

KALA- JA RIISTARAPORTTEJA nro 212

*Antti Kause
Anne Kettunen
Esa Mäntysaari
Tuija Paananen
Unto Eskelinen
Ossi Ritola*

Kirjoloihen tie fileeksi: geneettiset tunnusluvut

Helsinki 2001

Antti Kause, Anne Kettunen, Esa Mäntysaari, Tuija Paananen, Unto Eskelinen ja Ossi Ritola

Kirjoloheen tie fileeksi: geneettiset tunnusluvut

Tutkimusraportti

Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitos

Jalo-projekti / kirjoloheen valintajalostus. 312 010

Tässä tutkimuksessa selvitimme kirjoloheen valintajalostuspopulaation geneettisiä ominaisuuksia kvantitatiivisen genetiikan menetelmin. Mittaamalla samojen perheiden yksilöitä sekä makeassa vedessä että merellä tutkimme kuinka paljon additiivista geneettistä vaihtelua kirjoloheen kasvussa on ja onko kasvussa genotyyppin ja ympäristön yhdysvaikutusta, joka merkitsevästi hidastaisi valintajalostusohjelman edistymistä. Lisäksi valinnan kohdistuessa kirjoloheen kasvunopeuteen on mahdollista, että lihan laadussa tapahtuu korreloituneita geneettisiä vasteita. Estimoimalla additiivisen geneettisen vaihtelun määrää kasvussa (paino kolmen kasvukauden jälkeen) ja kalan koostumuksessa (suolistorasvan määrä, vatsalieberen rasvareunan massa, fileen rasva-, vesi-, tuhka- ja proteiinipitoisuus sekä väri) ja laskemalla geneettiset korrelaatiot ominaisuuksien välille tutkimme minkä suuntaisia korreloituneita geneettisiä vasteita populaatiossa mahdollisesti tapahtuu. Analyysimme osoittaa, että kasvussa ja monissa kalan koostumusta kuvaavissa ominaisuuksissa on additiivista geneettistä vaihtelua, joka mahdollistaa ominaisuuksien muuttamisen valinnan avulla. Lisäksi kirjoloheen kasvussa on heikko genotyyppin ja ympäristön yhdysvaikutus, mikä helpottaa kehittämään kantaa, joka kasvaa yhä paremmin sekä makeassa että merivedessä. Fileen vesi-, proteiini-, tuhka- ja rasvapitoisuus sekä fileen väri eivät tulle muuttumaan valintajalostuksen nostaessa kalojen kasvunopeutta. Sen sijaan rasvareunan ja suolistorasvan määrä tulee nousemaan kasvunopeuteen kohdistuvan valinnan seurauksena. Kaiken kaikkiaan mitattujen ominaisuuksien geneettinen rakenne mahdollistaa tehokkaan valintajalostusohjelman toteuttamisen.

Asiasanat

Kirjolohti, kasvu, kvantitatiivinen genetiikka, lihan koostumus, valintajalostus

Kala- ja riistaraportteja 212

951-776-312-3

1238-3325

19 s.

suomi

Maatalouden tutkimuskeskus
Kotieläintuotannon tutkimus
Eläinjälöstus / Antti Kause
31600 Jokioinen

Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitos
PL 6, Pukinmäenaukio 4
00721 Helsinki

Puh. 03 4188 3608 Faksi 03 4188 3618

Puh. 0205 7511 Faksi 0205 751 201

Sisällys

1. JOHDANTO.....	1
2. AINEISTO JA MENETELMÄT.....	3
2.1. Kasvun genetiikka makeassa ja merivedessä	3
2.2. Teurasaineisto.....	3
2.2.1. Teurasaineistosta mitatut ominaisuudet	4
2.3. Tilastolliset analyysit.....	4
3. TULOKSET	6
3.1. Kasvun genetiikka makeassa ja merivedessä	6
3.2. Geneettinen vaihtelu kalan koostumuksessa	7
3.3. Kasvun ja kalan koostumuksen väliset korrelaatiot	8
3.4. Kalan koostumusta kuvaavien ominaisuuksien väliset korrelaatiot.....	8
3.5. Sukupuolten väliset erot	10
4. POHDINTA.....	12
4.1. Kasvun genetiikka makeassa ja merivedessä	12
4.2. Kalan koostumuksen genetiikka.....	13
4.3. Sukupuolten väliset erot	14
5. JOHTOPÄÄTÖKSET	16
KIITOKSET	17
KIRJALLISUUS	18

1. Johdanto

Kalojen valintajalostuksen tarkoituksena on pysyvästi parantaa viljeltyjen kalakantojen ominaisuuksia taloudellisen kannattavuuden lisäämiseksi. Jalostuspopulaation yksilöt arvostellaan valitun ominaisuuden perusteella (tai usean ominaisuuden), ja yksilöiden joiden ennustetaan tuottavan taloudellisesti tuottavimmat jälkeläiset annetaan muodostaa seuraava sukupolvi. Valitussa ominaisuudessa olevan additiivisen geneettisen vaihtelun määrä vaikuttaa saavutetun geneettisen muutoksen suuruuteen. Mitä enemmän additiivista geneettistä vaihtelua on, sitä suurempi muutos valitussa ominaisuudessa saadaan aikaan (Fisher 1930, Falconer ja Mackay 1996, Lynch ja Walsh 1998, Juga ym. 1999).

Jos valintajalostusta tehdään vain yhdessä ympäristössä saattaa jalostettu kalakanta sopeutua vain kyseiseen ympäristöön, eikä se pärjää enää uusissa tai poikkeavissa ympäristöissä. Viljeltyjen kalojen tulisi kuitenkin kasvaa nopeasti erilaisissa vesistöissä, esimerkiksi sekä makeassa vedessä että meressä. Voimakkaat genotyypin ja ympäristön yhdysvaikutukset hidastavat tällaisen kannan kehittämistä (Falconer 1952, Via ja Lande 1985). Genotyypin ja ympäristön yhdysvaikutus tarkoittaa, että genotyyppi A menestyy genotyyppiä B paremmin ympäristössä X (esim. makea vesi), mutta ympäristössä Y (esim. merivesi) genotyyppien paremmuusjärjestys vaihtuu. Tällöin populaatiossa ei välttämättä ole genotyyppiä, joka pärjäisi erinomaisesti molemmissa ympäristöissä. Valintajalostusta aloitettaessa onkin tärkeää tutkia minkä suuruisia genotyypin ja ympäristön yhdysvaikutuksia ominaisuuksissa on.

Kalojen valintajalostuksessa pyritään pääsääntöisesti nopeuttamaan kalojen kasvunopeutta (Gjedrem 1998). Toiset kaupallisesti tärkeät ominaisuudet, kuten lihan väri ja laatu, voivat kuitenkin olla geneettisesti yhteydessä kasvunopeuteen, jolloin myös nämä ominaisuudet muuttuvat valinnan tuloksena. Tällaista muutosta kutsutaan korreloituneeksi geneettiseksi vasteeksi. Additiivisen geneettisen vaihtelun määrä sekä geneettisen korrelaation suunta ja voimakkuus valinnan kohteena olevan ominaisuuden ja muiden ominaisuuksien välillä vaikuttavat korreloituneiden geneettisten muutosten luonteeseen (Falconer ja Mackay 1996, Lynch ja Walsh 1998). Pahimmillaan korreloituneet geneettiset vasteet voivat johtaa epäedullisiin muutoksiin kaupallisesti tärkeissä ominaisuuksissa. Siksi geneettisen vaihtelun ja geneettisten korrelaatioiden mittaaminen sekä valinnan kohteena olevissa ominaisuuksissa että muissa kaupallisesti tärkeissä ominaisuuksissa on tärkeää.

Suomalainen kirjolohen valintajalostusohjelma käynnistyi Tervossa 1990-luvun alussa (Siitonen ja Rissanen 1992). Valintajalostustavoitteiksi otettiin nopea kasvu, joka todettiin olevan kaikissa olosuhteissa hyödyllinen, pitkälläkin aikajaksolla tarkastellen pysyväksi katsottava tavoite. Lisäksi toisena vuonna sukukypsyt koiraat päätettiin poistaa populaatiosta sukukypsytymisen aikaistumisen estämiseksi. Valintajalostuspopulaation, ns. *Jalo*-kannan, yksilöitä kasvatetaan sekä makeassa vedessä (Tervo) että kahdella merellä sijaitsevalla testiasemalla. Kolmannen kasvukauden jälkeen Tervossa kasvaneista kaloista valitaan geneettisesti parhaat yksilöt jatkamaan sukuaan. Tervossa kasvaneet yksilöt arvostellaan omien painohavaintojen (toisen ja kolmannen kasvukauden jälkeinen paino) sekä molemmilla meriasemilla mitattujen täys- ja puolisisarusten painojen perusteella (toisen kasvukauden jälkeinen paino). Tavoitteena on nopeuttaa kalojen kasvua sekä makeassa että merivedessä.

Tässä tutkimuksessa selvitimme kirjolohen jalostuspopulaation geneettisiä ominaisuuksia kvantitatiivisen genetiikan menetelmin. Mittaamalla samojen perheiden yksilöitä sekä makeassa vedessä (Tervo) että merellä (Veksala ja Rymättylä) tutkimme ensiksi kuinka paljon additiivista geneettistä vaihtelua kirjolohen kasvussa on ja onko kasvussa genotyypin ja ympäristön yhdysvaikutusta, joka merkittävästi hidastaisi valintajalostusohjelman edistymistä. Lisäksi valinnan kohdistuessa kirjolohen kasvunopeutta

peuteen on mahdollista, että lihan laadussa tai kalojen teurasominaisuuksissa tapahtuu korreloituneita geneettisiä vasteita. Estimoimalla additiivisen geneettisen vaihtelun määrää kasvussa (pyöreä paino kolmen kasvukauden jälkeen) ja kalan koostumuksessa (suolistorasvan määrä, vatsalieberen rasvareunan massa, fileen rasva-, vesi-, tuhka- ja proteiinipitoisuus sekä väri) ja laskemalla geneettiset korrelaatiot ominaisuuksien välille tutkimme minkä suuntaisia korreloituneita geneettisiä vasteita populaatiossa mahdollisesti tapahtuu. Lisäksi raportoimme miten eri sukupuolta olevat yksilöt poikkeavat koon, teurasominaisuuksien ja lihan laadun suhteen.

2. Aineisto ja menetelmät

Kaikki koekalat olivat Tervossa syntyneitä ns. synteesisipopulaation jälkeläisiä. Synteesisipopulaatio on neljän 80-luvun alussa Suomessa testatun kirjolohikannan risteymäkanta, jossa on tehty kannan sisäistä valintaa vuodesta 1992 alkaen (Siitonen ja Rissanen 1992). Hedelmöityksissä on muodostettu puoli- ja täyssisaruserperheitä, mikä mahdollistaa additiivisen geneettisen yhteisvaihtelun estimoimisen populaatiosta. Valintaohjelmassa kirjolohen sukupolven väli on kolme vuotta.

2.1. Kasvun genetiikka makeassa ja merivedessä

Genotyypin ja ympäristön yhdysvaikutusta tutkittiin normaalin valintajalostusohjelman puitteissa. Vuoden 1996 toukokuun hedelmöityksissä muodostettiin 150 perhettä parittamalla 75 isää ja 150 emää. Mäti ja maiti lypsettiin käsin ja hedelmöitettyä mätiä haudottiin neljä viikkoa lähdevedessä. Silmäpisteasteella oleva mäti siirrettiin perhekohtaisesti 150 litran tankkeihin ja poikasten määrä standardoitiin 150:een. Ensimmäisen kasvukauden jälkeen kalat jaettiin satunnaisesti Tervoon jääviin ja merelle siirrettäviin. Tervoon jäävät poikaset merkittiin yksilöllisesti vatsaonteloon laitetulla elektronisella merkillä (Passive Integrated Transponder, Trovan, Ltd.) ja meriasemille siirrettävät perhemerkittiin kylmäpolttamalla ja eväleikkauksin. Kevästä 1997 alkaen Tervon kalat kasvatettiin maa-altaissa ja kahdelle meriasemalle (Veksala ja Rymättylä) siirretyt verkkokasseissa yksityisten kirjolohiviljelijöiden toimesta. Kalojen ruokinnassa käytettiin kaupallista kuivarehua.

Tervon kalat punnittiin kahden kasvukauden jälkeen toukokuussa 1998 (paino_{2Tervo}, $n = 5815$) sekä kolmannen kasvukauden jälkeen lokakuussa 1998 (paino_{3Tervo}, $n = 4983$). Sukukypsät yksilöt poistettiin populaatiosta toukokuun punnituksen yhteydessä. Meriasemilla kalat punnittiin toisen kasvukauden jälkeen: Veksalassa marraskuussa 1997 (paino_{2Veksala}, $n = 733$) ja Rymättylässä huhtikuussa 1998 (paino_{2Rymättylä}, $n = 2784$). Veksalassa otoskoko oli pieni, koska osa kaloista hävisi kasvatuksen aikana. Kalat jaoteltiin sukupuolensa mukaan kolmeen luokkaan: koiraisiin, naaraisiin ja sukukypsymättömiin yksilöihin, joiden sukupuolta ei kyetty määrittämään. Sukukypsymättömät yksilöt ovat hitaasti sukukypsyviä yksilöitä, joiden sukupuolirauhaset eivät olleet kehittyneet vielä. Kalojen mittaaminen kunakin kertana kesti noin viikon.

2.2. Teurasaineisto

Teurasaineiston kalat olivat peräisin vuoden 1993 toukokuussa tehdyistä hedelmöityksistä. Hedelmöitetty mäti ja kalat käsiteltiin Tervon rutiinikasvatusten mukaisesti (kuvattu yllä). Koska teurasominaisuuksien ja fileen laadun mittaaminen on työlästä, mitattiin ominaisuudet yhteensä 453 yksilöstä, jotka olivat 25 isän ja 54 emän jälkeläisiä. Täyssisaruserperheitä oli yhteensä 75.

Marraskuussa 1995, kolmen kasvukauden jälkeen, valittujen perheiden yksilöitä kerättiin altaasta, tainnutettiin sähkövirralla ja verestettiin. Kalat punnittiin, perattiin, niiden sukupuoli määritettiin ja peratut kalat fileroitiin. Kalat jaoteltiin sukupuolensa mukaan kolmeen luokkaan: koiraisiin ($n = 166$ yksilöä), naaraisiin ($n = 259$) ja sukukypsymättömiin yksilöihin ($n = 28$), joiden sukupuolta ei kyetty määrittämään. Fileen koostumuksen mittaamiseksi toinen fileistä pakastettiin ruotoineen ja vatsareunukseen. Myöhemmin fileet jauhettiin lihamyllyllä ja hienonnettiin tehosekoittajalla ja näytteet analysoitiin Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitoksen laboratorioissa.

2.2.1. Teurasaineistosta mitatut ominaisuudet

Kolmivuotiaista teuraskaloista mitattiin pyöreä paino, pituus ja kuntokerroin, ja kalojen koostumusta kuvaavina muuttujina olivat suolistorasvan määrä, vatsalihaksen reunassa olevan rasvareunan massa ja rasvareunaprosentti, fileen rasva-, vesi-, tuhka- ja proteiinipitoisuus sekä lihan väri. Kuntokerroin laskettiin kaavalla: kuntokerroin = pyöreä paino (g) \times 100 / (pituus, cm)³, ja se voi mahdollisesti toimia helposti mitattavana kalan koostumusta ennustavana muuttujana. Suoliston ympärillä olevan rasvan määrä arvioitiin asteikolla 1-3 (1 = vähän, 2 = kohtalaisesti ja 3 = paljon). Vatsalihaksen reunasta filerointiveitsellä irrotetun rasvareunan massa punnittiin ja sen prosentuaalinen osuus koko kalan massata laskettiin (rasvareunaprosentti). Fileen vesipitoisuus määritettiin punnitsemalla hienonnettu file, kuivaamalla se 105°C asteessa 24 tunnin ajan ja punnitsemalla näyte uudelleen. Fileen rasvapitoisuus (% / tuorepaino) määritettiin heksaani-metanoliuutolla. Fileen proteiinipitoisuus (% / tuorepaino) määritettiin Kjeldahlin menetelmällä ja tuhkapitoisuus (% / tuorepaino) hehkutetusta filenäytteestä. Fileen punaisuus saatiin vertaamalla lihan väriä Rochén värikorttiin. Kalan lihassa vähärasvaisuus ja punainen väri ovat toivottuja ominaisuuksia.

2.3. Tilastolliset analyysit

Populaation geneettiset tunnusluvut laskettiin maximum likelihood-menetelmää soveltavalla DMUAI-ohjelmalla (Jensen ja Madsen 1994, Jensen ym. 1996). Ohjelma estimoii fenotyypin (V_P), additiivisen geneettisen (V_A) ja jäännösvarianssin ($V_R = V_P - V_A$) määrän, periytymisasteen ($h^2 = V_A/V_P$) sekä fenotyypiset (r_P) ja additiiviset geneettiset korrelaatiot (r_A) ominaisuuksien välille. Jäännösvaihtelu sisältää ei-additiivisen geneettisen vaihtelun, ympäristövaihtelun ja kehitysbiologisen hälyn.

Periytymisaste vaihtelee nollan ja ykkösen välillä, ja se kuvaa ominaisuuden jalostettavuutta. Jos h^2 on nolla, on ominaisuudessa havaittu vaihtelu kokonaan ympäristötekijöiden ja ei-additiivisten geneettisten tekijöiden tulosta, eikä ominaisuudessa ole geneettistä vaihtelua joka olisi hyödynnettävissä valintajalostuksessa. Jos h^2 on yksi, on havaittu vaihtelu kokonaan additiivisten geneettisten tekijöiden seurauksena. Koska periytymisaste on suhdeluku, voi matala arvo johtua joko vähäisestä additiivisestä geneettisestä vaihtelusta tai korkeasta jäännösvaihtelusta (tai molemmista). Tämä asian huomioimiseksi laskimme tarvittaessa geneettiset ($CV_A = 100\sqrt{V_A}/$ ominaisuuden keskiarvo) ja jäännösvaihtelukertoimet ($CV_R = 100\sqrt{V_R}/$ ominaisuuden keskiarvo) (Houle 1992). Analyysissä käytettiin kahden sukupolven sukupuutietoja ja tunnusluvut estimoitiin eläinmallilla.

Genotyypin ja ympäristön yhdysvaikutuksen testaamiseksi kerätty aineisto analysoidiin mallilla $y_{ijk} = \text{sex}_i + b \times \text{pvm}_{ijk} + a_j + e_{ijk}$, jossa y_{ijk} on havainto, sex_i on kiinteä sukupuolivaikutus ($i = 1, 2, 3$), b on kalan punnituksen ajankohdan ja kalan painon välinen regressiokerroin, pvm_{ijk} on kovariaattina oleva punnitusajankohta ja a_j on yksilön j additiivinen geneettinen vaikutus ($j = 1, 2, \dots$ yksilöiden lkm) ja e_{ijk} on y_{ijk} :hyn liittyvä jäännöstermi. Sukupuolivaikutuksessa kalat jaoteltiin koiraisiin, naaraisiin ja mar-toihin. Eri ympäristöissä mitatut kalojen painot käsiteltiin eri ominaisuuksina, mikä mahdollistaa geneettisen korrelaation laskemisen mittausten välille (ns. ympäristöjen välinen geneettinen korrelaatio) sekä ympäristöspesifisen additiivisen geneettisen vaihtelun määrittämisen. Teurasaineisto analysoidiin mallilla $y_{ijk} = \text{sex}_i + a_j + e_{ijk}$.

Shearer (1994) on ehdottanut, että fileen koostumuksessa oleva geneettinen vaihtelu voi olla suoraa seurausta kalan koossa olevasta geneettisestä vaihtelusta. Siksi laskimme myös korjatun geneettisen vaihtelun (V_A^*), jossa fileen koostumuksessa olevasta geneettisestä vaihtelusta poistettiin kalan koossa ja fileen koostumuksessa oleva yhteinen geneettinen vaihtelu. Tämä korjattu geneettinen vaihtelu laskettiin kaavalla:

$$V_A^* = V_A - \frac{cov_{12}^2}{V_{A2}},$$

jossa V_A on fileen koostumuksen ja V_{A2} on pyöreän painon geneettinen varianssi ja cov_{12} on ominaisuuksien välinen geneettinen kovarianssi. Fileen koostumuksen korjattu periytymisaste laskettiin kaavalla $h^{2*} = V_A^* / V_P$.

Sukupuolten (koiraat, naaraat ja marrot) välisiä tilastollisia eroja teurasaineistossa tutkittiin varianssianalyysin avulla (GLM proseduuri, SAS Institute 1990). Tilastollisessa mallissa olivat mukana sukupuoli (kiinteä tekijä), isä (satunnainen tekijä) ja emä pesitettyä isän alle (satunnainen tekijä). F -testien oikeat neliösummat ja vapausasteet määritettiin Zarin (1984) mukaan. Koska koiraat, naaraat ja marrot ovat erikokoisia, sukupuolen välisiä eroja kalan koostumuksessa tutkittiin myös kovarianssianalyysillä, jossa kovariaattina oli pyöreä paino.

3. Tulokset

3.1. Kasvun genetiikka makeassa ja merivedessä

Mittaamalla samoihin perheisiin kuuluvia yksilöitä sekä makeassa vedessä (Tervo) että merellä (Veksala ja Rymättylä) tutkimme geneettisen vaihtelun määrää kirjolohen kasvussa sekä onko kasvussa genotyypin ja ympäristön yhdysvaikutusta. Toisen kasvukauden jälkeinen pyöreä paino ($\pm sd$) oli Rymättylässä 823 ± 217 g, Veksalassa 500 ± 126 g ja Tervossa 717 ± 195 g. Tervossa kasvaneiden kalojen paino kolmannen kasvukauden jälkeen oli 2666 ± 569 g.

Ominaisuudessa täytyy olla geneettistä vaihtelua, jotta siinä tapahtuu pysyvä geneettinen muutos valintajalostuksen seurauksena. Painon periytymisaste, joka kuvaa ominaisuuden jalostettavuutta, oli korkea sekä Tervossa että Veksalassa, mutta selvästi matalampi Rymättylässä (taulukko 1). Koska periytymisaste on suhdeluku, vaikuttaa sen suuruuteen luonnollisesti sekä nimittäjä että osoittaja. Vaihtelukertoimet osoittavat, että Rymättylässä kasvaneiden kalojen matala periytymisaste johtui matalasta geneettisestä vaihtelusta (pieni CV_A) ja korkeasta jäännösvaihtelusta (korkea CV_R) (taulukko 1).

Taulukko 1. Makeassa vedessä (Tervo) ja merivedessä (Veksala ja Rymättylä) mitattujen painojen periytymisasteet (h^2) ja niiden keskivirheet (se), additiivinen geneettinen vaihtelukerroin (CV_A), jäännösvaihtelukerroin (CV_R), sekä additiivinen geneettinen varianssi (V_A), jäännösvarienssi (V_R) ja fenotyyppinen varianssi (V_P).

ominaisuus	$h^2 \pm se$	CV_A	CV_R	V_A	V_R	V_P
paino2 _{Rymättylä}	0.22 ± 0.03	12.5	23.5	10558	37236	47795
paino2 _{Veksala}	0.39 ± 0.06	15.7	19.8	6184	9768	15952
massa2 _{Tervo}	0.36 ± 0.03	16.6	22.1	14094	25097	39192
paino3 _{Tervo}	0.36 ± 0.03	12.3	16.5	107124	193901	301026

Voimakas positiivinen geneettinen korrelaatio kahdessa ympäristössä mitatun painon välillä tarkoittaa, että samat perheet ovat painavia kummassakin ympäristössä eikä genotyypin ja ympäristön yhdysvaikutus ole voimakas (Falconer 1952, Via ja Lande 1985). Toisen kasvukauden jälkeisen painon (paino2) ympäristöjen väliset geneettiset korrelaatiot olivat positiivisia ja vaihtelivat 0.45 ja 0.57 välillä (taulukko 2). Korrelaatiot poikkeavat kuitenkin merkittävästi yhdestä, joten perheiden järjestys ei ollut sama Tervossa ja meriasemilla. Meriasemilla mitattujen painojen ja Tervon kolmannen kasvukauden jälkeisen painon väliset korrelaatiot olivat positiivisia, mutta heikkoja. Hyvin voimakas positiivinen geneettinen korrelaatio ($r_A = 0.81$) Tervossa mitatun toisen kasvukauden ja kolmannen kasvukauden jälkeisen painon välillä tarkoittaa, että kookkaaksi kasvaneet perheet olivat pääsääntöisesti kookkaita ja pieneksi jääneet perheet pieniä koko seurattun ajan (taulukko 2).

Taulukko 2. Makeassa vedessä (Tervo) ja merivedessä (Veksala ja Rymättylä) mitattujen toisen (paino2) ja kolmannen (paino3) kasvukauden jälkeisten painojen väliset geneettiset korrelaatiot ja niiden keskivirheet.

	paino2 _{Rymättylä}	paino2 _{Veksala}	paino2 _{Tervo}
paino2 _{Veksala}	0.54 ± 0.10	•	•
paino2 _{Tervo}	0.57 ± 0.07	0.45 ± 0.09	•
paino3 _{Tervo}	0.43 ± 0.08	0.29 ± 0.10	0.81 ± 0.02

3.2. Geneettinen vaihtelu kalan koostumuksessa

Kalojen kolmen kasvukauden jälkeinen keskimääräinen paino teurasaineistossa oli 2162–2793 g (kuva 1). Teurasaineistosta estimoidut pyöreän painon ja kuntokertoimen periytymisasteet olivat melko korkeita (taulukko 3) ja painon estimaatti on samaa luokkaa tai vähän alempi kuin isossa aineistossa (taulukko 1). Samoin fileen värin, suolistorasvan määrän, rasvareunan massan ja fileen rasvapitoisuuden periytymisasteet olivat nolaa suurempia ($h^2 = 0.11-0.28$), mutta vatsaliepeen rasvareunaprosentin ja fileen proteiini-, tuhka- ja vesipitoisuuden periytymisasteet olivat lähellä nolaa (taulukko 3). Vatsaliepeen rasvareunan massan periytymisaste oli selvästi korkeampi kuin rasvareunaprosentin. Kalan kasvun ja koostumuksen yli 0.15 h^2 -arvot tarkoittavat, että ominaisuuksissa on kohtalaisesti geneettistä vaihtelua, joka on hyödynnettävissä valintajalostuksen avulla.

Taulukko 3. Teurasaineistosta mitattujen ominaisuuksien periytymisasteet (h^2) ja niiden keskivirheet (se) sekä additiivinen geneettinen (V_A) ja fenotyypin varianssi (V_P).

ominaisuus	$h^2 \pm se$	V_A	V_P
paino3	0.20 ± 0.06	61394	313176
kuntokerroin	0.40 ± 0.07	0.197×10 ⁻⁷	0.488×10 ⁻⁷
fileen väri	0.19 ± 0.06	0.152	0.774
suolistorasvan määrä	0.28 ± 0.07	0.121	0.422
rasvareunan massa	0.11 ± 0.05	39.3	343.9
rasvareuna %	0.03 ± 0.03	0.005979	0.180
fileen rasva %	0.16 ± 0.06	1.506	9.2592
fileen proteiini %	0.02 ± 0.04	0.0612	3.147
fileen tuhka %	0.06 ± 0.05	0.00087	0.0145
fileen vesi %	0.06 ± 0.05	1.191	19.1

Fileiden rasva- ($h^{2*} = 0.16$), proteiini- ($h^{2*} = 0.02$), tuhka- ($h^{2*} = 0.05$) ja vesipitoisuuden ($h^{2*} = 0.06$) korjatut periytymisasteet, joista on poistettu painon vaihtelusta johtuva geneettinen vaihtelu, olivat samansuuruisia kuin alkuperäiset korjaamattomat arvot (taulukko 3). Painossa ilmenevä geneettinen vaihtelu ei siis vaikuttanut fileen koostumuksessa ilmenevään geneettiseen vaihteluun. Rasvapitoisuuden nolaa suurempi korjattu periytymisaste tarkoittaa, että fileen rasvapitoisuudessa on painosta riippumatonta geneettistä vaihtelua, jota on mahdollista hyödyntää valintajalostuksessa. Vatsaliepeen rasvareunan massan periytymisaste ($h^2 = 0.11$) sensijaan pienenee rajusti kun siitä poistetaan painon vaihtelusta johtuva geneettinen vaihtelu ($h^{2*} = 0.02$), koska kalan koossa oleva geneettinen vaihtelu heijastuu suoraan vatsaliepeen rasvareunan massan vaihteluun. Sama ilmiö havaitaan kun verrataan vatsaliepeen rasvareunan massan ja vatsaliepeen rasvareunaprosentin periytymisasteita (taulukko 3).

3.3. Kasvun ja kalan koostumuksen väliset korrelaatiot

Pyöreän painon ja fileen rasva- ja vesipitoisuuden väliset fenotyypiset korrelaatiot olivat voimakkaita ja ne osoittavat, että painon lisääntyessä fileen rasvapitoisuus kasvaa ja vesipitoisuus pienenee (taulukko 4), kuten Shearerkin (1994) osoitti. Näiden ominaisuuksien fenotyypinen yhteys ei kuitenkaan kuvastanut niiden geneettistä yhteyttä: painon ja fileiden rasva- ja vesipitoisuuden väliset geneettiset korrelaatiot olivat lähellä nollaa, joten nopeaan kasvuun tähtäävä valintajalostus ei johda suuriin geneettisiin muutoksiin näissä fileen laatua kuvaavissa ominaisuuksissa.

Pyöreän painon fenotyypiset ja geneettiset korrelaatiot vatsaliepeen rasvareunan massan kanssa olivat odotetusti positiivisia ja korkeita (taulukko 4): painon kasvaessa vatsaliepeen rasvareunan massa kasvaa myös. Myös fenotyypiset ja geneettiset korrelaatiot suolistorasvan määrän ja koon välillä olivat positiivisia. Nopeaan kasvuun tähtäävä valintajalostus johtaa siis myös korkeaan vatsaliepeen ja suolistorasvan määrään. Isoilla kaloilla ei kuitenkaan ollut suhteellisesti enempää rasvaa kuin pienillä kaloilla, mikä näkyy painon ja rasvareunaprosentin välisinä heikkoina fenotyypisinä ja geneettisinä korrelaatioina. Kuntokertoimen, fileen värin, suolistorasvan määrän ja fileen tuhkapitoisuuden geneettiset korrelaatiot pyöreän painon kanssa olivat positiivisia ($r_A = 0.29-0.38$), mutta niiden keskivirheet ovat niin suuria, että niiden tulkitseminen on epävarmaa.

Taulukko 4. Geneettiset korrelaatiot ja niiden keskivirheet ($r_A \pm se$) ja fenotyypiset korrelaatiot (r_p) kolmannen kasvukauden jälkeisten painon ja kalan koostumuksen välillä.

ominaisuus	r_A	r_p
kuntokerroin	0.29 ± 0.17	0.42
fileen väri	0.36 ± 0.21	0.13
suolistorasvan määrä	0.38 ± 0.17	0.27
rasvareunan massa	0.93 ± 0.06	0.77
rasvareuna %	0.15 ± 0.40	0.13
fileen rasva %	-0.12 ± 0.26	0.38
fileen proteiini %	0.12 ± 0.60	0.10
fileen tuhka %	0.35 ± 0.38	-0.11
fileen vesi %	0.10 ± 0.32	-0.33

3.4. Kalan koostumusta kuvaavien ominaisuuksien väliset korrelaatiot

Monet geneettiset korrelaatiot kalan koostumusta kuvaavien muuttujien välillä olivat voimakkaita (taulukko 5), mutta niiden matalien periytymisasteiden ja analyysin heikon tehon vuoksi niiden keskivirheet olivat suuria ja siksi tulokset ovat suuntaantavia. Vain kolmea 38:sta geneettisestä korrelaatiosta voidaan pitää merkitsevästi nollassa poikkeavana (korrelaatio on suurempi kuin $2 \times$ keskivirhe).

Taulukko 5. Geneettiset korrelaatiot ja niiden keskivirheet (diagonaalin alapuolella) ja fenotyypilliset korrelaatiot (diagonaalin yläpuolella) kalan koostumusta kuvaavien muuttujien välillä.

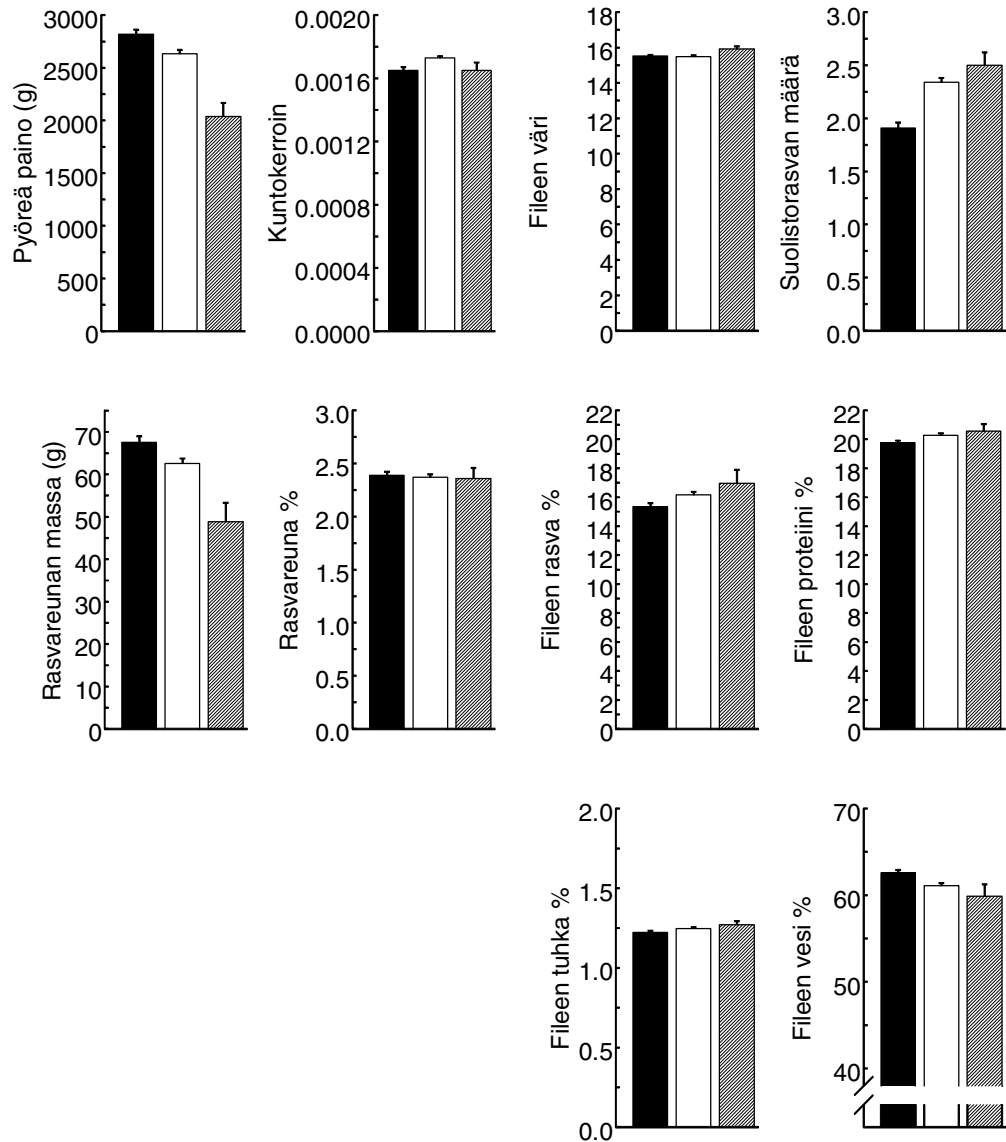
	kuntokerroin	fileen väri	suolistoras- van määrä	rasvareuna %	fileen rasva %	fileen protei- ini %	fileen tuhka %	fileen vesi %
kuntokerroin	•	-0.15	0.26	0.04	0.38	0.06	-0.01	-0.30
fileen väri	0.34 ± 0.17	•	0.24	-0.10	0.11	0.03	0.00	-0.10
suolistorasvan määrä	0.19 ± 0.16	0.33 ± 0.18	•	0.00	0.17	0.04	0.07	-0.13
rasvareuna %	-0.02 ± 0.27	0.39 ± 0.33	-0.33 ± 0.31	•	0.21	0.09	0.01	-0.18
fileen rasva %	0.00 ± 0.20	0.13 ± 0.24	-0.43 ± 0.23	0.59 ± 0.29	•	0.37	-0.02	-0.88
fileen proteiini %	-0.35 ± 0.67	0.31 ± 0.61	0.34 ± 0.68	-0.58 ± 1.11	-0.26 ± 0.93	•	0.57	-0.73
fileen tuhka %	-0.10 ± 0.28	0.30 ± 0.35	0.78 ± 0.38	-0.71 ± 0.49	-0.81 ± 0.48	0.58 ± 0.72	•	-0.24
fileen vesi %	-0.04 ± 0.24	-0.10 ± 0.29	0.41 ± 0.32	-0.46 ± 0.37	-0.96 ± 0.05	0.04 ± 0.99	0.74 ± 0.62	•

Fileen rasvapitoisuus ja rasvareunaprosentti korreloivat positiivisesti, mutta niiden geneettiset korrelaatiot suolistorasvan määrän kanssa olivat negatiivisia (taulukko 5). Nämä negatiiviset korrelaatiot tarkoittavat, että muuttujat eivät kuvaa samaa ominaisuutta, ja että edullinen geneettinen muutos yhdessä ominaisuudessa voi johtaa haitalliseen muutokseen toisessa ominaisuudessa. Fenotyypin korrelaatio kuntokerroimen ja fileen rasvapitoisuuden kanssa oli melko korkea ($r_p = 0.38$), joten fenotyypillisellä tasolla kuntokerroin kuvasi fileen rasvaisuutta melko hyvin. Geneettinen korrelaatio kuntokerroimen ja rasvapitoisuuden välillä oli kuitenkin nolla ja muidenkin kalan koostumusta kuvaavien muuttujien välillä matala, joten kuntokerroin ei sovellu kalan koostumuksen ennustamiseen valintajalostusta hyödyttävällä tavalla. Toisaalta fenotyypiset ja geneettiset korrelaatiot fileen vesi- ja rasvapitoisuuden välillä olivat hyvin voimakkaita ja negatiivisia. Toisin sanoen matala rasvapitoisuus oli fenotyypisesti ja geneettisesti yhteydessä korkeaan vesipitoisuuteen. Siksi fileen vesipitoisuutta, joka on helppo mitata, voidaan käyttää rasvapitoisuuden ennustamiseen valintajalostusta hyödyttävällä tavalla.

3.5. Sukupuolten väliset erot

Teurasaineistossa koiraat painoivat merkitsevästi enemmän kuin naaraat ja marrot kalat olivat kaikkein kevyimpiä (kuva 1, taulukko 6). Samoin rasvareunan massa oli merkitsevästi suurempi koirailta kuin naarailta ja alhaisin marroilla. Kun pyöreää painoa käytetään kovariaattina rasvareunan massaa analysoitaessa, sukupuolten välinen ero häviää ($F = 0.07$, $P = 0.93$). Myöskään rasvareunaprosentti ei poikkea merkitsevästi sukupuolten välillä (kuva 1, taulukko 6), joten sukupuolten välinen ero rasvareunan massassa on suoraa seurausta sukupuolten erilaisesta koosta.

Fileen rasva- ja vesipitoisuudet poikkesivat merkitsevästi sukupuolten välillä (kuva 1, taulukko 6). Koiraiden fileiden vesipitoisuus oli korkeampi kuin naaraiden ja martojen vesipitoisuus oli pienin. Toisaalta sekä fileiden rasvapitoisuus että suolistorasvan määrä oli pienin koirailta ja suurin marroilla. Koska ruumiinkoko voi vaikuttaa fileen koostumukseen (Shearer 1994), analysoitiin sukupuolten välisiä eroja myös kovarianssianalyysin avulla. Kun pyöreää painoa käytetään kovariaattina, voimakkaat tilastolliset erot sukupuolten välillä (taulukko 6) fileen vesi- ($F = 1.57$ and $P = 0.21$) ja rasvapitoisuudessa ($F = 2.81$ and $P = 0.06$) heikkenevät. Fileen väri, proteiini- ja tuhkapitoisuus eivät poikenneet sukupuolten välillä (taulukko 6), ei edes silloin kun pyöreä paino oli kovariaattina. Kuntokerroin poikkesi merkitsevästi sukupuolten välillä (taulukko 6), mutta sen tulokset eivät muistuttaneet minkään muun muuttujan tuloksia: kuntokerroin oli korkein naarailta ja samansuuruinen koirailta ja marroilla (kuva 1).



Kuva 1. Teurasaineistosta mitattujen ominaisuuksien keskiarvot ja niiden keskivirheet koiraille (musta pylväs), naaraille (valkoinen) ja marroille (viivoitettu).

Taulukko 6. Varianssianalyysin tulokset sukupuolten (koiraat, naarat ja marrot) välisille eroille teurasaineistosta mitatuissa ominaisuuksissa.

ominaisuus	<i>n</i>	<i>MS</i> _{sukup}	<i>MS</i> _{error}	<i>df</i> _{sukup}	<i>df</i> _{error}	<i>F</i>	<i>P</i>
paino3	451	5851479	274847	2	374	21.3	0.0001
kuntokerroin	451	2.3×10 ⁻⁷	4×10 ⁻⁸	2	374	6.05	0.0026
fileen väri	453	1.248	0.685	2	376	1.82	0.16
suolitorasvan määrä	453	6.479	0.350	2	376	18.5	0.0001
rasvareunan massa	446	3553	310.3	2	369	11.5	0.0001
rasvareuna %	446	0.0397	0.1752	2	369	0.23	0.79
fileen rasva %	389	30.93	8.479	2	312	3.65	0.0272
fileen proteiini %	389	6.051	3.115	2	312	1.94	0.15
fileen tuhka %	389	0.008	0.0144	2	312	0.59	0.56
fileen vesi %	389	88.29	18.45	2	312	4.78	0.0090

4. Pohdinta

4.1. Kasvun genetiikka makeassa ja merivedessä

Kirjolohen kasvussa havaittiin paljon geneettistä vaihtelua periytymisasteiden ollessa 0.20-0.39 (taulukot 1 ja 3), joka mahdollistaa kasvunopeuden parantamisen valintajalostuksen avulla. Periytymisaste vaihtelee nollan ja yhden välillä ja jos h^2 on nolla, on ominaisuudessa havaittu vaihtelu kokonaan ympäristötekijöiden ja ei-additiivisten geneettisten tekijöiden tulosta, eikä ominaisuudessa ole geneettistä vaihtelua joka olisi hyödynnettävissä valintajalostuksessa. Kasvun melko korkeat periytymisasteet, suuri lisääntymiskapasiteetti sekä mädin ja maidin helppo käsiteltävyys edesauttavat tehokkaan valintaohjelman toteuttamista. Mitä enemmän additiivista geneettistä vaihtelua ominaisuudessa on, sitä suurempi geneettinen muutos siinä saadaan aikaan (Fisher 1930). Kalojen suuren lisääntymiskapasiteetin johdosta on mahdollista valita vain pieni osuus koko populaatiosta tuottamaan seuraava sukupolvi, jolloin valinnan voimakkuus on suuri. Valinnalla pystytäänkin saavuttamaan yli viiden prosentin vuosittainen geneettinen edistyminen kalojen kasvussa (Gjedrem 1983, 1998, Gjerde 1986, Villanueva ym. 1996).

Aineistostamme estimoidut kasvun periytymisasteet ovat samansuuruisia kuin muissa viljellyissä kirjolohipopulaatioissa ja muilla lohilajeilla. Kirjolohen kasvun periytymisasteet vaihtelevat kuitenkin paljon populaatioiden välillä ja eri ympäristöissä (Gjedrem 1983, Kinghorn 1983, Gjerde ja Gjedrem 1984, Gjerde ja Schaeffer 1989, Rye ja Gjerde 1996). Tämä on havaittavissa myös meidän aineistossa. Kasvun periytymisaste, jonka suuruuteen vaikuttavat sekä additiivisen geneettisen että jäännösvarianssin määrä, oli selvästi pienempi Rymättylässä kuin Veksalassa ja Tervossa. Rymättylässä kasvaneiden kalojen matalampi periytymisaste johtui pienemmästä geneettisestä vaihtelusta ja korkeammasta jäännösvaihtelusta verrattuna muihin asemiin (taulukko 1). Genotyypin ja ympäristön yhdysvaikutus, joka kasvussakin havaittiin, voi johtaa geneettisen vaihtelun muuttumiseen ympäristöstä toiseen (de Jong 1990, Stearns ym. 1991). Populaatioiden väliset erot geneettisissä parametreissa voivat syntyä myös valinnan ja erilaisten mutaatioiden seurauksena (Falconer ja Mackay 1996, Roff 1997, Roff ja Mousseau 1999) tai otantavirheestä ja tavasta jolla mittaukset on tehty (esim. kalojen ikä, Elvingson ja Johansson 1993, Heath ym. 1999). Geneettiset tunnusluvut ovatkin populaatio- ja ympäristökohtaisia ja siksi ne on estimoitava kullakin populaatiolle erikseen.

Geneettinen analyysi osoitti, että kirjolohen kasvussa on heikko genotyypin ja ympäristön yhdysvaikutus. Geneettiset korrelaatiot eri ympäristöissä mitattujen painojen välillä olivat merkittävästi +1:tä pienempiä (taulukko 2), tarkoittaen että perheiden kokojärjestys oli erilainen merellä ja makeassa vedessä. Valintajalostusohjelmassa Tervossa kasvatetut yksilöt arvostellaan omien painohavaintojen (toisen ja kolmannen kasvukauden jälkeinen paino) sekä molemmilla meriasemilla mitattujen täys- ja puolisisarusten painojen perusteella (toisen kasvukauden jälkeinen paino). Valinnan perusteena käytettävä indeksi ottaa siten huomioon kalan kasvukyvyn sekä makeassa että merivedessä. Indeksien muoto on perusteltu, koska tavoitteena on lisätä kasvunopeutta sekä makeassa että merivedessä. Genotyypin ja ympäristön yhdysvaikutus estää tällaisen tavoitteen saavuttamisen vain jos geneettinen korrelaatio kahden ympäristön välillä on -1 (Falconer 1952, Via ja Lande 1985). Mitä lähempänä geneettinen korrelaatio on +1:stä sitä nopeammin jalostustavoite saavutetaan, joten havaitsemamme 0.29-0.57 suuruiset geneettiset korrelaatiot edesauttavat jalostustavoittemme saavuttamista.

Luonnon olosuhteissa mereen vaeltavien kirjolohipopulaatioiden poikaset viettävät ensimmäisen kasvukautensa makeassa vedessä. Tämän jälkeen suurin osa poikasista vaeltaa merelle, ja siirtyminen makeasta vedestä suolaiseen veteen vaatii suuria muutoksia poikasten fysiologiassa (esim. Handeland ym. 1998). Lisäksi lämpötilan vaihtelut ja kasvatusolosuhteet ovat erilaisia merellä ja Tervossa. Tervosta kirjolohet siirretään meriasemille ensimmäisen kasvukauden jälkeen, jossa ne kasvavat yhden kesän ajan. Merkitsevä genotyypin ja ympäristön yhdysvaikutus viittaa, että perheet eivät reagoi tähän muutokseen samalla tavalla. Myös muilla lohikaloilla on havaittu eroja eri perheiden tai eri populaatioiden kyvyssä kasvaa eri ympäristöissä (Kreeger 1995, Einum ja Fleming 1999).

4.2. Kalan koostumuksen genetiikka

Fileen värin, suolistorasvan määrän, fileen rasvapitoisuuden ja vatsalieberen rasvareunan massan periytymisasteet olivat melko korkeita ($h^2 = 0.11-0.28$), joka mahdollistaa näiden ominaisuuksien muutoksen joko suoraan valinnan avulla tai korreloituneiden vasteiden kautta (Falconer ja Mackay 1996, Lynch ja Walsh 1998). Sensijaan vatsalieberen rasvareunaprosentin ja fileen proteiini-, tuhka- ja vesipitoisuuden periytymisasteet olivat lähellä nollaa (taulukko 3). Fileen laadun periytymisasteiden onkin usein havaittu olevan pienempiä kuin kasvunopeuden periytymisasteet (Gjedrem 1983, Kinghorn 1983, Gjerde ja Gjedrem 1984, Gjedrem 1997). Suoraan rasvan määrään kohdistuvan valinnan lisäksi rasvan kertymistä kudoksiin ja niiden ympärille voisi vähentää parantamalla kalojen ravinnonkäytön tehokkuutta sitten, että ravinnosta saatu ylimääräinen energia muutettaisiin lihakseksi eikä rasvaksi. Valinnan lisäksi lihan väriä ja laatua on mahdollista parantaa muuttamalla esimerkiksi ravinnon astaksantiini- ja rasvapitoisuutta. Kirjolohi ei pysty itse syntetisoimaan lihan punaisuutta tuottavaa karotenoidia, vaan sitä on saatava ravinnosta (esim. Skrede ym. 1989). Toisaalta lihan rasvaisuuteen vaikuttaa ravinnon rasvapitoisuus (Reinitz 1983), joten ravinnon koostumusta muuttamalla on helppoa muuttaa lihan koostumusta.

Shearerin (1994) yhteenveto osoittaa, että kalojen koko ja koostumus ovat usein fenotyyppisesti yhteydessä toisiinsa ja hän ehdottaa, että jos näillä ominaisuuksilla on myös geneettinen yhteys voi kalan koostumuksessa oleva geneettinen vaihtelu olla suoraa seurausta koossa olevasta geneettisestä vaihtelusta. Fileiden rasva-, proteiini-, tuhka- ja vesipitoisuuden korjatut periytymisasteet, joista on poistettu painon ja fileen laatua kuvaavan muuttujan yhteinen geneettinen vaihtelu, olivat kuitenkin samansuuruisia kuin alkuperäiset korjaamattomat arvot. Tämä on suoraa seurasta siitä, että fileen laatu ja kalan koko olivat heikosti geneettisesti korreloituneita (taulukko 4), joten niillä ei ole juurikaan yhteistä geneettistä varianssia. Sensijaan vatsalieberen rasvareunan massan periytymisaste pieneni rajusti kun siitä poistettiin painon vaihtelusta johdettu geneettinen vaihtelu, ja siten kalan koossa oleva geneettinen vaihtelu heijastuu suoraan vatsalieberen rasvan massan vaihteluun.

Valintajalostustyö voi vaikuttaa myös muihin kuin jalostuksen kohteena oleviin ominaisuuksiin, jos ominaisuuksien välillä on positiivisia tai negatiivisia geneettisiä korrelaatioita (Falconer ja Mackay 1996, Lynch ja Walsh 1998). Geneettiset korrelaatiot kasvun ja fileen rasva-, proteiini-, tuhka- ja vesipitoisuuden välillä olivat heikkoja tai lähellä nollaa (taulukko 4). Tämä tärkeä havainto osoittaa, että kalan koko ja fileen laatu eivät ole geneettisesti toisiinsa liittyneitä. Ei siis ole todennäköistä, että fileen laadussa tapahtuu suuria geneettisiä muutoksia kirjolohen kasvunopeuden noustessa valintajalostuksen tuloksena. Myöskään Gjerden ja Schaefferin (1989) tutkimuksessa kirjolohen kasvu ei ollut geneettisesti yhteydessä lihan laatuun. Sen sijaan vatsalieberen ja suolistorasvan massa nousee valintaohjelman nostaessa kalojen kasvunopeutta, mutta vatsalieberen rasvan massan suhteellinen osuus koko ruumiin painosta ei kuitenkaan kasva. Koska kasvun ja kalan koostumuksen väliset geneettiset korrelaatiot

eivät ole epäedullisia, ei ole tarvetta lisätä lihan laatumuuttujia kalojen valinnassa käytettävään indeksiin.

Vaikka geneettiset korrelaatiot olivat heikkoja, fenotyypiset korrelaatiot kasvun ja fileen rasva- ja vesipitoisuuden välillä olivat kuitenkin melko korkeita (taulukko 4) ja ne osoittavat, että nopea kasvu on yhteydessä fileen korkeaan rasvapitoisuuteen ja matalaan vesipitoisuuteen, kuten moni fenotyypisellä tasolla tehty tutkimus on osoittanut (Shearer 1994). Geneettiset ja ympäristötekijät eivät välttämättä määrää kahden ominaisuuden välistä suhdetta samalla tavalla, ja siksi fenotyypiset ja geneettiset korrelaatiot eivät välttämättä ole edes samansuuntaisia (esim. taulukko 4 ja 5).

Fileen rasvapitoisuus ja rasvareunaprosentti korreloivat positiivisesti, mutta niiden geneettiset korrelaatiot suolistorasvan määrän kanssa olivat negatiivisia (taulukko 5). Nämä negatiiviset korrelaatiot tarkoittavat, että muuttujat eivät kuvanneet samaa ominaisuutta. Tässä ja muissa tutkimuksissa (Gjerde ja Schaeffer 1989) havaittu negatiivinen geneettinen korrelaatio fileen rasvapitoisuuden ja suolistorasvan määrän välillä tarkoittaa, että edullinen muutos yhdessä ominaisuudessa johtaa haitalliseen muutokseen toisessa ominaisuudessa. Fenotyypiset ja geneettiset korrelaatiot fileen vesi- ja rasvapitoisuuden välillä olivat hyvin voimakkaita ja negatiivisia. Toisin sanoen matala rasvapitoisuus, joka on fileen toivottu ominaisuus, oli fenotyypisesti ja geneettisesti yhteydessä korkeaan vesipitoisuuteen, joka tekee lihasta kimmotonta. Voimakkaat fenotyypiset ja geneettiset korrelaatiot tarkoittavat kuitenkin, että fileen vesipitoisuus kuvaa hyvin sen rasvapitoisuutta, joten vesipitoisuutta, joka on helppo mitata, voidaan helposti käyttää rasvapitoisuuden ennustamiseen ja jalostukseen ilman että rasvapitoisuutta tarvitsee mitata. Lisäksi fenotyypinen korrelaatio kuntokerroimen ja fileen rasvapitoisuuden välillä oli melko korkea ($r_p = 0.38$), joten fenotyypisellä tasolla kuntokerroin kuvasi fileen rasvaisuutta melko hyvin. Jotta kuntokerrointa voisi käyttää fileen laadun ennustamiseen valintajalostusta hyödyntävällä tavalla, tulisi myös geneettisen korrelaation olla korkea. Valitettavasti geneettinen korrelaatio kuntokerroimen ja rasvapitoisuuden välillä oli nolla ja muidenkin kalan koostumusta kuvaavien muuttujien välillä matala, joten kuntokerroin ei sovellu kalan koostumuksen ennustamiseen.

4.3. Sukupuolten väliset erot

Sukukypsät koiraat olivat suurempia kuin sukukypsät naaraat ja sukukypsymättömät yksilöt olivat kaikkein pienimpiä (kuva 1, taulukko 6). Luonnossa lohikalojen koiraat kilpailevat keskenään parittelumahdollisuuksista ja siksi luonnonvalinta suosii isoja koiraita. Naaraiden kokoon kohdistuva valinta on heikompi ja ne saavuttavat korkean kelpoisuuden sijoittamalla resursseja mädin tuotantoon. Näiden erilaisten valintapaineiden on oletettu johtaneen sukupuolten väliseen kokoeroon (Gross 1985, Fleming ja Gross 1994). Sukukypsymättömät yksilöt ovat pienimpiä, koska isot yksilöt sukukypsyvät aikaisemmin (Alm 1959, Gjerde 1986). Luonnossa esiintyy myös vaihtoehtoinen strategia: koiraat voivat sukukypsyä vuoden aikaisemmin kuin normaalisti. Nämä pienikokoiset koiraat (eng. jacks) eivät taistele isojen koiraiden kanssa vaan hedelmöittävät mätimunien vaivihkaa ja saavuttavat näin korkean kelpoisuuden (Gross 1985).

Koiraiden korkea vatsalieberen rasvareunan massa oli suoraa seurausta niiden suuresta koosta ja siksi rasvareunaprosentti ei poikennut sukupuolten välillä. Koiraiden fileiden vesipitoisuus oli korkeampi kuin naaraiden ja martojen, mutta toisaalta sekä fileiden rasvapitoisuus että suolistorasvan määrä oli pienin koirilla ja suurin marroilla (kuva 1). Tämä on yhtäpitävä sen havainnon kanssa, että vesi- ja rasvapitoisuus ovat negatiivisesti korreloituneita (Shearer 1994 ja meidän taulukko 5). Sukukypsien koiraiden ja naaraiden alhainen rasvamäärä voi johtua siitä, että ne ovat käyttäneet rasva-

varastonsa gonadien muodostamiseen (Aksnes ym. 1986, Shearer 1994). Shearer (1994) korosti lisäksi yhteenvedossaan, että kalojen koostumus voi poiketa pelkästään sen takia, että ne ovat erikokoisia. Kun pyöreää painoa käytettiin analyysissa kovariaattina, voimakkaat tilastolliset erot sukupuolten välillä fileen vesi- ja rasvapitoisuudessa hävisivät. On kuitenkin muistettava, että kuluttajan kannalta on merkityksetöntä mikä fileen suhteellinen koolla korjattu rasvapitoisuus on; tärkeää on fileen absoluuttinen pitoisuus.

Fileen väri, proteiini- ja tuhkapitoisuus eivät poikenneet sukupuolten välillä (kuva 1). Kuten Gjerde ja Gjedrem (1984) sekä Torrissen ja Nævdal (1984) emme mekään havainneet eroa fileen värissä sukupuolten välillä, mutta Gjerde (1989) taas havaitsi eroja. Erot tulosten välillä johtuvat luultavasti mittausajankohdasta. Kirjoloihen sukukypsyminen hidastaa kasvua, heikentää lihan laatua ja sen väriä. Sukukypsyminen etenee kuitenkin eri tahdissa koirailta ja naarailta, joten mittausajankohta vaikuttaa sukupuolten välillä havaitun eron suuruuteen (Love 1980, Aksnes ym. 1986, Gjerde 1989). Kalojen teurastus hyvissä ajoin ennen sukukypsyyttä varmistaakin, että kalamateriaali on tasa- ja hyvälaatuista. Vaikka koiraat kasvavat nopeammin kuin naaraat ja niiden lihassa on vähemmän rasvaa, kaupallisessa kasvatuksessa käytetään yleisesti täysnaarasparvia. Koiraista monet sukukypsyvät jo toisena vuotenaan kun taas naaraat sukukypsyvät kolmantena vuonna tai myöhemmin ja siksi naaraista saadaan hyvälaatuista lihaa pidemmän aikaa. Naaraista saadaan myös arvokasta mätiä.

5. Johtopäätökset

Analyysimme osoittaa, että kasvussa ja monissa kalan koostumusta kuvaavissa ominaisuuksissa on additiivista geneettistä vaihtelua, joka mahdollistaa ominaisuuksien muuttamisen valinnan avulla. Lisäksi kirjolohen kasvussa on vain heikko genotyypin ja ympäristön yhdysvaikutus, mikä helpottaa kehittämään kantaa, joka kasvaa yhä paremmin sekä makeassa että merivedessä. Tutkimme myös johtaako kasvunopeuteen kohdistuva valinta korreloituneisiin geneettisiin muutoksiin lihan laadussa ja teurasominaisuuksissa. Fileen vesi-, proteiini-, tuhka- ja rasvapitoisuus sekä fileen väri eivät tulle muuttumaan valintajalostuksen nostaessa kalojen kasvunopeutta. Sen sijaan rasvareunan ja suolistorasvan massa tulee nousemaan kasvunopeuteen kohdistuvan valinnan seurauksena. Kaiken kaikkiaan mitattujen ominaisuuksien geneettinen rakenne mahdollistaa tehokkaan valintajalostusohjelman toteuttamisen.

Kiitokset

Tervon, Veksalan ja Rymättylän kalanviljelylaitoksien henkilökunta huolehti valintajalostusohjelman kaloista. Laukaan ja Enonkosken asemien henkilökunta analysoi filenäytteet. Suuri kiitos kaikille.

Kirjallisuus

- Alm, G. 1959. Connection between maturity, size and age in fishes. Rep. Inst. Fresh. Res., Drottningholm, 40, 5-145.
- Aksnes, A., Gjerde, B. & Roald, S. O. 1986. Biological, chemical and organoleptic changes during maturation of farmed Atlantic salmon, *Salmo salar*. Aquaculture 53: 7-20.
- de Jong, G. 1990. Quantitative genetics of reaction norms. J. Evol. Biol. 3: 447-468.
- Einum, S. & Fleming, I. A. 1999. Maternal effects of egg size in brown trout (*Salmo trutta*): norms of reaction to environmental quality. Proc. Royal Soc. London B 266: 2095-2100.
- Elvingson, P. & Johansson, K. 1993. Genetic and environmental components of variation in body traits of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) in relation to age. Aquaculture 118: 191-204.
- Falconer, D. S. 1952. The problem of environment and selection. Am. Nat. 86: 293-298.
- Falconer, D. S. & Mackay, T. F. C. 1996. Introduction to quantitative genetics. 4th ed. Longman Group Ltd, Essex.
- Fisher, R. A. 1930. The genetical theory of natural selection. Clarendon Press, Oxford.
- Fleming, I. A. & Gross, M. R. 1994. Breeding competition in a Pacific salmon (Coho: *Oncorhynchus kisutch*). Measures of natural and sexual selection. Evolution 48: 637-657.
- Gjedrem, T. 1983. Genetic variation in quantitative traits and selective breeding in fish and shellfish. Aquaculture 33: 51-72.
- Gjedrem, T. 1997. Flesh quality improvement in fish through breeding. Aquacult. Int. 5: 197-206.
- Gjedrem, T. 1998. Developments in fish breeding and genetics. Acta Agric. Scand., Sect. A, Animal Sci. 28: 19-26.
- Gjerde, B. 1986. Growth and reproduction in fish and shellfish. Aquaculture 57: 37-55.
- Gjerde, B. 1989. Body traits in rainbow trout. I. Phenotypic means and standard deviations and sex effects. Aquaculture 80: 7-24.
- Gjerde, B. & Gjedrem, T. 1984. Estimates of phenotypic and genetic parameters for carcass traits in Atlantic salmon and rainbow trout. Aquaculture 36: 97-110.
- Gjerde, B. & Schaeffer, L. R. 1989. Body traits in rainbow trout. II. Estimates of heritabilities and of phenotypic and genetic correlations. Aquaculture 80: 25-44.
- Gross, M. R. 1985. Disruptive selection for alternative life histories in salmon. Nature 313: 47-48.
- Handeland, S. O., Berge, A., Bjornsson, B. T. & Stefansson, S. O. 1998. Effects of temperature and salinity on osmoregulation and growth of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) smolts of seawater. Aquaculture 168: 289-302.
- Heath, D. D., Fox, C. W. & Heath, J. W. 1999. Maternal effects on offspring size: variation through early development of chinook salmon. Evolution 53: 1605-1611.

- Houle, D. 1992. Comparing evolvability and variability of quantitative traits. *Genetics* 130: 195-204.
- Jensen, J. & Madsen, P. 1994. A user's guide to DMU. A package for analyzing multivariate mixed models. National Institute of Animal Science, Research Center Foulum, Denmark.
- Jensen, J., Mäntysaari, E., Madsen, P. & Thompson, R. 1996. Residual maximum likelihood estimation of (co)variance components in multivariate mixed linear models using average information. *J. Ind. Soc. Ag. Statistics* 49: 215-236.
- Juga, J., Maijala, K., Mäki-Tanila, A., Mäntysaari, E., Ojala, M. & Syväjärvi, J. 1999. Kotieläinjalostus. Suomen Kotieläinjalostusosuuskunta, Jyväskylä.
- Kinghorn, B. P. 1983. A review of quantitative genetics in fish breeding. *Aquaculture* 31: 283-304.
- Kreeger, K. Y. 1995. Differences in the onset of salinity tolerance between juvenile chinook salmon from two coastal Oregon river systems. *Can. J. Fish. Aqua. Sci.* 52: 623-630.
- Love, R. M. 1980. The chemical biology of fishes. Vol. 2. Academic Press, London.
- Lynch, M. & Walsh, B. 1998. Genetics and analysis of quantitative traits. Sinauer Associates, Inc., Sunderland.
- Reinitz, G. 1983. Relative effect of age, diet, and feeding rate on the body composition of young rainbow trout (*Salmo gairdneri*). *Aquaculture* 35: 19-27.
- Roff, D. A. 1997. Evolutionary quantitative genetics. Chapman & Hall, New York.
- Roff, D. A. & Mousseau, T. A. 1999. Does natural selection alter genetic architecture? An evaluation of quantitative genetic variation among populations of *Allonemobius socius* and *A. fasciatus*. *J. Evol. Biol.* 12: 361-369.
- Rye, M. & Gjerde, B. 1996. Phenotypic and genetic parameters of composition traits and flesh colour in Atlantic salmon. *Aquacult. Res.* 27: 121-133.
- SAS Institute. 1990. SAS / STAT user's guide. 4th ed. Vers. 6. SAS Institute Inc, Cary, NC.
- Shearer, K. D. 1994. Factors affecting the proximate composition of cultured fishes with emphasis on salmonids. *Aquaculture* 119: 63-88.
- Siitonen, L. & Rissanen, I. 1992. Kirjoloheen valintaohjelma käynnistynyt. Suomen Kalankasvattaja 5/92: 47-49.
- Skrede, G., Storebakken, T. & Naes, T. 1989. Color evaluation in raw, baked and smoked flesh of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) fed astaxanthin or canthaxanthin. *J. Food Sci.* 55: 1574-1578.
- Stearns, S., de Jong, G. & Newman, B. 1991. The effects of phenotypic plasticity on genetic correlations. *Trends Evol. Ecol.* 6: 122-126.
- Torrissen, O. J. & Nævdal, G. 1984. Pigmentation in salmonids - genetical variation in carotenoid deposition in rainbow trout. *Aquaculture* 38: 59-66.
- Via, S. & Lande, R. 1985. Genotype-environment interaction and the evolution of phenotypic plasticity. *Evolution* 39: 505-522.
- Villanueva, B., Woolliams, J. A. & Gjerde, B. 1996. Optimum designs for breeding programmes under mass selection with an application in fish breeding. *Anim. Sci.* 63: 563-576.
- Zar, J. H. 1984. Biostatistical analysis. 2nd ed. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, New York.