suhdeluvusta faktorikoe löysi muuntamattomasta aineistosta merkitsevän yhdysvaikutuksen välillä 0–5 min. Ehdollistaminen nosti virikkeellisten altaiden kalojen suhdelukua ja alensi tavallisten altaiden (Taulukko 3.4.D, Liite 4B). Aineisto ei kuitenkaan aivan täyttänyt varianssien homogeenisyysehtoa. Suuruusjärjestykseksi muunnatussa aineistossa käsittelyjen keskiarvojen järjestys oli sama, mutta erot eivät olleet enää merkitseviä (Taulukko 3.4.E, Kuva 3.3.D). Välillä 0–20 min ehdollistamisen vaikutus molempiin kasvatuskäsittelyihin oli samankaltainen kuin välillä 0–5 min (Kuva 3.3.E). Erot eivät kuitenkaan olleet enää merkitseviä (Taulukko 3.4.F).

Ehdollistamisella ja kasvatusoloilla oli merkitsevä yhdysvaikutus ensimmäiseen kaivun viivan ylitykseen kuluneeseen aikaan (Taulukko 3.4.G.) Ehdollistus sai virikkeellisesti kasvatetut uimaan kaukalon toiseen päähän nopeammin ja tavallisissa altaissa kasvaneet puolestaan hitaammin (Kuva 3.3.F, Liite 4C).

Samoin kuin rohkeuskokeessa kaikkien käsittelyjen kalat uivat suhteessa tarkkailujakson pituuteen välillä 0–20 min enemmän kuin välillä 0–5 min (Taulukko 3.4.H, Kuvat 3.3.B ja 3.3.C). Viivaylitysten ja kokonaisajan suhdeluvut eivät myöskään ehdollistamiskokeessa poikenneet tilastollisesti merkitsevästi ajanjaksojen kesken.

Kaukalokokeen kalojen kokonaispituus, ruumiinpituus ja paino eivät poikenneet toisistaan tilastollisesti merkitsevästi eri käsittelyjen välillä. Näin ollen en ottanut näitä muuttujia mukaan kovariaatiksi mukaan tässä esittelemiini tarkasteluihin. Tein kuitenkin pintapuolisia tarkasteluja koon vaikutuksista käsittelyjen välisiin eroihin muissa muuttujissa. Näiden tarkastelujen perusteella kokomuuttujilla ei ollut vaikutusta.

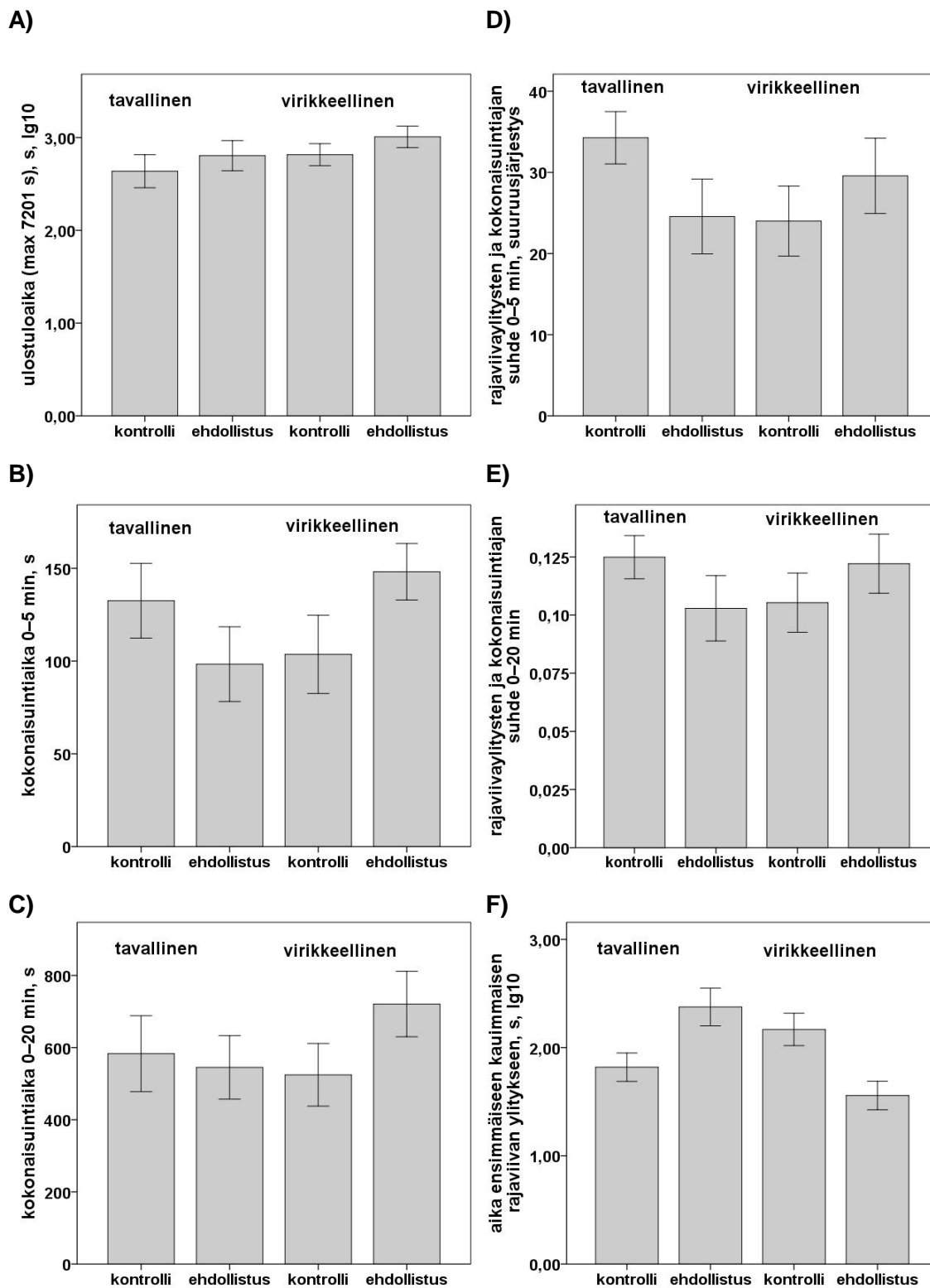
Selviytymiskokeen tuloksissa ei ollut tilastollisesti merkitseviä eroja käsittelyjen kesken lukuun ottamatta niukasti merkitsevää p-arvoa faktoreiden yhdysvaikutuksessa vahingoit-

tumattomien sekä henkiin jääneiden haavoittuneiden kalojen kokonaispituudessa (Taulukko 3.5., Kuva 3.4.). Keskiarvoltaan pienimpiä olivat ilman ehdollistusta jääneet virikkeellisen kasvatuksen saaneet kalat. Kokoero suurimpiin eli ehdollistamattomiin tavallisten altaiden kaloihin oli vajaat 2 mm (Kuva 3.4.C).

Kaikkien ehdollistamiskokeisiin valittujen kalojen kokonaispituudet poikkesivat toisistaan käsittelyjen kesken: ehdollistamattomiksi jäävät virikkeellisen kasvatuksen saaneet kalat olivat pienempiä kuin tavallisten altaiden ehdollistettavat kalat ja tavallisten altaiden ehdollistamattomat kalat. Suurin ero keskiarvoissa oli vajaat 2 mm (Taulukko 3.6.). Ruumiinpituudessa ja painossa ei ollut tilastollisesti merkitseviä eroja tavallisen kasvatuksen ja virikkeellisen kasvatuksen saaneiden kalojen välillä. Tähän tosin saattoi vaikuttaa se, että toisin kuin kokonaispituus näitä kokomuuttujia ei mitattu kaikilta kaloilta.

Taulukko 3.4. Varianssianalyysitaulukko ehdollistamisen ja kasvatusympäristön sekä niiden yhdysvaikutuksen vaikutuksesta käyttäytymismuuttujiin ehdollistamiskokeen kaukalo-osiossa ja uintiajan eroista tarkasteltujen ajanjaksojen välillä ehdollistamiskokeen kaukalo-osiossa. Merkitsevät p-arvot on lihavoitu.

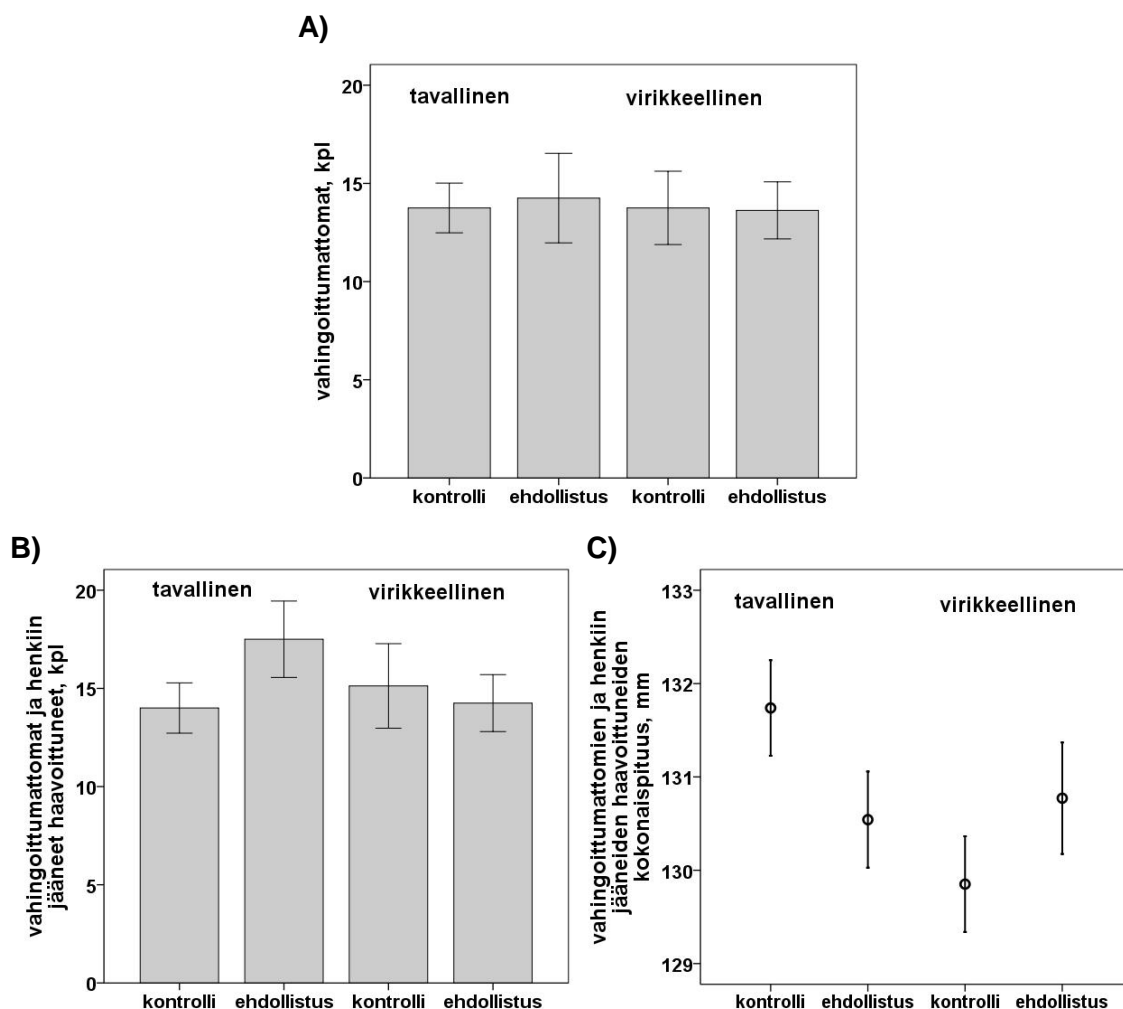
	tyypin III neliösumma	vapausasteet	F-arvo	p-arvo
A) ulostuloaika (max 7201 s), lg10				
ehdollistus	0,486	1	1,477	0,229
kasvatusympäristö	0,544	1	1,652	0,204
ehdollistus*kasvatusympäristö	0,002	1	0,007	0,935
virhevaihtelu	18,421	56		
B) kokonaisuintiaika 0–5 min				
ehdollistus	364,973	1	0,072	0,790
kasvatusympäristö	1494,285	1	0,293	0,591
ehdollistus*kasvatusympäristö	21233,106	1	4,163	0,047
virhevaihtelu	260153,355	51		
C) kokonaisuintiaika 0–20 min				
ehdollistus	85834,153	1	0,727	0,398
kasvatusympäristö	46746,967	1	0,396	0,532
ehdollistus*kasvatusympäristö	187889,521	1	1,591	0,213
virhevaihtelu	6024642,180	51		
D) rajaviivaylitysten ja kokonaisuintiajan suhde 0–5 min				
ehdollistus	4,190*10 ⁻⁴	1	0,156	0,695
kasvatusympäristö	0,001	1	0,433	0,513
ehdollistus*kasvatusympäristö	0,012	1	4,449	0,040
virhevaihtelu	0,137	51		
E) rajaviivaylitysten ja kokonaisuintiajan suhde 0–5 min, suuruusjärjestys				
ehdollistus	58,458	1	0,231	0,633
kasvatusympäristö	94,932	1	0,375	0,543
ehdollistus*kasvatusympäristö	799,115	1	3,157	0,082
virhevaihtelu	12911,17	51		
F) rajaviivaylitysten ja kokonaisuintiajan suhde 0–20 min				
ehdollistus	9,392*10 ⁻⁵	1	0,044	0,835
kasvatusympäristö	4,171*10 ⁻⁷	1	1,945*10 ⁻⁴	0,989
ehdollistus*kasvatusympäristö	0,005	1	2,402	0,127
virhevaihtelu	0,109	51		
G) aika ensimmäiseen kauimmaisen rajaviivan ylitykseen, lg10				
ehdollistus	0,009	1	0,032	0,858
kasvatusympäristö	0,712	1	2,463	0,123
ehdollistus*kasvatusympäristö	4,417	1	15,269	< 0,001
virhevaihtelu	13,884	48		
H) uintiajan ero jaksojen 0–5 min ja 0–20 min välillä				
jakso	0,233	1	8,801	0,005
jakso*ehdollistus	0,016	1	0,614	0,437
jakso*kasvatusympäristö	0,001	1	0,050	0,825
jakso*kasvatusympäristö*ehdollistus	0,008	1	0,292	0,591
virhevaihtelu	1,353	51		



Kuva 3.3. Ehdollistamiskokeen kaukalo-osion käyttäytymismuuttujien keskiarvot ± 1 keski-
virhe. tavallinen = tavallinen laitoskasvatus, virikkeellinen = virikkeellinen laitoskasvatus,
kontrolli = ehdollistamattomat kalat, ehdollistus = ehdollistetut kalat, A) kymmenkantainen
logaritmi kalan lähtölaatikossa ennen ensimmäistä ulostuloa viettämästä ajasta (max 7201 s),
B) kokonaisuintiaika välillä 0–5 min, C) kokonaisuintiaika välillä 0–20 min, D) rajaviivaylitys-
ten ja kokonaisuintiajan suhde välillä 0–5 min muutettuna suuruusjärjestykseksi järjestyslu-
kuasteikolle, E) rajaviivaylitysten ja kokonaisuintiajan suhde välillä 0–20 min, F) kymmenkan-
tainen logaritmi ensimmäisestä kauimmaisen rajaviivan ylitykseen kuluneesta ajasta.

Taulukko 3.5. Varianssianalyysitaulukko: ehdollistamisen ja kasvatusympäristön sekä niiden yhdysvaikutuksen vaikutus kalojen selviytymiseen ehdollistamiskokeen haukiallasosiossa sekä haukialtaista haavittujen kalojen kokonaispituuden riippuvuus samoista tekijöistä. Merkitsevät p-arvot on lihavoitu.

	tyypin III neliösumma	vapausasteet	F-arvo	p-arvo
A) vahingoittumattomat				
ehdollistus	0,281	1	0,011	0,916
kasvatusympäristö	0,781	1	0,032	0,860
ehdollistus*kasvatusympäristö	0,781	1	0,032	0,860
virhevaihtelu	694,375	28		
B) vahingoittumattomat ja henkiin jääneet haavoittuneet				
ehdollistus	13,781	1	0,567	0,458
kasvatusympäristö	9,031	1	0,372	0,547
ehdollistus*kasvatusympäristö	38,281	1	1,575	0,220
virhevaihtelu	680,375	28		
C) vahingoittumattomien ja henkiin jääneiden haavoittuneiden kokonaispituus				
ehdollistus	2,202	1	0,066	0,797
kasvatusympäristö	79,628	1	2,393	0,123
ehdollistus*kasvatusympäristö	129,836	1	3,902	0,049
virhevaihtelu	15306,104	460		



Kuva 3.4. Ehdollistamiskokeen hauki-allaskokeen muuttujien keskiarvot ± 1 keskivirhe. tavallinen = tavallinen laitoskasvatus, virikkeellinen = virikkeellinen laitoskasvatus, kontrolli = ehdollistamattomat kalat, ehdollistus = ehdollistetut kalat, A) vahingoittumattomien kalojen lukumäärä eri käsittelyissä, B) vahingoittumien ja henkiin jääneiden haavoittuneiden kalojen summa eri käsittelyissä, C) vahingoittumien ja henkiin jääneiden haavoittuneiden kalojen kokonaispituus eri käsittelyissä.

Taulukko 3.6. Varianssianalyysitaulukko ehdollistamiskokeisiin valittujen kalojen kokoeroista ennen kokeita, kokonaispituus, mm. Merkitsevät p-arvot on lihavoitu.

	tyypin III neliösumma	vapausasteet	F-arvo	p-arvo
ehdollistamis- ja kasvatuskäsittely	434,245	3	144,748	0,003
virhevaihtelu	28877,755	957		

Tukeyn testi

	keskiarvojen erotus	p-arvo
ehdollistetut tavalliset vs. ehdollistetut virikkeelliset	0,77	0,421
ehdollistetut tavalliset vs. ehdollistamattomat virikkeelliset	1,51	0,014
ehdollistamattomat tavalliset vs. ehdollistetut virikkeelliset	0,95	0,227
ehdollistamattomat tavalliset vs. ehdollistamattomat virikkeelliset	1,69	0,004

4. Tulosten tarkastelu

Tutkimushypoteesit toteutuivat osittain. Virikkeellinen kasvatus lisäsi monessa tapauksessa kalojen varovaisuutta tai arkuutta. Joillain muuttujilla mitattuna virikkeellisyys vaikutti varovaisuutta tai arkuutta lisäten vain luonnonkantaisiin kaloihin eli siten kalan kannallakin oli merkitystä. Yhdessä muuttujassa kannalla oli myös kasvatusympäristöstä riippumaton vaikutus. Hälyaine vaikutti kaloihin lähinnä niiden liikkumista vähentäen. Ehdollistamisen vaikutus kaukalomuuttujiin riippui kasvatusympäristöstä. Sekä virikkeellinen kasvatusympäristö että ehdollistaminen saivat käyttäytymisessä aikaan varovaisuutta tai sopeutumiskykyä lisääviä muutoksia, jotka voisivat mahdollisesti auttaa kaloja selviytymään pedoilta luonnonoloissa. Monella mittarilla mitattuna kaikki kalat kuitenkin käyttäytyivät, ja ehdollistamiskokeen haukialtaissa selvisivät, tilastollisesti samalla tavalla. Tulokset herättivät myös mahdollisia uusia tutkimuskysymyksiä.

4.1. Rohkeuskoe

Virikkeellisissä oloissa kasvaneiden kalojen viipyminen lähtölaatikossa pidempään oli tutkimushypoteesin mukaista: kasvatusaltaissa olevat piilopaikat ovat totuttaneet kalat lymyilemään tai opettaneet ne varovaisemmiksi. Ihmisen silmissä lymyily saattaa näyttää varovaisuudelta eli vaarojen välttelyltä, vaikka kyseessä voi olla myös vain vaaroista riippumaton tottumus viettää aikaa piilossa eli ennemminkin arkuus. Eläimen käyttäytymisen rohkeutta arvioitaessa on aina syytä huomioida tilanne, jossa eläin koehetkellä on (Toms ym. 2010). Kaukaloiden vedessä ei vielä tässä kokeessa ollut hälyainetta erottelemassa arkuutta varovaisuudesta.

Arkuudesta ei välttämättä ole hyötyä sen enempää luonnossa kuin laitosoloissa (Smith & Blumstein 2008). Luonnossa liikkumattomuus saattaa olla jopa haitallisempaa kuin laitosoloissa (Brown ym. 2005), joissa ruoka kannetaan eteen. Piilossa lymyilevä kala ei voi myöskään puolustaa reviiriään. Nämä näkökulmat saattavat selittää sitä, että luonnonkantaiset vastoin tutkimushypoteesia eivät viipyneet laatikossa merkitsevästi laitoskantaisia pidempään.

Toisaalta myös jo pelkästään vieras ympäristö saattanee olla riittävä syy olla varovainen. Toinen selitys voisikin olla, että kasvatusolojen vaikutus peittää kannan vaikutuksen: vaikka luonnonkantaiset tavallisissa altaissa kasvaneet olisivat luonnostaan varovaisempia (tai arempia) kuin laitoskantaiset, ei tämä ero näkyisi, koska laitosolot olisivat pakottaneet molemmat kalaryhmät yhtä rohkeiksi. Vastaavaa päättelyä voisi soveltaa myös virikkeellis-

sä altaissa kasvatettuihin kaloihin. Kolmas vaihtoehto on tietenkin, että kanta yksinkertaisesti ei vaikuttaisi tähän käyttäytymispiirteeseen ainakaan tässä koejärjestelyssä.

Luonnonkantaisten kalojen tilastollisesti merkitsemätön ja tutkimushypoteesin vastainen uiminen laitoskantaisia enemmän välillä 0–5 min voi kertoa samasta asiasta kuin luonnon- ja laitoskantaisten tilastollinen eroamattomuus laatikossa viipymisessä: arkuus ei kannata etenkään luonnonoloissa, kannan vaikutus on peittyneet tai kanta ei vain vaikuta. Sen sijaan uintiajan riippumattomuus kasvatusympäristöstä ei ole samassa linjassa ulostuloaika-analyysin tulosten kanssa eikä myöskään tutkimushypoteesin mukaista.

Kannan merkitsemättömyyttä lukuun ottamatta kalojen käyttäytyminen noudattaa tutkimushypoteesia, jos viiden ensimmäisen minuutin sijasta tarkastellaan koko väliä 0–20 min. Kalan käyttäytyminen ensimmäisen viiden minuutin aikana ei välttämättä anna hyvää kokonaiskuvaa sen käyttäytymisestä pidemmällä aikavälillä: Osa kaloista pysytteli kaukalossa ollessaan kymmeniäkin sekunteja paikallaan ja sen jälkeen vuorostaan ui yhteen menoon kymmeniä sekunteja. Viiteen minuuttiin saattaa osua epäedustavampi otos paikallaanolo- ja uintijaksoista kuin 20 minuuttiin, mikä voi aiheuttaa vääristymiä faktoreiden merkitsevyyksissä viiden minuutin jaksolla (vrt. Hirvonen ym. 2000).

Toinen mahdollinen selitys eroille ajanjaksojen välillä olisi, että kaikilla kaloilla olisi jostain syystä tarve uida yhtä paljon – tai vähän – ensimmäisen viiden minuutin aikana. Kaiken kaikkiaan kalat uivat tällä aikavälillä vähemmän suhteessa kaukalossa laatikosta poistumisen jälkeen vietettyyn aikaan kuin koko välillä 0–20 min. Ensimmäinen viisiminuuttinen saattoi siis olla kaikille kaloille varovaisen ympäristöön tutustumisen aikajakso, jonka aikana kalat ottivat selvää, onko alue turvallinen ja mitä alueella on. Tarve tutustua varovaisesti lasiksi tavallisissa altaissa kasvatettujen uintimäärän samalla tasolle virikkeellisissä oloissa kasvatettujen kanssa. Uintimäärällä voi olla minimiarvo, jota edes virikkeellisissä altaissa kasvatettujen ei halua alittaa: liikkumaton kala ei tule tutuksi ympäristönsä kanssa. Alkuperän ja kasvatusolojen mahdolliset vaikutukset uintikäyttäytymiseen voisivat tulla näkyviin vasta alkutunnustelujakson jälkeen.

Jos tämä on totta, olisi perusteltua kysyä, miksi käsittelyillä kuitenkin oli vaikutusta lähtölaatikossa vietetyn ajan pituuteen. Voi olla, että ulostuloajassa kaloilla ei ole tarvetta samanlaiseen raja-arvoon tai että raja-arvo oli vielä sen verran kaukana, että sen lähestyminen ei näkynyt käyttäytymisessä. Toisaalta varomattomuuden arvioinnissa voisi ottaa huomioon sekä ulostuloajan että uintiajan ensimmäisessä jaksossa eikä vain jompaakumpaa. Ulostuloajan ja ensimmäisen aikajakson uintiajan välisen positiivisen regression voisi silloin tulkita siten, että ainakin luonnonkantaiset kalat korvaisivat sillä varomattomuuttaan ulostuloajassa: kala selvittäisi ensin turvassa laatikossa vettä haistellen, onko ympäristö turvallinen. Tultuaan

ulos laatikosta kala uisi sitä enemmän, mitä varmempi se olisi ympäristön turvallisuudesta eli mitä kauemmin se olisi laatikossa asiaa selviteltyt ja vastaavasti sitä vähemmän, mitä epävarmempi se olisi turvallisuudesta. Näin ollen tavallisissa altaissa kasvaneista ainakaan luonnonkantaisten nopea poistuminen lähtölaatikosta ei enää näytä yhtä varomattomalta käyttäytymiseltä kuin pelkkää ulostuloa tarkasteltaessa. Lisäksi luonnonkantaisten kalojen laatikossa viettämä aika olisi mittari myös varovaisuudelle eikä vain arkuudelle.

Kannan vaikuttamattomuus uintiaikaan välillä 0–20 min saattaa selittyä paikallaan pysyttelyn hyödyttömyydellä jopa paremmin kuin laatikostapoistumisajan tai välin 0–5 min tarkastelussa. Kaikki kalat ovat jo viettäneet aikaa kaukalossa ja mahdollisesti todenneet ympäristön turvalliseksi. Turvallisessa ympäristössä paikallaan kyhjäyttäminen on selvemmin haitallista kuin ympäristössä, jota kala ei vielä tunne. Muita mahdollisia selityksiä kannan hypoteesin vastaiselle merkitsemättömyydelle ovat toki yhä kannan vaikutuksen peittyminen kasvatusolojen vaikutuksen alle sekä kannan merkityksettömyys tässä koejärjestelyssä.

Virikkeelliset kasvatusolot pienensivät viivaylitysten ja uintiajan suhdelukua eli vähensivät tavoitteellisen uimisen määrää välillä 0–5 min luonnonkantaisilla kaloilla mutta kasvattivat sitä laituskantaisilla. Ensimmäinen havainto on tutkimushypoteesin mukainen ja jälkimmäinen vastainen. Luonnonkantaisilla myös tavoitteellinen uiminen saattaa olla enemmän veressä kuin laituskantaisilla: Tavallisessa laitosaltaassa kalalla ei ole samanlaista syytä uida paikasta toiseen kuin luonnossa. Uimalla ei pääse altaasta mihinkään toisin kuin luonnossa, missä uimalla voi esimerkiksi vaihtaa suojapaikkaa. Laituskantaisille virikkeellinen ympäristö on saattanut opettaa paikasta toiseen uimista: suojaan ja ulos suojasta. Luonnostaan mahdollisesti enemmän tavoitteellisesti liikkuvia luonnonkantaisia virikkeellinen ympäristö on sen sijaan voinut totuttaa viettämään enemmän aikaa paikoillaan suojassa eli liikkumaan vähemmän paikasta toiseen ja siten ylittämään viivoja vähemmän. Koska tavoitteellinen uiminen voi olla turvallisempaa kuin pelkkä uintiajan mittaama uiminen, ei kaloilla välttämättä ole tavoitteellisissa uinnissa tarvetta varovaiseen alkutarkkailuun. Varovaisessa liikkumisessa kalat saattavat vapaammin toteuttaa oman taustansa mukaista käyttäytymistä, mikä näkyy tilastollisesti merkitsevänä faktorien yhdysvaikutuksena. Toisaalta viisi minuuttia voi olla myös tavoitteellista uimista tarkastellessa liian lyhyt aika antamaan edustavaa kuvaa kalojen käyttäytymisestä.

Sekä luonnonkantaisten että virikkeellisissä altaissa kasvaneiden kalojen muita vähempi tavoitteellinen uiminen välillä 0–20 min voi kertoa siitä, että nämä kalat osasivat ajan edetessä vähentää varovaista uimistaan suhteessa muihin kaloihin vietettyään kaukalossa riittävästi aikaa: kun jokin alue luonnossa on todettu turvalliseksi, on kalalla varaa vähentää varovaisuuttaan.

Kauimmaisen rajaviivan ylitykseen kuluneen ajan tulos oli pohjimmiltaan sama kuin suhdeluvussa välillä 0–5 min: virikkeelliset olot tekivät laitoskantaista rohkeampia ja luonnonkantaista arempia tai varovaisempia. Kauimmaisen rajaviivan ylittämistä voinee myös käsitellä samanlaisena tavoitteellisena uimisena kuin suhdelukuakin, joten tulosta koskevat samat pohdinnat kuin suhdeluvun tulosta. Luonnonkantaisten tavallisten altaiden kalojen negatiivinen regressio ulostuloajan suhteen voi myös jälleen kertoa varhaisen varovaisuuden antamasta turvasta olla rohkea laatikosta poistumisen jälkeen.

Kokonaisuutena rohkeuskokeen tulokset voisi selittää seuraavasti: Kaikki kalat selvitivät ensin, onko alue turvallinen liikkumalla kaukalossa varovaisesti pitäen kokonaisuintiajan mahdollisimman pienenä. Kanta vaikutti välillä 0–5 min uintiaikaan siten, että luonnonkantaiset uivat sitä enemmän, mitä pidempään ne olivat olleet laatikossa. Heikommat regressiot uintiajassa ulostuloajan suhteen välillä 0–20 min sopivat hyvin yhteen sen kanssa, että regressio kertoisi nimenomaan varovaisuuden ja tutustumisen tasapainottamisesta välittömästi laatikosta poistumisen jälkeen. Lymyilemään tottuneet virikkeellisten altaiden kalat pysyivät suhteellisen arkoina tai varovaisina koko kokeen ajan. Välillä 0–20 min, kun alue oli jo todettu turvalliseksi, luonnonkantaiset ja virikkeellisissä altaissa kasvaneet kalat uskalsivat vähentää varovaista uimistaan suhteessa muihin. Etenkin luonnonkantaiset virikkeellisen kasvatuksen saaneet kalat vähensivät tavoitteellista uimistaan vieläpä sitä enemmän, mitä pidempään ne olivat olleet laatikossa. Toisin sanoen ne vähensivät ehkä varovaisuuttaan sitä enemmän, mitä varovaisempia ne olivat olleet (Taulukko 3.2.D).

4.2. Hälyainekoe

Kaukalokokeen toistaminen tavallisessa vedessä ei vaikuttanut merkitsevästi minkään muuttujan arvoihin. Siispä hälyainevedessä testattujen kalojen käyttäytymisen muutokset rohkeuskokeeseen verrattuna johtunevat nimenomaan hälyaineesta eivätkä pelkästä kokeen toistamisesta. Toisaalta erojen jääminen merkitsemättömiksi useassa muuttujassa niin kontrolli- kuin hälyainekaloillakin voi johtua osittain myös analyysiin mukaan päässeiden kalojen määrän vähyydestä (Liite 5). Mikäli kontrollikalojen merkitsemättömät erot johtuivat tästä, saattaa kokeen toistamisella kuitenkin olla myös hälyaineesta riippumatonta vaikutusta kalojen käyttäytymiseen.

Ulostuloaikojen piteneminen hälyainevedessä oli tutkimushypoteesin mukaista. Sen sijaan odotus, että ulostuloaika pitenisi eniten luonnonkantailla ja virikkeellisesti kasvatetuilla kaloilla, ei toteutunut. Laitoskantaisten virikkeellisissä altaissa kasvaneiden ulostulo-

ajan varsin pieni nousu hälyainevedessä saattaa selittyä sillä, että niiden ulostuloaika oli jo hälyaineettomassa kokeessa suurempi kuin muilla. Toisaalta voi myös olla, että ulostuloajalla on suurin mahdollinen arvo, jonka ylittäminen ei kalan ajatuksenjuoksussa olisi järkevää missään tilanteessa riippumatta siitä, onko kala virikkeellisesti kasvatettu vai ei. Hälyaineepussi levitti kaukaloön hälyainetta koko kokeen ajan. Hälyaineen pitoisuus kuitenkin luultavasti laski kokeen edetessä, koska pussiin ei käyty lisäämässä lohenpoikasia. Kala on saattanut tulkita laimenemisen pedon ruokahalun heikkenemiseksi tai pedon loitonemiseksi ja uinut kaukaloön todettuaan sen riittävän turvalliseksi. Kala, joka jäisi piiloonsa ikuisiksi ajoiksi pienenkin petovaaran vuoksi, ei koskaan saisi esimerkiksi hankittua itselleen ravintoa.

Toinen mahdollinen selitys laitoskantaisten virikkeellisesti kasvatettujen kalojen melkein yhtä hitaalle ulostulolle molemmissa kokeissa voisi olla, että nämä kalat olisivat oppineet virikkeellisissä altaissa lähinnä lymyilemään arasti eivätkä niinkään varomaan petoja. Luonnonkantaisten virikkeellisten altaiden kaloilla puolestaan perimä olisi pitänyt huolen siitä, että ne osaavat olla myös varovaisia hälyaineelta haisevassa vedessä eivätkä vain lymyile arkaillen. Tosin luonnonkantaisten nousun voi perustella silläkin, että ne olivat hälyaineettomassa kokeessa paljon nopeampia ulostulijoita, minkä takia niillä saattoi olla vielä varaa lisätä varovaisuutta. Luonnon- ja laitoskantaisten lähtötason eron syynä saattoi olla kontrolli- ja testikalojen osittainen erottelu jo ennen hälyaineetonta koetta. Luonnonkantaista saattoivat sattumalta päätyä kontrollikaloiksi kaikista nopeimmat ulostulijat.

Toinen tuloksen herättämä kysymys on, miksi luonnonkantaisten tavallisissa altaissa kasvaneiden ulostuloaika jopa lyheni hieman. Voi olla, että luonnonkantaiset kalat ovat luonnostaan sopeutuvaisia ja vilkkaita, koska luonnossa ei kannata olla liian arka. Virikkeellisyys on saattanut luoda niille mahdollisuuden kehittyä vielä sopeutuvammiksi ja nimenomaan varovaisiksi hälyainekokeessa eikä vain yleensä ottaen aroiksi. Laitosolot puolestaan eivät olisi opettaneet varovaisuutta, ja jäljelle jäisi vain vilkkaus.

Väliä 0–5 min voi käsitellä varovaisen tunnustelun jaksona myös hälyainekokeessa. Kaikki kalat olivat uintiajoissaan jo rohkeuskokeessa suhteellisen varovaisia verrattuna myöhempiin ajanjaksoihin, joten hälyaine ei välttämättä lisää tarvetta olla varovainen. Varovaisuudella voi olla yläraja, jota kalan ei kannata ylittää. Tuo raja saattaa olla saavutettu tai lähes saavutettu jo rohkeuskokeessa. Lähes saavuttamisen puolesta puhuisi se, että toistolla oli hälyainevedessä merkitsevyyden rajaa lähestyvä uimista vähentävä vaikutus. Uimistaan lisäsivät ainoastaan laitostuneet tavallisten altaiden kalat, jotka jo rohkeuskokeessa olivat usein monia muita varomattomampia. Myös tutkimushypoteesi odotti niiden käyttäytymisen olevan vähemmän sopeutuvaista kuin kaikkien muiden.

Välillä 0–20 min hälyaine vähensi kaikkien kalojen uimista. Toteutumatta jäänyt tutkimushypoteesin ennuste oli, että lasku olisi ollut suurempaa virikkeellisissä altaissa kasvateilla ja luonnonkantaisilla. Yksi mahdollinen selitys on, että kannalla ja kasvatusoloilla ei vain yksinkertaisesti olisi minkäänlaista vaikutusta hälyaineen aiheuttamaan vasteeseen uintiajassa, ei välillä 0–5 min eikä myöskään koko välillä 0–20 min. Toinen syy voisi olla, että hälyaineen vaikutus uintiaikaan oli niin vahva (tai heikko), että eroja faktoriyhdistelmien välillä ei päässyt syntymään: uintiaika kuvaa käyttämistäni muuttujista parhaiten juuri kaikista varomattominta, päämäärätöntä uintia. Näin ollen sen vähentäminen hälyainevedessä on kaikille kaloille tärkeää. Voi myös olla, että välillä 0–5 min vain fiksuimmat kalat ymmärtävät uimisen hälyainevedessä olevan vaarallista ja että loput havaitsisivat vaaran merkit vasta ajan kuluessa. Faktorien merkitys näkyisi ennen kaikkea vaikutusten ajallisessa ilmenemisessä. Todistusvoimaa jälkimmäiseltä kuitenkin syö se, että välillä 0–5 min ei ilmennyt tilastollisesti merkitseviä eroja.

Kaikkien käsittelyjen kalojen tavoitteellisen uimisen keskiarvojen tilastollinen muuttumattomuus rohkeuskokeen ja hälyainekokeen välillä molemmilla aikajaksoilla voi kertoa siitä, että tavoitteellinen varovainen uiminen on vaarallisessa hälyaineelta haisevassa vedessä hyvä, turvallinen ja jopa ainoa tapa liikkua. Keskiarvot eivät muutu, koska kalojen täytyy joka tapauksessa jotenkin liikkua. Vaarallisessa ympäristössä kalaa ei innosta vähentää varovaista liikkumista. Varomattomammasta liikkumisesta kertova uimisaikahan oli sen sijaan kaikissa käsittelyissä välillä 0–20 min lyhyempi kuin rohkeuskokeessa.

Kaiken kaikkiaan hälyaine vaikutti kaloihin enimmäkseen vähentäen niiden liikkumista kaukalossa.

4.3. Ehdollistamiskoe

Ehdollistamisella ei vastoin odotuksiani ollut tilastollisesti merkitsevää vaikutusta kalojen lähtölaatikossa viettämän ajan pituuteen. Syynä saattoi jälleen olla maksimiarvon saavuttaminen.

Johdonmukaista ja hypoteesien mukaista oli, että virikkeellisten altaiden ehdollistamattomat kalat uivat välillä 0–5 min vähemmän kuin tavallisten altaiden ehdollistamattomat: virikkeellinen kasvatus oli tehnyt kaloista käyttäytymisen lähtökohdiltaan arempia tai varovaisempia. Ehdollistamisen uimista lisäävä vaikutus virikkeellisten altaiden kaloihin sen sijaan oli tutkimushypoteesin vastainen. Voi olla, että ollessaan ehdollistamiskertojen aikaan samassa altaassa haukien kanssa virikkeellisesti kasvatetut lohenpoikaset olisivat kehittäneet

vasteeksi petoa vastaan pakenemisen paikallaan pysyttelyn sijaan. Sekä pakeneminen että paikallaan pysyttely ovat keinoja vältellä pedon suihin joutumista (Fuiman & Magurran 1994, Fernö & Järvi 1998, Vilhunen & Hirvonen 2003). Kalat mahdollisesti muistivat ehdollistamisaltaissa kasvatusaltaistaan, että uimalla voi päästä piiloon. Kaukalossa ne toistaisivat samaa oppimaansa vastetta, vaikka siellä ei olisikaan petoa näkyvissä. Hälyainekokeessa vaara ei ollut liikkuva toisin kuin ehdollistamisaltaissa. Liikkumatonta vaaraa kannattaa kenties vältellä eri tavoin kuin liikkuvaa (Fuiman & Magurran 1994). Tämä voisi selittää, miksi virikkeellisten altaidenkin kalat vähensivät liikkumistaan hälyainevedessä hälyainekokeessa.

Tavallisissa altaissa kasvaneiden kalojen uintiajan lyheneminen voi selittyä sillä, että niillä ei ole kasvatusaltaista muistoja piilopaikasta, johon pääsee pakenemalla. Vaste vaaraan olisi aina sama eli liikkumisen vähentäminen. Toisin sanoen niiden pedonvälttämiskäyttäytyminen ei olisi yhtä joustavaa kuin virikkeellisissä oloissa kasvaneiden.

Toinen selitys virikkeellisen kasvatuksen saaneiden kalojen mahdolliselle paremmalle sopeutumiskyvyille voi olla, että virikkeellisissä altaissa kalat olivat joutuneet uimaan vaihtelevissa virtausnopeuksissa. Lohenpoikasten on todettu kehittyvän paremmiksi uimareiksi, jos kasvatusaltaissa on tavanomaista voimakkaampi virtaus osan aikaa päivästä (Anttila ym. 2011). Pakenemiskäyttäytymisen voisi olettaa olevan houkuttelevampi ratkaisu, jos kala aavistaa olevansa hyvä uimari. Aavistus puolestaan saattaa periytyä kokemuksista haukien kanssa ehdollistamisaltaissa tai jo laitostyöntekijöiden haavimisyritysten pakenemisestä kasvatuksen aikana.

Voi myös olla, että viisi minuuttia lyhyenä aikana antaa epäedustavan kuvan kalojen käyttäytymisestä ja syntyneet erot saattavat siten olla pelkkää sattumaakin. Virikkeellisten altaiden ehdollistettujen kalojen muita, tosin merkitsemättömästi, innokkaampi uiminen koko aikavälillä 0–20 min todistaa kuitenkin sen puolesta, että kyseessä ei olisi sattuma. Erojen muuttuminen merkitsemättömiksi voi selittyä sillä, että ajan edetessä kalat ymmärtävät, että kaukalossa ei hajusta huolimatta ole petoa. Loput kalat kirisivät uintiajoissa virikkeellisten altaiden ehdollistettuja siten, että 0–20 min väliä tarkasteltaessa merkitseviä eroja faktorikokeessa ei enää olisi. Kaikkien käsittelyjen kalat olivat 0–20 min välillä suhteessa kaukalossa vietettyyn aikaan liikkeessä enemmän kuin 0–5 min välillä. Voi tietysti ihmetellä, miksi virikkeellisten altaiden ehdollistetut kalat lisääisivät vastettaan, vaikka ne olisivat ymmärtäneet, että petoa ei ole. Ehkä ne ovatkin ainoat, jotka varovat vielä viiden minuutin jälkeenkin ja siksi lisäävät vastettaan. Kolmas vaihtoehtoinen selitys olisi, että välillä 0–5 min vain osa kaloista muuttaisi käyttäytymistään pakenevammaksi pedon vuoksi ja että vasta välillä 0–20 min vaikutus olisi nähtävissä kaikissa kaloissa.

Joka tapauksessa vaikuttaa siltä, että virikkeellisten altaiden kaloissa ehdollistaminen on saanut aikaan pakenemisvasteen. Tavallisten altaiden kalojen vaste on epäselvempi, koska ero ehdollistettujen ja ehdollistamattomien välillä 0–20 min on pienempi kuin virikkeellisten altaiden kaloilla. Pelkän viiden minuutin perusteella en uskalla mennä sanomaan mitään kovin varmaa ajanjakson lyhyiden vuoksi.

Ehdollistamisen vaikutus näyttäisi myös tavoitteellisessa uimisessa olevan samanlainen kuin uintiajassa välillä 0–5 min. Tavallisten altaiden kaloille ainoa opittavissa oleva vaste saattaa olla liikkumisen vähentäminen, mikä siis vähentäisi myös päämäärätietoista liikkumista. Virikkeellisten altaiden kalojen oppima pakenemiskäyttäytyminen sen sijaan saattaa sisältää sekä suhteellisen päämäärätöntä uimista että paikasta toiseen siirtymistä. Pienessä ehdollistusaltaassa nämä eivät käytännössä luultavasti juurikaan eroa toisistaan, joten ero ei välttämättä näkyisi myöskään käyttäytymisessä kaukalossa. Ehdollistamisen vaikutus ei kuitenkaan ole yhtä selkeä kuin uintiajassa, koska suuruusjärjestykseksi pelkistetty varianssien homogeenisyys ehdot toteuttava aineisto ei enää löytänyt merkitseviä eroja. Mahdollisesti ehdollistaminen vaikuttaa siis enemmän päämäärättömämpää varomatonta uimista kuvaavaan uintiaikaan kuin tavoitteelliseen, turvallisempaan uintiin. Merkitsevät erot katosivat koko välin 0–20 min tarkastelussa samoin kuin uintiaikaa tarkastellessa. Selityskin voi olla ainakin osittain sama: joko kaikki kalat ymmärtävät, että petoa ei ole kaukalossa, tai vain virikkeellisten altaiden kalat jatkavat oppimansa pakenemisvasteen noudattamista ajan kuluessa.

Kauimmaisen rajaviivan ylittämiseen kuluneessa ajassa tulos oli sama kuin muissakin muuttujissa. Myös nopean kaukalon toiseen päähän uimisen voi tulkita kertovan pakenemisvasteesta ja viivästyneen toiseen päähän uimisen puolestaan paikallaanpysyttelyvasteesta.

Selviytymiskokeen tulosten tarkastelussa kannattaa ottaa huomioon, että havaitsin lohenoikasten liikkuvan yleensä pienissä parvissa alkaessamme haavia niitä pois haukialtaista. Jos kalat olivat liikkuneet parvissa koko ajan haukialtaassa ollessaan, voi parveutumista käsitellä pedonvälttämävasteena, joka ei välttämättä riipu perimästä eikä virikkeistä. Kala voi hyötyä parveutumisesta muun muassa siten, että peto ei osaa kalaparveen hyökätessään päätää, minkä kalan yrittää saalistaa. Kalaparvi voi myös esimerkiksi kyetä harhautusliikkeisiin, jotka eivät ole mahdollisia yksittäisille kaloille (Fuiman & Magurran 1994). Syynä tutkimuskalojeni parveutumiseen saattoi olla, että kaikki kalat oli kasvatettu laitosaltaissa, joissa ne väkisinkin elivät ainakin jonkinlaisena parvena. Näin ollen kaikkien käsittelyjen kalat saattoivat olla yhtä hyviä käyttämään parveutumista puolustautumiskeinona haukia vastaan.

Toinen tuloksia tasoittava tekijä voi olla, että ehdollistamiseen otettujen kalojen kokonaispituudet erosivat toisistaan jo ennen ehdollistusjaksoa. Jo muutaman millimetrin koerot voivat vaikuttaa kalojen selviytyvyyteen. Suuremmat kalat saattavat esimerkiksi kyetä

pakenemaan pedoilta pienempiä lajikumppaneitaan nopeammin tai osata käyttää suojapaikkaa paremmin, jos kokoero heijastelee myös eroja kehitysasteessa (Lundvall ym. 1999). Näin ollen pienet mutta tilastollisesti merkitsevät kokoerot ehdollistuskokeisiin valittujen kalojen välillä voivat selittää virikkeellisten kalojen oletettua heikompaa selviytymistä. Nehän olivat pienempiä kuin tavallisista altaista kokeeseen päätyneet kalat. Toisaalta suuremmalla koolla voi olla myös kalojen selviytymistä heikentävä vaikutus (Johnsson 1993, Laakkonen & Hirvonen 2007).

Ilman ehdollistusta jääneet virikkeellisen kasvatuksen saaneet kalat olivat kokonaispituudeltaan pienimpiä myös kokeen jälkeen mitatuista kaloista. Koetta edeltänyt kokoero voi olla syynä faktoreiden niukasti merkitsevälle yhdysvaikutukselle kokonaispituudessa kokeen jälkeen. Näin ollen hauet eivät olisi napsineet suurempia yksilöitä virikkeellisten altaiden ehdollistamattomista kaloista kuin muista kaloista, vaikka mainittu yhdysvaikutus siihen suuntaan vihjaakin.

Kaiken kaikkiaan ehdollistamiskäsittely siis lisäsi virikkeellisissä oloissa kasvaneiden ja vähensi tavallisissa altaissa kasvaneiden kalojen liikkumista. Käyttämälläni ehdollistamiskäsittelyllä pystyi siis vaikuttamaan lohenpoikasten käyttäytymiseen. Vaikutus riippui kalojen kasvatusympäristöstä. Liikkumisen lisääntyminen saattaa kertoa pakenemisvasteen syntymisestä ja väheneminen puolestaan paikallaanpysyttelyvasteesta. En sen sijaan saanut näyttöä, että kummastakaan vasteesta olisi kalalle hyötyä ympäristössä, jossa oikeasti on petoja.

4.4. Johtopäätökset ja pohdintaa

Yksi selitys hypoteesien täyttymiselle vain osittain voi olla, että jokin meni vikaan. Käytetty yksilömäärä saattoi olla liian pieni peittämään sattuman vaikutuksen. Eri käsittelyjen kalat saattoivat tasapuolittamisyrityksistäni huolimatta altistua erilaiselle käsittelyn vaikutusta vääristävälle kohtelulle ennen koetta, kokeiden välissä tai niiden aikana. Koejärjestely itsessään sen sijaan oli toimiva: Ylivoimaisesti suurin osa kaloista tuli ulos lähtölaatikosta, ui kaukaloissa ja muutti ainakin joidenkin muuttujien osalta käyttäytymistään hälyainepitoiseen veteen jouduttuaan tai ehdollistamisen seurauksena. Sivujuonena tämä kertoo myös siitä, että tiedettä voi vielä nykyaikanakin tehdä perinteisin ja yksinkertaisin tutkimusmenetelmin, ilman erityistä teknistä osaamista.

Virhettä voi aiheuttaa myös se, että valitsin kaikista käsittelyistä kokeisiin suurin piirtein samankokoisia kaloja. Virikkeellisissä altaissa kasvaneet kalat olivat ennen kokeita kokokeskiarvoiltaan pienempiä kuin tavallisten altaiden kalat. Ero luonnonkantaisiin tavallisten

altaiden kaloihin oli tilastollisestikin merkitsevä (Liite 1). Valitsemalla kaikista käsittelyistä yhtä kookkaita kaloja tulin samalla poimineeksi kasvussa virikkeellisten altaiden kaloista suhteellisesti paremmin pärjänneitä yksilöitä kuin tavallisten altaiden kaloista. Erikokoisten kalojen käyttäminen olisi mahdollistanut kalan koon käyttämisen kovariaattina, mutta toisaalta se olisi edellyttänyt suurempaa otoskokoa ja mutkistanut tulosten tulkintaa. Kalan koko voi kertoa paremmasta pedonvälttämiskyvystä, kuten Lundvall ym. (1999) ovat osoittaneet. Toisaalta esimerkiksi nieriällä tehdyissä kokeissa on saatu myös tuloksia, joiden mukaan pienemmät yksilöt olisivat varovaisempia kuin kookkaammat (Laakkonen & Hirvonen 2007). Näin ollen on mahdollista, että tavallisten altaiden kalojen kokojakauman yläpää olisi ollut pedonvälttämistavoissaan ja -taidoissaan vielä enemmän virikkeellisten altaiden kaloista poikkeava.

Tulosten perusteella voin sanoa, että kalan kannalla, kasvatusympäristöllä, ehdollistamisella ja niiden yhdistelmillä on merkitystä kalojen käyttäytymisessä. Tosin luonnonkantaudella ei ollut samanlaista vaikutusta kuin virikkeellisellä kasvatuksella. Kasvatuksessa käytetyt yksinkertaiset ja edulliset virikkeet ja ehdollistamismenetelmät vaikuttivat kalojen käyttäytymiseen muuttamalla sitä varovaisemmaksi ja sopeutuvammaksi ja siten mahdollisesti joiltain osin myös luonnonmukaisemmaksi. Virikkeellisen kasvatusympäristön osalta tulosten soveltamismahdollisuudet ovat erittäin lupaavat, koska tämä oli yksi ensimmäisistä koejärjestelyistä, joissa virikkeellistettyjen kasvatusaltaiden kalatiheydet olivat samaa luokkaa kuin kalankasvatuslaitoksissa tavallisesti käytetyt tiheydet (Rodewald ym. 2011). Erot virikkeellisen kasvatuksen vaikutuksissa luonnonkantaisiin ja laitokantaisiin kaloihin voivat kertoa siitä, kuinka tärkeää oli, että kokeissa oli molempien kantojen kaloja.

Eri asia on sitten, olisivatko aikaansaamani muutokset kalalle hyödyllisiä istutushetkellä ja sen jälkeisessä elämässä vapaudessa. Selviytymiskokeen tulokset eivät antaneet näyttöä käyttäytymiserojen vaikutuksista pedonvälttämiskykyyn, vaikka aikaansaaduilla muutoksilla periaatteessa voisi olla myönteisiä vaikutuksia selviytymiseen. En myöskään voi sanoa varmasti, toteutuisivatko tällä koejärjestelyllä havaitut muutokset samanlaisina luonnonoloissa. Kalojen käyttäytymistä, selviytymistä ja pärjäämistä luonnossa voi mitata varmasti ainoastaan tarkkailemalla kaloja luonnonoloissa. Tällaiset kokeet ovat kuitenkin työläitä, pitkäkestoisia ja tarkkailtavien muuttujien määrän moninkertaistumisen takia jopa lähes mahdotomia tehdä.

Kaukalo lähtölaatikkoineen oli varsin rajua pelkistys luonnonoloista: tarjolla ei ollut ravintoa saalistettavaksi ja houkuttelemassa kalaa ottamaan riskejä, toisin kuin toisinaan tällaisissa kokeissa (Johnsson & Abrahams 1991) ja usein luonnossa. Kaukalossa ei ollut myöskään muita kunnollisia suojapaikkoja kuin lähtölaatikko, eikä senkään kunnollisuudesta kalan

silmissä ole varmuutta. Kala ei voinut uimalla poistua kaukalosta, eikä kaukalossa oikeasti ollut petoa. Haukialtaat erosivat luonnonoloista vähemmän, mutta niistäkään lohenpoikaset eivät voineet paeta. Lisäksi suojakivikkoja oli vain yksi, mikä on esimerkiksi saattanut helpottaa vaanivien haukien saalistustyötä: yhtä kivikkoa lienee helpompaa tarkkailla kuin useampaa.

Laboratoriokokeiden ja seurantakokeiden välistä ristiriitaa voi pienentää suunnitelmalla laboratorio-olot mahdollisimman hyvin luonnonoloja vastaaviksi, jolloin kuitenkin usein mahdollisuudet olojen sääntelyyn heikentyvät. Toinen tapa on tehdä mahdollisuuksien mukaan molempia kokeita ja tarkastella, kuinka hyvin tulokset vastaavat toisiaan. Ylipäättään useampien eri muuttujien huomioiminen laboratorio-oloissa voisi parantaa niiden vastaavuutta luonnonolojen kanssa.

Yksi tärkeä huomio on myös, että kokeissani ei ollut mukana lainkaan oikeita luonnonkaloja – siis luonnonkantaisia luonnossa kasvaneita kaloja – kertomassa, millaista lohenpoikasten käyttäytyminen todella luonnostaan on. Toisin sanoen minulta puuttui vertailukohta oikeasta luonnosta. Tämä vaikeuttaa sen arvioimista, muuttivatko virikkeellistäminen ja ehdollistaminen kalojen käyttäytymistä luonnonmukaisemmaksi.

Toinen hyvä selitys hypoteesien täyttymättömyydelle olisikin, että ne eivät vastaa todellisuutta. Nostin useaa muuttujaa tarkastellessani esille näkökulmia, joita yksinkertaistettu hypoteesi ei huomionnut. Esimerkkejä tästä ongelmasta on aiemmistakin tutkimuksista. Johnsson (2001) arveli, että luonnonkantaisten kalojen sydämen sykkeen säilyminen kohonneena säikäytyksen jälkeen kertoo niiden olevan varuillaan uuden vaaratilanteen varalta. Toisaalta Braithwaite ja Salvanes (2005) huomasivat turskakokeissaan virikkeellisissä oloissa kasvamisen nopeuttavan kalan palautumista valmiustilaa ylläpitävästä mutta muuten monella tapaa haitallisesta stressitilasta. Näin ollen valmiustilan ylläpidon voi tulkita olevan kalalle sekä hyödyllistä että vahingollista. Oikeiden tulkintojen tekemisen haasteellisuudesta kertovat myös äkkiseltään tarkasteltuina yllättävät tutkimustulokset kuten Berejikianin (1999) kokeissa.

Eri muuttujilla mitatut toisistaan poikkeavat tulokset saattavat paljastaa, että lohenpoikasten pedonvälttämiskäyttäytyminen riippuu monesta muustakin tekijästä kuin kalan kannasta ja kasvatusympäristöstä. Vaikutusta näyttäisi voivan olla ainakin vaaran laadulla (uusi ja vieras ympäristö, hälyaine tai hauen haju), vaaraan viittaavassa vedessä vietetyllä ajalla (erot välien 0–5 min ja 0–20 min välillä) ja tasapainoilulla useamman pedonvälttämistavan välillä (uintimuuttujien regressiot lähtölaatikosta ulostuloajan suhteen ja erot kokonaisuintiajan ja tavoitteellisen uimisen välillä). Tuloksille esittelemäni selitykset herättävät uusia tutkimuskysymyksiä. Olisi mielenkiintoista tietää, tekevätkö kalat todella eron tavoit-

teellisen ja päämäärättömämmän vaarallisemman uimisen välillä, korvaavatko kalat varomattomuuttaan jossain käyttäytymisessä varovaisuudella jossain toisessa ja kuinka kalojen käyttäytyminen muuttuu ajan edetessä. Myönteisillä vastauksilla voisi perustella laitospesivatustajien kehittämistä, vaikka käyttäytymistutkimusten tulokset olisivat monimutkaisempia kuin tutkijan ennako-oletukset. Samoin ne kertoisivat kalojen käyttäytymisen olevan monimuotoisempaa, kuin sen ehkä aiemmin on ajateltu olevan. Näihin kysymyksiin voisi saada selkoa tutkimusjärjestelyillä, jotka olisivat varta vasten niihin vastaamista varten suunniteltuja. Tässä tutkimuksessa huomio oli kannan, kasvatusympäristön ja ehdollistamisen vaikutusten selvittämisessä.

Ihminen ei katso maailmaa kalan silmin vaan ihmisen silmin. Me emme välttämättä aina näe tai osaa kuvitella, millainen käyttäytyminen on kalan kannalta viisainta mahdollista. Tekemällä tutkimuksia ja tulkitsemalla niitä lukkiutumatta ennako-oletuksiimme voimme kuitenkin oppia ymmärtämään paremmin kalojen käyttäytymistä.

5. Kiitokset

Kiitän vanhempiani, isoveljeäni, Eteläsuomalaisen Osakunnan Laulajien ydinjoukkoa ja muita lähipiiriäni heiltä opinnoissa saamastani tuesta. Paltamon Kainuun kalantutkimusasemaa ja koko sen henkilökuntaa kiitän tämänkaltaisten suuria yksilömääriä ja pitkää alustavaa työtä vaativien kokeellisten tutkimusten mahdollistamisesta. Maj ja Thor Nesslingin säätiötä kiitän tutkimusaineistoni keruun sisältävän tutkimushankkeen rahoittamisesta. Suuri kiitos kuuluu Petra Rodewaldille ja Elias Hämäläiselle, jotka avustivat minua kokeissani Paltamossa sekä käytännössä että tieteellisesti. Kaisa Nuoliojaa ja Hanna Ahoa kiitän tutkielmani oikoluvusta. Kaikista eniten kiitän ohjaajiani Biotieteiden laitoksen Heikki Hirvosta ja RKTL:n Pekka Hyväristä arvokkaista ja välttämättömistä ohjeista kokeita tehdessäni, aineistoa käsitellessäni ja tätä tutkielmaa kirjoittaessani.

6. Kirjallisuus

- Araki, H., Cooper, B. & Blouin, M. S. 2007: Genetic Effects of Captive Breeding Cause a Rapid, Cumulative Fitness Decline in the Wild. — *Science* 318: 100–103.
- Álvarez, D. & Nicieza, A. G. 2003: Predator avoidance behaviour in wild and hatchery reared brown trout: the role of experience and domestication. — *Journal of Fish Biology* 63: 1565–1577.

- Anttila, K., Jokikokko, E., Erkinaro, J., Järvillehto, M. & Mänttari, S. 2011: Effects of training on functional variables of muscles in reared Atlantic salmon *Salmo salar* smolts: connection to downstream migration pattern. — *Journal of Fish Biology* 78: 552–566.
- Aprahamian, M. W., Martin Smith, K., McGinnity, P., McKelvey, S. & Taylor, J. 2003: Restocking of salmonids – opportunities and limitations — *Fisheries Research* 62: 211–227.
- Armstrong, J. D. & Griffiths, S. W. 2001: Density-dependent refuge use among overwintering wild Atlantic salmon juveniles. — *Journal of Fish Biology* 58: 1524–1530.
- Barnard, C. 2004: *Animal Behaviour Mechanism, Development, Function and Evolution*. — Pearson Education Limited. Essex. 726 s.
- Berejikian, B. A. 1995: The effects of hatchery and wild ancestry and experience on the relative ability of steelhead trout fry (*Oncorhynchus mykiss*) to avoid a benthic predator. — *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 52: 2476–2482.
- Berejikian, B. A., Smith, R. J. F., Tezak, P., Schroder, S. L. & Knudsen, C. M. 1999: Chemical alarm signals and complex hatchery rearing habitats affect antipredator behavior and survival of chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) juveniles. — *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 56: 830–838.
- Berejikian, B. A., Tezak, E. P. & LaRae A. L. 2003: Innate and enhanced predator recognition in hatchery-reared chinook salmon. — *Environmental Biology of Fishes* 67: 241–251.
- Braithwaite, V. A. & Salvanes, A. G. V. 2005: Environmental variability in the early rearing environment generates behaviourally flexible cod: implications for rehabilitating wild populations. — *Proceedings of the Royal Society B* 272: 1107–1113.
- Brockmark, S., Adriaenssens, B. & Johnsson, J. I. 2010: Less is more: density influences the development of behavioural life skills in trout. — *Proceedings of the Royal Society B* 277: 3035–3043.
- Brown, C. & Day, R. L. 2002: The future of stock enhancements: lessons for hatchery practice from conservation biology. — *Fish and Fisheries* 3: 79–94.
- Brown, C., Jones, F & Braithwaite, V. 2005: In situ examination of boldness–shyness traits in the tropical poeciliid, *Brachyrhaphis episcopus*. — *Animal Behaviour* 70: 1003–1009.
- Brown, G. E. 2003: Learning about danger: chemical alarm cues and local risk assessment in prey fishes. — *Fish and Fisheries* 4: 227–234.
- Chivers, D. P., Wisenden, B. D., Hindman, C. J., Michalak, T. A., Kusch, R. C., Kaminskyj S. G., Jack, K. L., Ferrari, M. C., Pollock, R. J., Halbgewachs, C. F., Pollock, M. S., Alemadi, S., James, C. T., Savaloja, R. K., Goater, C. P., Corwin, A., Mirza, R. S., Kiesecker, J. M., Brown, G. E., Adrian, J. C. Jr, Krone, P. H., Blaustein, A. R. & Mathis, A. 2007: Epidermal 'alarm substance' cells of fishes maintained by non-alarm functions: possible defence against pathogens, parasites and UVB radiation. — *Proceedings of the Royal Society B* 274: 2611–2619.
- Einum, S. & Fleming, I. A. 1997: Genetic divergence and interactions in the wild among native, farmed and hybrid Atlantic salmon. — *Journal of Fish Biology* 50: 634–651.
- Einum, S. & Fleming, I. A. 2001: Implications of stocking: ecological interactions between wild and released salmonids. — *Nordic Journal of Freshwater Research* 75: 56–70.
- FAO 1974: *Manual of Fisheries Science Part 2 – Methods of Resource Investigation and their Application*. — FAO Fisheries and Aquaculture Department, Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rooma. 255 s.
- FAO 2010: *The State of World Fisheries and Aquaculture 2010*. — FAO Fisheries and Aquaculture Department, Food and Agriculture Organization of the United Nations. Rooma. 197 s.

- Fernö, A. & Järvi, T. 1998: Domestication genetically alters the anti-predator behaviour of anadromous brown trout (*Salmo trutta*) – a dummy predator experiment. — *Nordic Journal of Freshwater Research* 74: 95–100.
- Fleming, I. A. & Einum, S. 1997: Experimental tests of genetic divergence of farmed from wild Atlantic salmon due to domestication. — *International Council for the Exploration of the Sea Journal of Marine Science* 54: 1051–1063.
- Fleming, I. A., Hindar, K., Mjølnerød, I. B., Jonsson, B., Balstad, T. & Lamberg, A. 2000: Lifetime success and interactions of farm salmon invading a native population. — *Proceedings of the Royal Society B* 267: 1517–1523.
- Fleming, I. A., Jonsson, B., Gross, M. R. & Lamberg, A. 1996: An experimental study of the reproductive behaviour and success of farmed and wild Atlantic salmon (*Salmo salar*). — *Journal of Applied Ecology* 33:893-905.
- Fritts, A. L., Scott, J. L. & Pearsons, T. N. 2007: The effects of domestication on the relative vulnerability of hatchery and wild origin spring Chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) to predation. — *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 64: 813–818.
- Fuiman, L. A. & Magurran, A. E. 1994: Development of predator defences in fishes. — *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 4: 145–183.
- Griffiths, S. W. & Armstrong, J. D. 2001: Rearing conditions influence refuge use among over-wintering Atlantic salmon juveniles. — *Journal of Fish Biology* 60: 363–369.
- Hărășan, R. & Petrescu-Mag, I. V. 2008: Endangered fish species of the world – a review. — *Aquaculture, Aquarium, Conservation & Legislation International Journal of the Bioflux Society* 1(2): 193–216.
- Hawkins, L. A., Magurran, A. E. & Armstrong, J. D. 2008: Ontogenetic learning of predator recognition in hatchery-reared Atlantic salmon, *Salmo salar*. — *Animal Behaviour* 75: 1663–1671.
- Hirvonen, H., Ranta, E., Piironen, J., Laurila, A. & Peuhkuri, N. 2000: Behavioural responses of naive Arctic charr young to chemical cues from salmonid and non-salmonid fish. — *Oikos* 88: 191–199.
- Huntingford, F. A. 2004: Implications of domestication and rearing conditions for the behaviour of cultivated fishes. — *Journal of Fish Biology* 65 (Supplement A): 122–142.
- Huntingford, F. A. & Adams, C. 2005: Behavioural syndromes in farmed fish: implications for production and welfare. — *Behaviour* 142: 1207–1221.
- Hyvärinen, P. 2004: *Determining the optimal release window for lake-stocked brown trout – interactions between release size, prey availability, predation risks and fishing mortality*. — Academic dissertation in Fisheries Science. University of Helsinki, Department of Biological and Environmental Sciences and Finnish Game and Fisheries Research Institute. 31 s.
- Jonsson, J. I. 1993: Big and brave: size selection affects foraging under risk of predation in juvenile rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*. — *Animal Behaviour* 45: 1219–1225.
- Jonsson, J. I. & Abrahams, M. V. 1991: Interbreeding with domestic strain increases foraging under threat of predation in juvenile steelhead trout (*Oncorhynchus mykiss*): an experimental study. — *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 48: 243–247.
- Jonsson, J. I., Höjesjö, J. & Fleming, I. A. 2001: Behavioural and heart rate responses to predation risk in wild and domesticated Atlantic salmon. — *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 58: 788–794.

- 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: 100–109.
- Kishlinger, R. L. & Nevitt, G. A. 2006: Early rearing environment impacts cerebellar growth in juvenile salmon. — *Journal of Experimental Biology* 209: 504–509.
- Koli, L. 1990: *Suomen kalat*. — WSOY. Porvoo. 357 s.
- Kostow, K. E. 2004: Differences in juvenile phenotypes and survival between hatchery stocks and a natural population provide evidence for modified selection due to captive breeding. — *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 61: 577–589.
- Laakkonen, M. V. M & Hirvonen, H. 2007: Is boldness towards predators related to growth rate in naïve captive-reared Arctic char (*Salvelinus alpinus*)? — *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 64: 665–671.
- Lahti, M., Sirniö, V. P. & Vehanen, T. 2004: Jokien mallinnus ja telemetria. — *Vesitalous* 5: 16–18.
- Lee, J. S. F. & Berejikian, B. A. 2008: Effects of the rearing environment on average behaviour and behavioural variation in steelhead. — *Journal of Fish Biology* 72: 1736–1749.
- Lundvall, D., Svanbäck, R., Persson, L. & Byström, P. 1999: Size-dependent predation in piscivores: interactions between predator foraging and prey avoidance abilities. — *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 56: 1285–1292.
- Maynard, D.J., Flagg, T.A., Mahnken, C.V.W. & Schroder, S.L. 1996: Natural rearing technologies for increasing postrelease survival of hatchery-reared salmon. — *Bulletin of National Research Institute of Aquaculture, Supplement* 2:71–77.
- McGinnity, P., Prodöhl, P., Ferguson, A., Hynes, R. O Maoiléidigh, N., Baker, N., Cotter, D., O’Hea, B., Cooke, C., Rogan, G., Taggart, J. & Cross, T. 2003: Fitness reduction and potential extinction of wild populations of Atlantic salmon, *Salmo salar*, as a result of interactions with escaped farm salmon. — *Proceedings of the Royal Society B* 270: 2443–2450.
- Mesquita, F. O. & Young, R. J. 2007: The behavioural responses of Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) to anti-predator training. — *Applied Animal Behaviour Science* 106: 144–154.
- Miller, L. M., Close, T. & Kapuscinski, A. R. 2004: Lower fitness of hatchery and hybrid rainbow trout compared to naturalized populations in Lake Superior tributaries. — *Molecular Ecology* 13: 3379–3388.
- Mirza, R. S. & Chivers, D. P. 2000: Predator-recognition training enhances survival of brook trout: evidence from laboratory and field-enclosure studies. — *Canadian Journal of Zoology* 78: 2198–2208.
- Moore, D. S. 1995: *The Basic Practice of Statistics*. — W.H. Freeman & Company. New York. 680 s.
- Pavlov, I. P. 1927: *Conditioned Reflexes*. — Oxford University Press. Lontoo. 430 s.
- Petersson, E. & Järvi, T. 2006: Anti-predator response in wild and sea-ranched brown trout and their crosses. — *Aquaculture* 253: 218–228.
- Quinn, G. P. & Keough, M. J. 2002: *Experimental design and data analysis for biologists*. — Cambridge University Press. Cambridge. 537 s.
- Rahkonen, R., Vennerström, P., Rintamäki-Kinnunen, P. & Kannel R. 2000: *Terve Kala – tautien ennaltaehkäisy, tunnistus ja hoito*. — Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitos. Helsinki. 140 s.
- Ranta, E., Rita, H. & Kouki, J. 1989: *Biometria*. — Yliopistopaino, Helsinki 2005. 569 s.
- Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitos 2010: *Vesiviljely 2009*. — Tilastoja 2010, 5. 26 s.
- Rodewald, P., Hyvärinen, P. & Hirvonen, H. 2011: Wild origin and enriched environment promote foraging rate and learning to forage on natural prey of captive reared Atlantic salmon parr. — *Ecology of Freshwater Fish*, julkaistu online 29.5.2011. 11 s.

- Romakkaniemi, A. 2008: *Conservation of Atlantic salmon by supplementary stocking of juvenile fish*. — Academic dissertation. University of Helsinki, Department of Biological and Environmental Sciences and Finnish Game and Fisheries Research Institute. 43 s.
- Salminen, M. 2011: *Istutustutkimusohjelman (2006 – 2012) väliraportti*. — Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitos, Helsinki, 71 s.
- Salvanes, A. G. V. & Braithwaite, V. A. 2005: Exposure to variable spatial information in the early rearing environment generates asymmetries in social interactions in cod (*Gadus morhua*). — *Behavioral Ecology and Sociobiology* 59: 250–257.
- Smith, B. R. & Blumstein, D. T. 2008: Fitness consequences of personality: a meta-analysis. — *Behavioral Ecology* 19: 448–455.
- Toms, C. N., Echevarria, D. J. & Jouandot, D. J. 2010: A Methodological Review of Personality-Related Studies in Fish: Focus on the Shy-Bold Axis of Behavior. — *International Journal of Comparative Psychology* 23: 1–25.
- Vilhunen, S. 2006: Repeated antipredator conditioning: a pathway to habituation or to better avoidance? — *Journal of Fish Biology* 68: 25–43.
- Vilhunen, S. & Hirvonen, H. 2003: Innate antipredator responses of Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) depend on predator species and their diet. — *Behavioral Ecology and Sociobiology* 55: 1–10.

Kalojen kokomuuttujien keskiarvot kesäkuussa ennen kokeita ja koekalojen valintaa (noin 100 kalan otos jokaisesta käsittelystä) ja varianssianalyysi kokoeroista

	ruumiinpituus (mm)	kokonaispituus (mm)	paino (g)
tavallisissa altaissa kasvatetut luonnonkantaiset	79,02	89,21	6,88
virikkeellisissä altaissa kasvatetut luonnonkantaiset	74,33	84,04	5,88
tavallisissa altaissa kasvatetut laitoskantaiset	76,64	87,03	6,52
virikkeellisissä altaissa kasvatetut laitoskantaiset	74,65	84,71	5,75

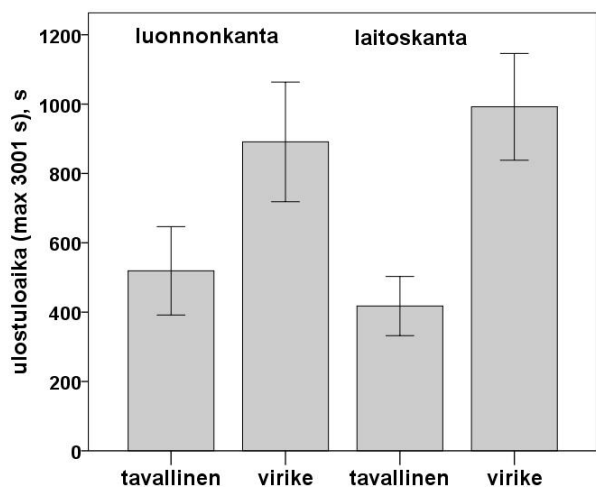
Varianssianalyysi

	tyypin III neliösumma	vapausasteet	F-arvo	p-arvo
A) ruumiinpituus				
kanta-kasvatusympäristö-käsittely	1494,057	3	4,121	0,007
virhevaihtelu	50027,857	414		
B) kokonaispituus				
kanta-kasvatusympäristö-käsittely	1766,873	3	4,055	0,007
virhevaihtelu	60130,249	414		
C) paino				
kanta-kasvatusympäristö-käsittely	90,917	3	4,589	0,004
virhevaihtelu	2733,939	414		

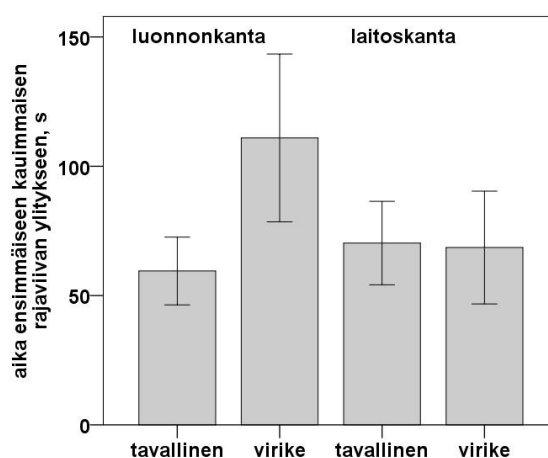
Tukeyn testi

	keskiarvojen erotus (mm)	p-arvo
A) ruumiinpituus		
tavalliset luonnonkantaiset vs. virikkeelliset luonnonkantaiset	4,69	0,011
tavalliset luonnonkantaiset vs. tavalliset laitoskantaiset	2,38	0,396
tavalliset luonnonkantaiset vs. virikkeelliset laitoskantaiset	4,36	0,021
virikkeelliset laitoskantaiset vs. virikkeelliset luonnonkantaiset	0,32	0,997
virikkeelliset laitoskantaiset vs. tavalliset laitoskantaiset	-1,98	0,567
tavalliset laitoskantaiset vs. virikkeelliset luonnonkantaiset	2,31	0,437
B) kokonaispituus		
tavalliset luonnonkantaiset vs. virikkeelliset luonnonkantaiset	5,17	0,010
tavalliset luonnonkantaiset vs. tavalliset laitoskantaiset	2,18	0,554
tavalliset luonnonkantaiset vs. virikkeelliset laitoskantaiset	4,50	0,034
virikkeelliset laitoskantaiset vs. virikkeelliset luonnonkantaiset	0,67	0,978
virikkeelliset laitoskantaiset vs. tavalliset laitoskantaiset	-2,32	0,513
tavalliset laitoskantaiset vs. virikkeelliset luonnonkantaiset	2,99	0,286
C) paino		
tavalliset luonnonkantaiset vs. virikkeelliset luonnonkantaiset	1,00	0,025
tavalliset luonnonkantaiset vs. tavalliset laitoskantaiset	0,36	0,735
tavalliset luonnonkantaiset vs. virikkeelliset laitoskantaiset	1,13	0,008
virikkeelliset laitoskantaiset vs. virikkeelliset luonnonkantaiset	-0,13	0,983
virikkeelliset laitoskantaiset vs. tavalliset laitoskantaiset	-0,77	0,140
tavalliset laitoskantaiset vs. virikkeelliset luonnonkantaiset	0,64	0,286

A)

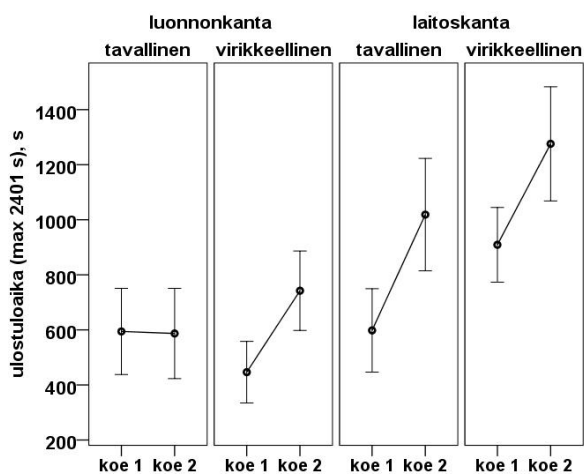


B)

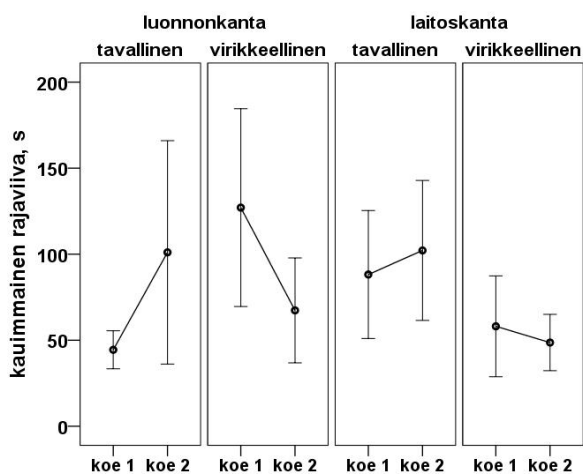


Käyttäytymismuuttujien muuntamattomia keskiarvojakaumia ± 1 keskivirhe rohkeuskokeessa. tavallinen = tavallinen laitoskasvatus, virike = virikkeellinen laitoskasvatus, A) kalan lähtölaatikossa ennen ensimmäistä ulostuloa viettämä aika (max 3001 s), B) ensimmäiseen kauimmaisen rajaviivan ylitykseen kulunut aika.

A)

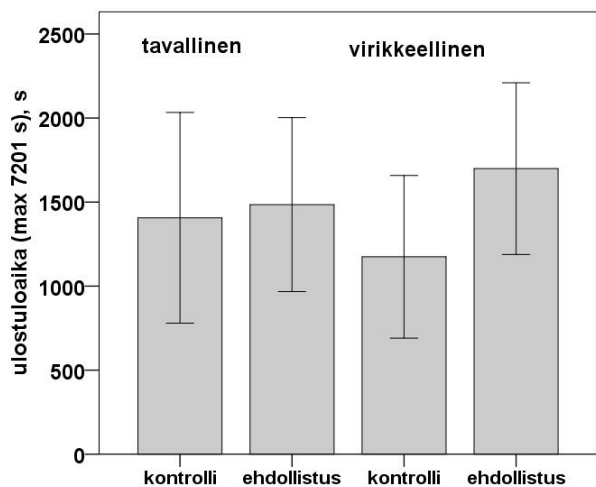


B)

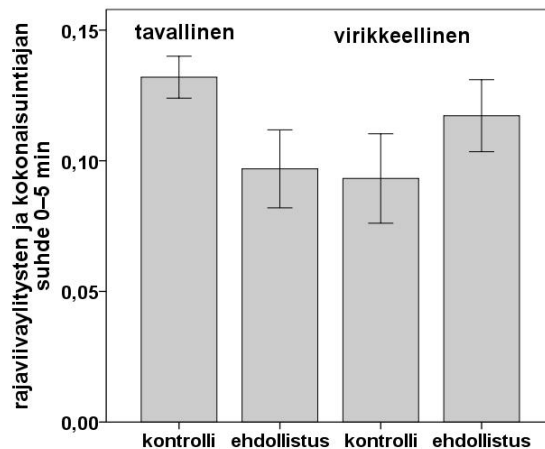


Käyttäytymismuuttujien muuntamattomia keskiarvojakaumia ± 1 keskivirhe hälyainekokeessa. tavallinen = tavallinen laitoskasvatus, virikkeellinen = virikkeellinen laitoskasvatus, koe 1 = keskiarvo rohkeuskokeessa, koe 2 = keskiarvo hälyainekokeessa, A) kalan lähtölaatikossa ennen ensimmäistä ulostuloa viettämä aika (max 2401 s), B) ensimmäiseen kauimmaisen rajaviivan ylitykseen kulunut aika.

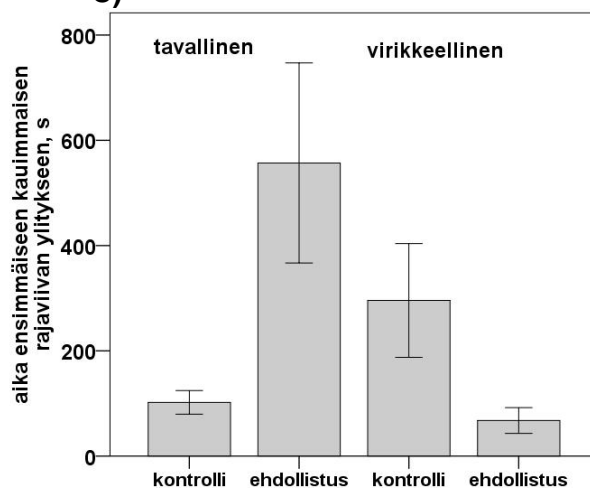
A)



B)



C)



Käyttäytymismuuttujien muuntamattomia keskiarvojakaumia ehdollistamiskokeessa ± 1 keskiarvo. tavallinen = tavallinen laitoskasvatus, virike = virikkeellinen laitoskasvatus, kontrolli = ehdollistamattomat kalat, ehdollistus = ehdollistetut kalat, A) kalan lähtölaatikossa ennen ensimmäistä ulostuloa viettämä aika (max 7201 s), B) rajaviivaylitysten ja kokonaisuintiajan suhde välillä 0–5 min, C) ensimmäiseen kauimmaisen rajaviivan ylitykseen kulunut aika.

Eri analyysihin mukaan päässeiden kalojen määrät käsittelyittäin

	ulostuloaika	kokonaisuintiaika 0–5 min	kokonaisuintiaika 0–20 min	rajaviivaylitysten ja kokonaisuintiajan suhde 0–5 min	rajaviivaylitysten ja kokonaisuintiajan suhde 0–20 min	Aika ensimmäiseen kauimmaiseen raja- viivan ylitykseen
rohkeuskoe						
tavallisissa altaissa kasvatetut luonnonkantaiset	32	31	30	31	30	31
virikkeellisissä altaissa kasvatetut luonnonkantaiset	32	28	26	28	26	28
tavallisissa altaissa kasvatetut laitoskantaiset	32	32	31	32	31	32
virikkeellisissä altaissa kasvatetut laitoskantaiset	32	28	26	28	26	28
hälyainekoe						
tavallisissa altaissa kasvatetut luonnonkantaiset, kontrollit	16	15	14	15	14	15
tavallisissa altaissa kasvatetut luonnonkantaiset, hälyainevesi	16	14	12	14	12	14
virikkeellisissä altaissa kasvatetut luonnonkantaiset, kontrollit	16	11	7	11	7	9
virikkeellisissä altaissa kasvatetut luonnonkantaiset, hälyainevesi	16	15	13	15	13	15
tavallisissa altaissa kasvatetut laitoskantaiset, kontrollit	15	15	15	15	15	15
tavallisissa altaissa kasvatetut laitoskantaiset, hälyainevesi	16	13	10	13	10	12
virikkeellisissä altaissa kasvatetut laitoskantaiset, kontrollit	16	11	9	11	9	11
virikkeellisissä altaissa kasvatetut laitoskantaiset, hälyainevesi	16	12	8	12	8	11

ehdollistamiskoe						
tavallisissa altaissa kasvatetut ehdollistamattomat	15	13	13	13	13	13
tavallisissa altaissa kasvatetut ehdollistetut	16	15	15	15	15	14
virikkeellisissä altaissa kasvatetut ehdollistamattomat	14	13	13	13	13	12
virikkeellisissä altaissa kasvatetut ehdollistetut	15	14	14	14	14	13
haukialtaissa vahingoittumattomat ja hengissä säilyneet vahingoittuneet						
tavallisissa altaissa kasvatetut ehdollistamattomat	111					
tavallisissa altaissa kasvatetut ehdollistetut	118					
virikkeellisissä altaissa kasvatetut ehdollistamattomat	121					
virikkeellisissä altaissa kasvatetut ehdollistetut	114					

