

TARTU ÜLIKOOL
EESTI MEREINSTITUUT JA
ÖKOLOOGIA JA MAATEADUSTE INSTITUUT
ZOOLOOGIA OSAKOND
LOODUSRESSURSSIDE ÕPPETOOL

Anett Reilent

Anadroomse ja magevee haugi (*Esox lucius*) marjaparameetrite võrdlus

Magistritöö

Juhendaja: Roland Svirgsden

Tartu 2016

Infoleht

Käesoleva töö eesmärgiks oli välja selgitada kas anadroomse haugi (elab meres, koeb magevees) sigimisbioloogias on toimunud muutusi võrreldes magevee paikse haugiga. Reeglina on looduses vanema poolt kasutatav ressurs piiratud, mistõttu esineb organismidel lõivsuhe muna suuruse ja viljakuse vahel. Muna kvaliteeti hinnatakse sageli selle suuruse ja energiasisalduse kaudu, mis võivad oluliselt mõjutada järglase omadusi ja seeläbi ellu jäävust. Anadroomsetel kaladel eeldati olevat suurem mari, mis on tingitud mereliste toitumisalade suurusest ja toidu rikkusest võrreldes siseveekogudega ning magevee sigimispaikade limiteeritusest. Uurimuses ei tuvastatud muna suuruses liigisisest erinevust anadroosmete ja paiksete populatsioonide vahel. Leiti erinevusi kudepaikade vahel, kuid mitte süstemaatilist erinevust elukäikude vahel. Ka energia sisalduses ei tuvastatud kohtade vahel statistiliselt olulisi erinevusi. Küll aga leiti emaskala suurusel olevat mõju marja suurusele anadroomsetes populatsioonides, kuid mitte magevee omades.

Märksõnad: muna parameetrid; marja suurus; sigimisbioloogia; haug (*Esox lucius*); anadroomsus; ema mõju

The aim of the current study was to investigate if there are differences in reproductive biology between anadromous (lives in the sea, spawns in freshwater) and freshwater pike. Due to limited resources in nature the mother have a trade-off between egg size and fecundity. Egg size and energy content are often used as the good indicators of egg quality. These features may have strong effect on offspring fitness and survival. The freshwater spawning habitats are limited and because of relatively higher food supply and larger feeding areas in brackish environments than in freshwater, we assumed anadromous fish to have bigger eggs. In this study we did not found differences in egg sizes among anadromous and resident fresh water pike populations. There were differences between spawning habitats, but not between the life-histories. Also, there were no statistically significant differences in energy content among sites. But we did found that mother length had an important effect on egg size in anadromous pike, where larger females produced bigger eggs. This relationship was not evident in freshwater populations.

Keywords: egg characteristics; egg size; reproductive biology; pike (*Esox lucius*); anadromy; mother effect

Sisukord

Sissejuhatus	4
1. Kirjanduse ülevaade	6
1.1 Muna kvaliteet ja seda mõjutavad tegurid	6
1.1.1 Muna kvaliteet	6
1.1.2 Abiootilised tegurid	8
1.1.3 Biootilised tegurid	10
1.2 Haugi bioloogia	14
2. Materjal ja meetodika	17
2.1 Uurimisalad	17
2.2 Bioloogilised andmed	20
3. Tulemused	22
4. Arutelu	26
Kokkuvõte	32
Summary	34
Tänuavaldused	36
Kasutatud kirjandus	37
Lisad	47

Sissejuhatus

Organismidel, sealhulgas kaladel, esineb lõivsuhe marja hulga ja suuruse vahel, seda eeldusel, et vanemorganismi poolt kasutatav ressurss on piiratud (Kolm jt. 2006; Smith ja Fretwell 1974). Järglase kohasus sõltub konkreetsetes elupaigas valitsevatest keskkonnatingimustest. Emaskala optimeerib energia jaotust ühe järglase ja järglaste kogu arvu vahel, püüdes saavutada olukorda, kus ta suudab eluea jooksul anda võimalikult palju eluvõimelisi järglasi, kes saavutavad suguküpsuse (Elgar 1990; Kume 2011; Marshall jt. 2010).

Kalapopulatsioonid, nii asustatud kui looduslikud, sõltuvad kvaliteetse marja kudemisest. Marja kvaliteeti iseloomustavad omadused nagu muna suurus ja energiasisaldus. Marja omadusi mõjutavad nii abiootilised (nt soolsus ja temperatuur) kui ka biootilised tegurid (nt kisklus ja konkurents), mis määravad muna morfoloogia ja energeetilised omadused, mis omakorda kooruva vastse kvaliteedi (Brooks jt. 1997). Kudealade erinevustest võivad tuleneda ka marja omaduste muutused ja seeläbi vastsete suurem või väiksem kohasus konkreetsele keskkonnale (Nilsson jt. 2014; Berggren 2016). Energia olemasolust, keskkonnast ja elukäigust sõltub, kui suured ja energiarikkad munad on konkreetsetes kudepaigas optimaalsed ning kas emal tasuks kudedada kindla suurusega marjateri või panustada rohkem marjakogumi terade varieeruvusse (Einum ja Fleming 2004).

Erinevatel elukäikudel võib olla suur mõju muna parameetritele. Kui kalaliigil esineb nii paikseid kui ka rändavaid vorme, siis anadroomsetel (elavad meres, aga sigivad magevees) isenditel eeldatakse olevat suurem mari, mis on tingitud mereliste toitumisalade suurusest ja rikkusest võrreldes siseveekogudega ning sigimispaike limiteeritusest (Bohlin jt. 2001; Quinn jt. 2015). Suurusest tulenevalt on anadroomsetel kaladel, kes on reeglina paiksetest kaladest suuremad, ka kõrgem viljakus, sest suurtel emaskaladel on rohkem energiat, mida suunata marja produktsiooni ning suurem ovaarium võimaldab suuremate ja rohkemate munade produtseerimist (Klemetsen jt. 2003).

Uurimisobjektiks valiti haug (*Esox lucius*), kes on fakultatiivselt anadroomne ehk liigil võivad esineda nii anadroomsed kui ka ainult mage- või riimvees elavad vormid (Westin ja Limburg 2002). Haug on paljudes piirkondades oluline tööstus- ja harrastuspüügi objekt (Lehtonen jt. 2009) ning tähtis toiduahela lõpplüli, olles veekogude tippkiskja (Craig 1996). Olenemata

haugi suurest tähtsusest ja suhteliselt suurtest teadmistest tema üldbioloogiast, on sigimisbioloogia kohta teadmised kesised ning seda eriti just erinevate elukäikude vahel. Seetõttu uuriti käesolevas töös, kas anadroomsel haugil on toimunud sigimisbioloogias muutuseid võrreldes magevee haugiga. Püstitati hüpotees, et magevee haugi mari on mõõtnemelt ja energia näitajalt väiksem kui androomse haugi mari. Eelnevalt on teada vaid üksikuid uurimusi fakultatiivselt anadroomsete liikidega, kus on uuritud muna suuruse varieeruvust erinevate elukäikude vahel.

1. Kirjanduse ülevaade

1.1 Muna kvaliteet ja seda mõjutavad tegurid

1.1.1 Muna kvaliteet

Muna kvaliteeti hinnatakse sageli selle suuruse ja energiasalduse kaudu, mis võivad oluliselt mõjutada nii viljastumist kui embrüote ja vastsete elujäämist, suurust koorumisel, kasvukiirust ja vastupidavust näljale (Johnston 1997; Berkeley jt. 2004; Carter jt. 2015). Keskkonna tingimustest sõltub optimaalse muna suurus (Marshall jt. 2010). Suurtes marjaterades arenevad embrüod kasutavad muna varuainetest saadavat energiat eelkõige somaatiliseks kasvuks, mistõttu kooruvad suurematest munadest suuremad vastsed. Väiksemad embrüod väiksemates munades suunavad varuainetest saadava energia pigem luustiku arenguks (Bownds jt. 2010; Leblanc jt. 2014). Suurematest munadest koorunud pikemad vastsed on tänu suuremale rebukotile vastupidavamad näljale (Johnston 1997; Gagliano ja McCormick 2007), neil on parem ujumiskiirus põgenemisel ja saagi püüdmisel (Ojanguren jt. 1996). Kuna sensorsete süsteemide peamine areng toimub kala varases elujärgus ja nägemisteravus kasvab kala suurusega, siis kiskja ja saagi tajumises on taas eelis suurematel vastsetel (Ojanguren jt. 1996). Tänu suuremale kasvukiirusele mõjub kisklussurve neile lühemat aega, sest kasvatakse oma kiskjatest kiiremini üle (Ojanguren jt. 1996; Segers ja Taborsky 2012). Samas jällegi usutakse, et kisklus marjale on nõrgem väikeste terade puhul, sest vastsed kooruvad väikestest munadest varem kui suurtest ja mari on seega kiskjatele lühemat aega eksponeeritud (Brooks jt. 1997). Teised teadlased on seevastu leidnud, et marja suurusel ei ole seost koorumisajaga. Arktika paalia (*Salvelinus alpinus*) vastsete koorumisaeg sõltus hoopiski konkreetse emaskala geneetilisest efektist (Leblanc jt. 2014). Suurtest munadest kooruvatel suurematel vastsetel on küll palju positiivseid omadusi, kuid suure muna kasu ei ole alati triviaalne tulemus. Lõhele (*Salmo salar*) iseloomulik suur marjatera ei oleks näiteks kasulik kõrgemate vee temperatuuridega aastatel, sest väiksed munad on parema difusiooni tõttu hapnikuvaesemas keskkonnas vastupidavamad (Regnier jt. 2013).

Muna suuruste erinevused liikide vahel määravad ökosüsteemsed, evolutsioonilised ja käitumuslikud eripärad. Tavaliselt koevad suuri mune liigid, kes sigivad külmas vees või kelle inkubatsiooniaeg on pikk, näiteks selts lõhelised (*Salmoniformes*). Vastavalt suuremate munade rohkemale varuainete sisaldusele on need munad külmemas keskkonnas

kvaliteetsemad, sest nendes on vastsete arenguks rohkem energiat (Kamler 2005; Berkeley jt. 2004; Bownds jt. 2010; Carter jt. 2015). Kuivmass viitab otseselt marjatera toitainete massile (Murry jt. 2008) ning muna kuivaine kalorsus on eriti suur liikidel, kelle järglased sooritavad väga pikki rändeid nagu näiteks angerjas (*Anguilla anguilla*). Muna suurus sõltub ka substraadist (või selle puudumisest) ja veetüübist, kuhu mari koetakse. Pelaagiline (ujuv) mari on tavaliselt demersaalsest (langeb põhja) väiksem ja iseloomulik merekaladele (Kamler 2005). Ühtlasi on täheldatud, et pelaagilist marja kudeva tursa (*Gadus morhua*) riimvees koetud munad on suuremad merevees koetud munadest (Vallin ja Nissling 2000). Marja ujuvuse tagab veerohkus ja suur õlikeha marjas, mis omakorda suurendab marja üldiseid mõõtmeid, vähendab eritihedust ja tagab marjatera neutraalse ujuvuse veesamba ülemistes kihtides, kus on rohkem hapnikku (Vallin ja Nissling 2000; Carter jt. 2015). Võrreldes demersaalse marja suurus riim- ja magevee vahel leiti, et mageveest pärit kiisk (*Gymnocephalus cernua*) kudes väiksemat ja kergemat marja kui riimveest pärit kalad (Albert jt. 2006; Svirgsden jt. 2015). Riimvees on munad suuremad ja raskemad, sest nad sisaldavad rohkem nii vett kui kuivainet (Svirgsden jt. 2015).

Arvatakse, et kalaliikidel on välja kujunenud optimaalne muna suurus (Einum ja Fleming 2000; Feiner jt. 2016), mille varieerumine sõltub keskkonnast, liigist, vanusest, ema fenotüübist ning õvede vahelisest konkurentsist (Kamler 2005; Marshall jt. 2010). Optimaalne muna suurus väheneb keskkonna kvaliteedi tõusuga, sest soodsas keskkonnas jäävad ellu ka väikesed järglased (Einum ja Fleming 1999; Jones jt. 2014). Tulenevalt marja suuruse ja viljakuse vahelisest lõivsuhtest on soodsates keskkondades emaskaladel optimaalne kudea palju väikest marja, sest sellistes keskkondades pole suurtel järglastel märgatavat eelist väiksemate ees (Hutchings 1991; Segers ja Taborsky 2011). Lõheliste puhul on leitud, et marja suuruse variatsioon väheneb kui keskmine marja diameeter suureneb ning see sõltub ema poolsest keskkonna ette ennustatavusest (Koops jt. 2003; Gregersen jt. 2009). Samas kiisal ei esinenud olulisi korrelatsioone ÕSVi (õvede suuruse variatsioon, ingl *sibling size variation*) ja mõõdetud marja karakteristikute vahel (Svirgsden jt. 2015). Sellest järelduvalt on ÕSV tõenäoliselt liigispetsiifiline. Optimaalne muna suurus populatsioonis erineb väga vähe liigi keskmisest väärtusest (Einum ja Fleming 2000) ning populatsioonide sees kui ka vahel on ühel liigil muna suuruse varieeruvus väike (Lagomarsino jt. 1988; Feiner jt. 2016).

1.1.2 Abiootilised tegurid

Kalapopulatsiooni gameetide kvaliteet võib olla äärmiselt varieeruv, sest kvaliteeti mõjutavaid tegureid on palju. Keskkonna tingimused nagu soolsus, temperatuur ja kemikaalide sisaldus vees määrab suures osas muna kvaliteedi ja seeläbi järglaste ellujäävuse (Brooks jt. 1997; Bownds jt. 2010; Jørgensen jt. 2010). Enamiku liikide puhul sõltub soolsusest muna ujuvus, viljastumine, inkubatsioon, rebukoti imendumine (ingl *yolk sac resorption*), varane embrüogenees ja vastsete kasv (Hart ja Purser 1995; Bœuf ja Payan 2001; Engström-Öst jt. 2005). Mitme liigi nagu näiteks täpilise varjukala (*Cynoscion nebulosus*) ja Läänemere tursa puhul on leitud, et soolsuse vähenemine keskkonnas toob kaasa muna suuruse kasvu ja eritiheduse vähenemise, et suurendada marja ujuvust, mille läbi jääb mari hõljuma kõrgematesse veekihtidesse, kus on rohkem marja arenguks vajalikku hapnikku (Vallin ja Nissling 2000; Kucera jt. 2002). Kohanemine soolsusega võib viia isegi kuni alamliikide tekkeni, sest kõrgema soolsusega kohanenud isendite marjakogumist suudab madalatel soolsustel saavutada ujuvuse vaid väga väikene osa kui üldse, mistõttu ei suuda soolasemale keskkonnale adapteerunud isendid edukalt sigida madalamal soolsusel ja vastupidi (Kucera jt. 2002).

Nii kudemis- kui inkubatsiooniperioodil on lisaks soolsusele väga olulisteks muna kvaliteedi mõjutajateks vee temperatuur ja keskkonnakemikaalid. Keskkonnakemikaalid akumulatsioonid munadesse või satuvad järglasesse läbi ema tsütoplasma, suurendades vastsete suremust ja väärarengute esinemist (Brooks jt. 1997; Kamler 2005; Green 2008). Muna biokeemiline koostis (peamiselt rasvhapped) kui oluline järglase kvaliteedi määraja, sõltub muutustest keskkonna temperatuuris (Feiner jt. 2016). Lisaks võib sõltuvalt liigist esineda temperatuuril tugev mõju muna suurusele, mis omakorda mõjutab kooruva vastse pikkust (Bownds jt. 2010). Isegi ühe isendi kurnasisene marja mõõtmete varieeruvus võib olla suuresti temperatuuridest mõjutatud. Kõrgemad temperatuurid võivad tuua kaasa muna suuruse varieeruvuse kasvu (Feiner jt. 2016). Sõltuvalt liigist võivad nii kõrged kui ka madalad temperatuurid omada negatiivset mõju muna kvaliteedile (Bobe ja Labbe 2010). Stabiilsete veetemperatuuride korral on munade elujõulisus oluliselt suurem kui muutuvate temperatuuride puhul (Brown jt. 2006). Tavapärasest soojemad temperatuurid põhjustasid lõivsuhte perekond heeringa (*Clupea sp.*) muna diameetri ja arvu vahel ehk kõrgematel temperatuuridel koeti arvuliselt rohkem, aga väiksemaid mune, selleks et maksimeerida ellujäämist metamorfoosini (Tanasichuk ja Ware 1987). Kõige suurem keta (*Oncorhynchus*

keta) vastsete koorumismäär leiti olevat keskmiste inkubatsioonitemperatuuride juures ning ekstreemsete temperatuuride korral oli väiksemate emaskalade väikeste munade ellujäävus kõrgem suuremate kalade suurematest munadest (Beacham ja Murray 1985). Meriforelli (*Salmo trutta*) puhul on leitud väikestel munadel kõrgemate vee temperatuuride korral parem ellujäävus kui suurtel, sest väikesed munad arvatakse olevat parema difusiooni tõttu hapnikuvaesemas keskkonnas vastupidavamad (Regnier jt. 2013). Samas muutub vähese hapnikuga keskkonnas eriti oluliseks just varuainete hulk, mida on jällegi suuremal munal rohkem (Kamler 2005) ning leidub uuringuid lõhest, kus tulemus on saadud vastupidine ehk vähendatud hapnikuga keskkonnas oli väikestel munadel märkimisväärselt madalam ellujäävus kui suurtel (Einum jt. 2002). Sebrakala (*Danio rerio*) puhul on näidatud, et kõrgemate temperatuuride korral (reeglina ka vähem hapnikku) on suurte munade viljastumistõenäosus madalam kui väiksemate oma (Bownds jt. 2010). Lisaks arvatakse kurnasisene muna suuruse varieeruvus olevat suurem kõrgematel temperatuuridel, sest kiirem ainevahetus võib põhjustada gonaadis ebaühtlasema energiapaigutuse arenevate ootsüütide vahel (Feiner jt. 2016). Võib öelda, et temperatuuri ja hapniku mõju eri suuruses marja viljastumisele ja elumusele on oluliselt mõjutatud konkreetse liigi bioloogiast. Keskkonna stabiilsus ja produktiivsus mõjutavad marjatera suurust ning üldiselt eksisteerib negatiivne seos marjatera suuruse ja keskkonna häiringute sageduse vahel (Jones jt. 2014). Ressursirikkas keskkonnas vähenevad suure vastse kasud väiksema ees ja ema kohasus kasvab produtseerides palju väikeseid mune. Samas stabiilsele keskkonnale on iseloomulik kõrgem konkurents, mistõttu on eelistatud suuremad marjaterad, sest neist kooruvad suured vastsed, kellel on suurem kasvu- ja ujumiskiirus ning parem näljataluvus (Hutchings 1991; Einum ja Fleming 1999). Näiteks lõhed, kes kooruvad toiteainetevaesemas keskkonnas (ojad, jõed) ja rändavad seetõttu kasvamiseks toitelisemasse keskkonda (meri, ookean), koevad suuri mune. Suurem energiavaru munas on eelisjärjekorras suunatud somaatilisele kasvule (Bownds jt. 2010; Heinimaa ja Heinimaa 2004), mistõttu saavutatakse kiiremini kriitiline pikkus merre tagasi laskumiseks.

1.1.3 Biotilised tegurid

Lisaks abiootilistele teguritele on oluliseks muna kvaliteedi mõjutajateks ka biotilised tegurid. Üheks neist muna omaduste mõjutajaks on kisklus. Ogalike (*Gasterosteus aculeatus*) ja sugukonna kirevahvenlaste (*Cichlidae sp.*) puhul on tõdetud, et keskkonnas, kus esinevad kiskjad, koevad emased sõltumata oma pikkusest suuremat marja (Giesing jt. 2011; Segers ja Taborsky 2012). Ka konkurents võib mõjutada muna parameetreid. Suurtest munadest kooruvatel suurematel vastsetel on suurem kasvukiirus ja seeläbi parem konkurentsivõime toiduressursside pärast (Einum ja Fleming 1999). Neil on täheldatud parem ellujäävus ja liikumiskiirus võrreldes järglastega väiksematest munadest (Hutchings 1991). Väikesest või suurest munast kooruvate õvede suuruste erinevus säilib mõnda aega ajas, andes seega suurematele pikemaajalise konkurentsieelise väiksemate ees (Einum ja Fleming 1999). Ka liigisisene konkurents mõjutab optimaalset järglase suurust. Kui konkurents on nõrk, siis järglase suurusel on väike mõju järglase kohasusele ja seetõttu tõuseb sellises keskkonnas emaskala viljakus (seeläbi ka kohasus) andes väiksemaid järglasi (Hutchings 1991; Einum ja Fleming 1999; Marshall jt. 2010), sest sellises keskkonnas on ka väiksematel järglastel kõrge ellujäävus. Muna diameetri kasvu põhjuseks stressirohkes keskkonnas (kisklus, konkurents) võib olla kõrgem stressihormooni ehk kortisooli tase, mis mõjutab embrüo elumust, kasvu, arengut ja vastse käitumist (Eriksen jt. 2006; Giesing jt. 2011). Teiseks biotiliseks faktoriks on toidus leiduvad olulised proteiinid, rasvad, süsivesikud ja vitamiinid (Kamler 2005). Näiteks vitamiin C esinemine toidus suurendas piimkala (*Chanos chanos*) munade viljastumist ja koorumise määra (Emata jt. 2000). Konkreetsete toidukomponentide mõju paljunemisedukusele (ingl *reproductive performance*) võib olla liigi spetsiifiline (Bobe ja Labbe 2010).

Suurimaks otseseks biotiliseks faktoriks võib lugeda ema mõju (ingl *maternal effect*) (Brooks jt. 1997, Kamler 2005). Isa mõju muna kvaliteedile arvatakse olevat ainult läbi geenide, mis mõjutavad koos ema pärilikkusainega embrüo elumust ja seeläbi muna kvaliteeti, kuid mitte otseselt muna morfoloogiat (Kamler 2005). Ema mõju kohta leidub uuringuid, kus selle olulisus avaldub nii munale kui ka kõikidele järglase tunnustele, mida uuriti nagu näiteks koorumisaeg, pikkus, rebukoti suurus ja kasvukiirus (Leblanc jt. 2014). Muna suurus, kuivmass ja energia sisaldus sõltuvad emaskala suurusest ja/või vanusest liigiti erinevalt (Johnston 1997; Berkeley jt. 2004). Erinevused võivad esineda isegi populatsiooni siseselt (Johnston 1997). Suhtelist kehasuurust arvestatakse mõjusa faktorina kalade sigimisbioloogias juba pikka aega, kuid ema vanuse kaasamine on hilisem nähtus (Berkeley

jt. 2004, Kamler 2005, Kotakorpi jt. 2013). Reeglina, kuid mitte üldkehtivalt, panustavad kõige rohkem energiat muna keemilisse koostisesse (proteiinid, lipiidid) ehk kuivainesse keskmises vanuses emaskalad, sest neil on oma suuruse ja vanuse kohta enim energiavarusid (Kamler 2005). Näiteks ühes uuringus haugiga leiti, et emase vanus ei ole lineaarses positiivses seoses marjamassiga, nimelt vanimad ja suurimad emaskalad kudesid väiksemat marja kui keskmises vanuses kalad (Kotakorpi jt. 2013). Samas leidub siiski näiteid, kus vanade ning ka ühtlasi pikkade emaskalade vastsed on populatsioonis kõrgeima kvaliteediga. Näiteks musta meriahvena (*Sebastes melanops*) (Berkeley jt. 2004) ja heleuim-koha (*Sander vitreus*) (Johnston 1997) puhul on leitud kõige suurem varuainete kontsentratsioon siiski vanimate kalade munades. Suuremates munades leiduv varuainete rohkus kompenseerib näiteks järglastele avalduva nälgimisohu ja vähendab kisklusohtu. Kaladel esineb peamiselt suurusest sõltuv kisklus, mistõttu suurem kasvukiirus tagab kiskjatest kiirema üle kasvamise (Kamler 2005). Samas ei ole sageli kogu muna suuruse ja energia sisalduse varieeruvus seletatav ema vanuse või suurusega, vaid võib osaliselt sõltuda ka emaskala konditsioonist ja geneetilisest variatsioonist. Heleuim-koha vastsete koorumine oli positiivselt seotud ema vanusega, kuid muna elumus varieerus nii ema suuruse kui vanuse suhtes ning kooskõlas nende varasemate uuringute tulemustega, ei leitud muna suurusel olulist rolli muna elumusele. Seega kvaliteetne muna võib varieeruda muutustega kalapopulatsiooni suuruses või vanuselises struktuuris (Johnston 1997).

Arvatavasti on vanuse mõju muna kvaliteedile liigispetsiifiline sõltudes emaskala vanusepikkuse ja vanuse-massi suhtest konkreetsel liigil. Emaskala pikkust ja massi loetakse emaskala viljakuse ja muna kvaliteedi hindamisel paremaks indikaatoriks kui vanust (Johnston 1997; Carter jt. 2015). Ema vanus ei tarvitse alati ema pikkusega positiivselt korreleeruda (Berkeley jt. 2004). Keskkonnast ja liigist tulenevalt võib emaskala panustada pigem paljunemisesse kui kasvu. Seeläbi suurendatakse investeeringut ühte põlvkonda (Marshall ja Uller 2007), mis võib tekitada olukorra, kus lühematel emaskaladel on suuremad munad kui pikematel liigikaaslastel. Suur muna ei tähenda tingimata suurt emaskala (Kamler 2005; Albert jt. 2006). Kui näiteks tursa puhul on leitud tugev positiivne seos ema pikkuse ja muna diameetri vahel (Vallin ja Nissling 2000), siis heleuim-koha puhul leiti tugev positiivne seos muna diameetri ja vanemkala pikkuse vahel ainult ühes osapopulatsioonis, samas kui mitmes teises osapopulatsioonis seos ilmsiks ei tulnud (Johnston 1997). Teine näide, kus ema suurus korreleerus positiivselt muna suurusega ainult osades populatsioonides on kiisk. Nimelt kiisa riimvee populatsiooni puhul korreleerus ema ja muna suurus positiivselt, samas

kui magevee populatsioonides ei olnud seos ühene ehk korreleerus ainult esimeses marjaportsjonis (Svirgsden jt. 2015).

Ema vanuse ja pikkuse mõjud võivad olla teineteisest sõltumatud (Marshall jt. 2010). Musta meriahvena puhul on leitud, et vastsete kvaliteet paraneb ema vanusega, kuid tõenäoliselt teistel põhjustel, kui lihtsalt seetõttu, et vanemad kalad on reeglina ka suuremad (Berkeley jt. 2004). Kala liigist ja vanusest sõltuvalt varieerub muna valgu- ja õlisisaldus, mis määrab suurema osa muna kuivmassist ja kalorsusest. Õlikeha/varuainete rohkus omab tõenäoliselt väga olulist rolli vastse omadustes, kvaliteedis ja ellujäämises (Brooks jt. 1997; Johnston 1997; Kamler 2005; Gagliano ja McCormick 2007; Murry jt. 2008; Carter jt. 2015). Sellest tulenevalt esineb ka positiivne seos nii marja kui ka vastse elujõulisuse ja suuruse vahel (Vallin ja Nissling 2000; Heinimaa ja Heinimaa 2004). Suurematel emaskaladel on võimalus toota läbimõeldult suhteliselt suuremaid mune, kuhu mahub rohkem lipiide (Heinimaa ja Heinimaa 2004; Carter jt. 2015). Seetõttu on muna kuivmass reeglina positiivses seoses ema pikkuse (Ojanguren jt. 1996; Johnston 1997; Heinimaa ja Heinimaa 2004; Bownds jt. 2010) ja vanusega (Berkeley jt. 2004; Johnston 1997), kuid leidub ka vastupidiseid näiteid (Lagomarsino jt. 1988; Chambers jt. 1989; Murry jt. 2008; Carter jt. 2015).

Peale pikkuse võib oluliseks mõjutajaks osutada ka emaskala konditsioon ning toitumus (Johnston 1997; Murry jt. 2008). Emaskala konditsioonil on reeglina positiivne seos marjatera suuruse ja kuivmassiga nii mage- kui merevees (Ojanguren jt. 1996; Kamler 2005; Donelson jt. 2009; Carter jt. 2015), kuid see seos ei ole universaalne (Johnston 1997; Vallin ja Nissling 2000; Kamler 2005; Marshall jt. 2010). Leidub vaid puudulikke tõendeid, et kala dieedil on otsene mõju muna kvaliteedile. Pigem on tegemist mitme asja koosmõjuga (Brooks jt. 1997). Näiteks tursa kudemiseelne konditsioon oli positiivselt seotud muna suurusega (kuivmassi rohkem), kuid sellest ei olenenud muna elumus (Ouellet jt. 2001). Samas kui kiisa puhul ei etenda ema konditsioon erilist rolli muna suuruse kujunemises (Svirgsden jt. 2015). Korallrifi kalade hulgas on leitud, et emaskala konditsioon mõjutab muna koostist (õlikeha ja varuaine suurust ja omadusi), kuid mitte marjatera suurust. Paremas konditsioonis emaste marjas on suurem õlikeha. Sageli on konditsioon seotud omakorda kala vanusega, mispärast on tihti vanemate emaskalade marjakogumid suuremad ja mari kvaliteetsem (Berkeley jt. 2004). Atlandi heeringa (*Clupea harengus membras*) emaskala konditsioonist sõltus viljastumisedukus ja embrüonaalne suremus. Paremas konditsioonis emastel oli suuremat munade suremust põhjustava glütserooli kontsentratsioon munas madalam kui halvemas konditsioonis emastel (Laine ja Rajasilta 1999). Seega parem konditsioon annab võimaluse

panustada marja aineid, mis on positiivselt seotud muna elumusega. Ema konditsioon mõjutab järglase füsioloogilist võimekust läbi muna endogeensete varude (Gagliano ja McCormick 2007).

1.2 Haugi bioloogia

Haug (*Esox lucius*) on holarktilise levikuga kalaliik (Bekkevold jt. 2014), kes asustab elupaiku subtroopikast kuni Arktika veteni. Ta on paljudes veekogudes oluline toiduahela lõplüli, kes kontrollib väiksemate kalade arvukust (Craig 1996) ning on oluline püügikala nii elukutseliste kui harrastuskalurite seas (Lehtonen jt. 2009). Haug on võimeline taluma erinevaid keskkonnatingimusi, kuid tema kohastumused vastavad kõige paremini keskmise produktiivsusega madalatele mageveekogudele (Casselman 1996). Arvatakse, et haugi levikut piiravaks teguriks on soolsus (Karas ja Lehtonen 1993), kuid samas teatakse Läänemere läänepoolsemas osas üksikuid riimveelisi populatsioone, mis on kohastunud sigima kõrgema soolsusega (kuni 8,5 psu) keskkonnas (Jørgensen jt. 2010). Tegemist on liigi ökoloogilise taluvuse piirimaal elavate populatsioonidega. Soolsustolerants varieerub eluetapiti ehk kõrgema soolsuse mõju peetakse eriti kriitiliseks viljastumisel ja munade arengul (Jørgensen jt. 2010). Eesti vetes esineb haug kõikjal rannikumeres (Pärnu, Haapsalu, Matsalu ja Soome lahes, Saaremaa ja Hiiumaa kagurannikul, Väinameres), pea igas ojas, jões ja järves. Haug on Eesti sisevete üks levinumaid kalu (mõnes järves ainus kalaliik). Eesti kõige haugirikkam rannikumere piirkond on Väinameri ja seda ümbritsevad veekogud (Pihu ja Turovski 2003; TÜ EMI 2015a).

Haugi peetakse paikseks kalaliigiks, kes eelistab elupaigana seisuveekogude litoraali ning vooluveekogude ripaali, kus leidub küllaldaselt varitsuspaika pakkuvat veetaimestikku. Soomes läbi viidud haugi elupaikade inventuur näitas, et sealses rannikumeres on samasuviste haugide tüüpelupaigaks pilliroovöönd (Kallasvuo jt. 2010). Suuremad kalad asustavad rohkem ka vaba vett (Savino ja Stein 1989; Pihu ja Turovski 2003; Kobler jt. 2008). Haug on tüüpiliselt magevee liik (Pihu 1972; Kobler jt. 2008), kuid leidub ka üksikuid riimveelisi (Westin ja Limburg 2002; Jørgensen jt. 2010) ja rohkelt anadroomseid populatsioone, kes elavad meres, kuid sigivad magevees (Karas ja Lehtonen 1993; Rohtla jt. 2012; Engstedt jt. 2014). Nii anadroomsed kui ka magevee haugid sooritavad regulaarseid pikemaid ja lühemaid rändeid kude- ja toitumisalade vahel (Karas ja Lehtonen 1993; Billard 1996; Kobler jt. 2008; Rohtla jt. 2012; Pauwels jt. 2014). Rännete pikkustes, kohtades ja ajas võib veetemperatuuri muutuste tõttu aastati esineda erisusi (Karas ja Lehtonen 1993), samuti sõltub rände pikkus ka isendist (Ovidio 2005). Just veetemperatuuri tõusu peetakse kuderände peamiseks algatusmehhanismiks (Ovidio 2005; Kobler jt. 2008; Pauwels jt. 2014), mille järgi loetakse teiseks suureks mõjutajaks suurvett (Billard 1996; Ovidio 2005).

Kudemine leiab aset kevadel, märtsist juunini, sõltuvalt laiuskraadist (Engstedt jt. 2014). Eelistatuimateks kudealadeks peetakse madalaveelisi (<0,5 m) üleujutatud rannikualasid, järvekaldaid ja -soppe, jõeluhtasid ja ojasid, kus vesi soojeneb kevadel varem ja kus esineb piisavalt taimestikku (Billard 1996; Bry 1996; Jepsen jt. 2001; Ovidio 2005). Kudeala taimestik võib haugi sigimisedukuses mängida väga suurt rolli. Taimestik pakub substraati kudemiseks, varjet kiskluse eest ja tagab vastsete põhitoidu, zooplanktoni, rohkuse (Bry 1996; Nilsson jt. 2014). Rootsisis tehtud uurimuses leiti näiteks, et taastatud taimestikuga luhtadel soojeneb vesi kevadel kiiremini, mistõttu saab kudemine alata 2 nädalat varem ja seetõttu on sealsed järglased suuremad. Teiseks oluliseks kudeala omaduseks peetakse stabiilset veetaset vähemalt 2 kuud pärast kudemist (Nilsson jt. 2014). Sisevetes toimub kudemine tavaliselt natuke hiljem kui Läänemere rannikualadel (Pihu ja Turovski 2003). Isased rändavad kudealadele varem kui emased (Pauwels jt. 2014).

Reeglina saavutavad isased suguküpsuse 2–4 (pikkusega ≥ 25 cm) ja emased 3–5 aastastelt (pikkusega ≥ 30 cm) (Pihu 1972; Billard 1996). Kala pikkus ja geograafiline paiknemine mõjutab absoluutviljakust, mis varieerub haugi isendite vahel märgatavalt. Marjaterade hulk, mis taimestikule väikeste kogumitena koetakse on isenditi väga erinev. Ent sellegi poolest on üldkehtivaks arusaamaks, et viljakus kasvab koos kala pikkuse ja vanusega kuni teatud eani (u 13-aastaseni), mille järel hakkab absoluutviljakus langema (Billard 1996). Kui kudemistingimused on halvad, siis võib osa marjast resorbeeruda ja seetõttu viljakus selles sigimistsüklis väheneb. Ovuleerunud marjatera suurus jääb ligikaudu vahemikku 2,3–2,5 mm ning pärast viljastumist 2,6–3,0 mm. Viljastatud haugimari on alguses kleepuv ja koetakse põhjas oleva taimestiku või muu substraadi külge. Inkubatsiooniperioodi pikkus sõltub veetemperatuurist, jäädes vahemikku 5–30 päeva ning optimaalseks temperatuuri vahemikuks loetakse 7–15 °C. Pärast koorumist jääb vastne 5–10 päevaks vertikaalselt substraadiga seotuks, kuna rebukott on raske ja ujupõis pole veel õhuga täitunud. Sel perioodil toituvad vastsed ainult rebust. Rebukoti vähenemise tagajärjel jõuab 12–15-millimeetrine vastne ujuda veekogu pinnale, kus tema ujupõis täitub õhuga ja muutub võimalikuks edasine horisontaalne asend (Pihu 1972; Billard 1996). Pärast rebukoti imendumist hakkavad vastsed aktiivselt toituma zooplanktonist ja putukavastsetest. Esimesel eluaastal lähevad noorkalad üle röövtoidule ja hakkavad toituma teistest kaladest, sh pisematest liigikaaslastest (Pihu 1972).

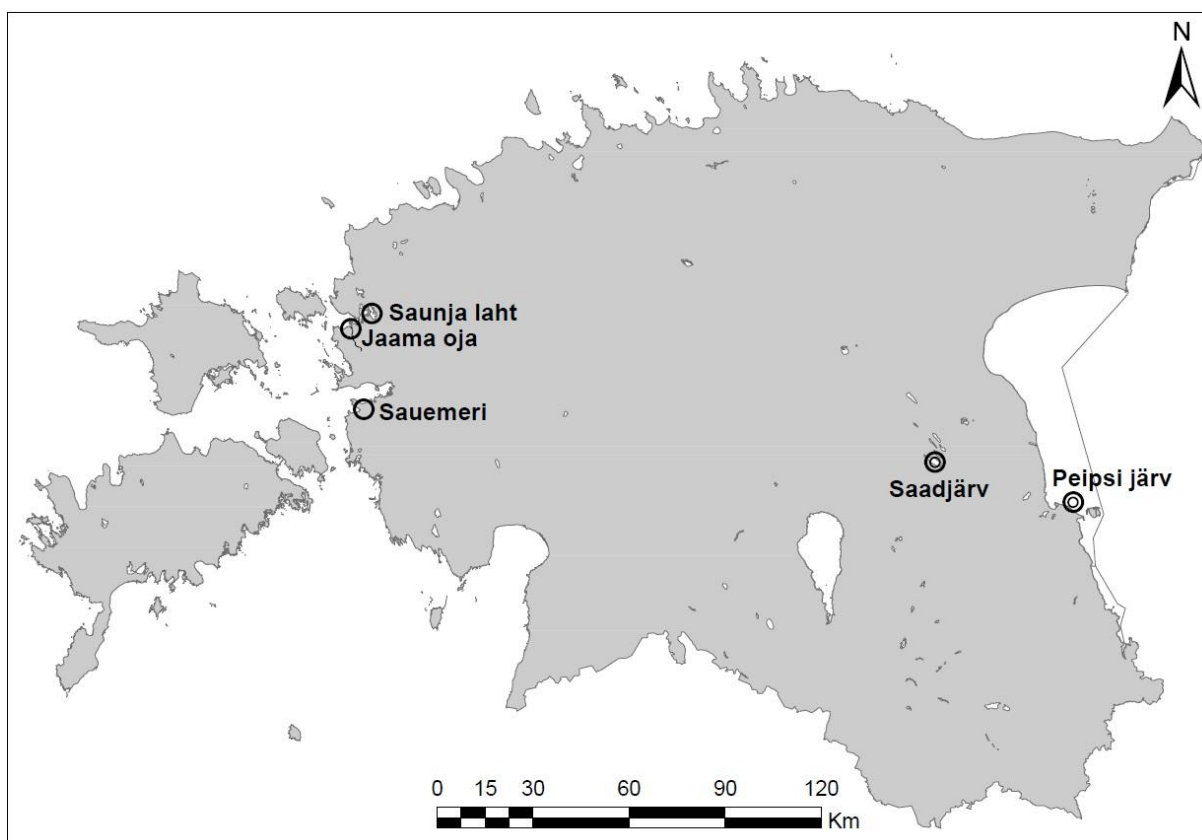
On näidatud, et haugil esineb koelmu- ja sünnikohatruudus. Rootsi uurimuses jäid uuritavad koelmud 50 km raadiusesse ja kalad liikusid päevas maksimaalselt 26 km (Engstedt jt. 2014).

Mitmed autorid on tõdenud, et mageveelistel haugi populatsioonidel esineb kindel kodupiirkond ja koelmutruudus (Eklöv 1997; Ovidio 2005; Larsson jt. 2015,). Sama on täheldatud ka riimveeliste populatsioonide puhul (Westin ja Limburg 2002; Jørgensen jt. 2010). Otoliiidi mikrokeemia ja geneetiliste analüüside abil on jõutud isegi arvamuseni, et sünnikohatruudus on eraldanud haugi populatsiooni väiksemateks osapopulatsioonideks nii geograafiliselt lähestikku paiknevates veekogudes (Bekkevold jt. 2014; Engstedt jt. 2014) kui ka ühe veekogu piires (Miller jt. 2001). Haugid siirduvad oma kindlale koelmule tagasi isegi siis, kui rändetele jääb mitu teist sobilikku kudeala (Karas ja Lehtonen 1993).

2. Materjal ja metoodika

2.1 Uurimisalad

Käesolevas töös kasutatud andmestik pärineb kahest magevee ja kolmest siirdehaugi populatsioonist (Joonis 1). Antud siirdehaugi populatsioonid sai valitud seetõttu, et need esindavad 3 eritüüpi kudepaiku (laht, oja ja üleujutatav luht), mis on ühtlasi ka Väinamere süsteemis väga olulised haugikoelmad. Antud töös oli vajalik, et kala kättesaamise hetkel oleks mari õiges küpsusastmes (mari oleks ovuleerunud ehk suguproduktid jookseksid). Sellest asjaolust tingituna ei olnud võimalik väga suuri valimeid korruga hankida, sest vajalikus küpsusastmes kalu oli konkreetsetel ajahetkedel koelmutel suhteliselt vähe. Kõikide kalade puhul kinnitati nende anadroomsus otoliidi mikrokeemia abil (EMI avaldamata andmed). Püükide ajad koos valimite suurustega on ära toodud tabelis 1.



Joonis 1. Magevee haugi populatsioonide (Saadjärv, Peipis) ja androomsete populatsioonide (Saunja laht, Jaama oja, Sauemeri) püügikohad.

Tabel 1. Püükide ajad koos valimite suurustega.

Koht	Püügi aeg	N
Saadjärv	aprill/mai 2011	15
Peipsi	aprill 2013	24
Jaama oja	aprill 2013	26
Sauemeri	aprill 2013	21
Saunja laht	aprill 2013	10
Saunja laht	märts 2014	23

Saadjärv on 7,8 km² pindalaga voortevaheline järv Eesti idaosas. Järve keskmine sügavus on 8 m (suurim 25 m). Tegemist on kihistunud mesotroofse järvega. Saadjärv on peamiselt allikatoiteline, hapnikurikas, väikese valgala ja nõrga läbivooluga järv, millest tulenevalt on veetaseme muudatused tagasihoidlikud (keskmiselt 0,5 m). Järve kaldatüüp on kõvast liivasest, kruusasest kuni madala mudase ja turbaseni, mistõttu on ka kaldaveetaimestik rikkalik (Ott ja Rakko 2008). Antud töö kalad püüti järve madalamast lõunaosast.

Peipsi järv on 2611 km² suurune kihistumata eutroofne järv, mille keskmine sügavus on 7,1 m (suurim 15 m). Järv on suure valgala (47 800 km²) ning saab oma vee peamiselt temasse suubuvatest vooluveekogudest. Veetaseme kõikumine jääb 3 m piiresse ja erineb aastati palju. Aeg-ajalt esineb talvisest jääst ja suvisest veeõitsenguist tingitud hapnikupuudust. Madalad ja taimestikurikkad kaldapiirkonnad on sobilikud koelmu- ja elupaigad mitmele kalaliigile sh haugile (Haberman jt. 2008). Käesoleva töö kalad pärinevad Meerapalust (Peipsi lõuna osa).

Saunja laht on Haapsalu lahe idapoolseim osa (pindala 7,5 km²), mille keskmine sügavus jääb 0,8 m ümber (suurim sügavus 1,2 m). Veetaset mõjutavad oluliselt tuuled – idatuultega veetase langeb, läänetuultega tõuseb. Saunja lahe veevahetus merega on küllaltki piiratud ning üldine sissevool tuleb ümbruskaudsetest mageveekogudest (peamiselt Taebla ja Salajõest). Laht on enamasti aastast mage või väga nõrga soolsusega, kuid tugevate läänetuultega pressib sisse merevett, mis ajutiselt tõstab vee soolust. Saunja laht on tugevalt eutrofeerunud. Saunja on tõenäoliselt Haapsalu lahtede süsteemi tähtsaim haugi kude-, toitumis- ja kasvuala. Koelmuteks on sobiv nii lahe avaveeline osa, kus esineb tihedam taimestik, kui ka kaldaid ääristav pilliroovöönd. Lahe väikse sügavuse ja piiratud veevahetusetõttu jääb veekogu kergesti ummuksisse ning esineb hapnikupuudusest tingitud kalade suremisi (Jüssi ja Mölder 1993; TÜ EMI 2015b). Kalad püüti lahe erinevatest osadest.

Sauemeri (ka nimetatud Teorehe järveks) on hiljuti merest eraldunud jäänukjärv Läänemaal, mida ümbritseb aeg-ajalt üleujutatav roostik ja rannaniit. Kuna suviti kuivab Sauemeri pea täielikult (jäävad ainult lombid teetruupide ees), siis arvukat paikset haugipopulatsiooni selles veekogus ei esine. Veerohketel kevadatel on Sauemeri tõenäoliselt Läänemaa üks olulisimatest haugi kudealadest. Vesi taandub luhalt suhteliselt kiiresti ning mõnedel aastatel võib jääda osa koetud haugimarjast kuivale juba enne koorumist. Arenevate embrüote saatus sõltub konkreetse aasta veerohkusest (TÜ EMI 2015b). Kalad püüti luha merepoolsest osast kui kalad liikusid merest Sauemerre kudema.

Jaama oja ehk Asuküla peakraav suubub Haapsalu linnas Haapsalu lahte. Peakraavi pikkus on 8,7 km ja valgala 38,1 km². Antud veekogu on inimese poolt tugevasti muudetud (kanaliseeritud) ja mõjutatud (reostus). Kevadeti oja poolt üleujutatavad metsaalused ja niidud on sobivad haugi kudemisalad. Ülesvoolu säilib ojas sügav vesi aastaringselt. Merest püütud täiskasvanud kalade tagasimäärangud vihjavad sellele, et Jaama oja on piirkonnas oluline siirdehaugi kudeala. Alamjooksul asuv truup on suvel kaladele tavaliselt peaaegu läbimatu, mistõttu pääsevad kalad ojja vaid suurveega (TÜ EMI 2015b). Kalad püüti oja suudme-eelsest alast.

2.2 Bioloogilised andmed

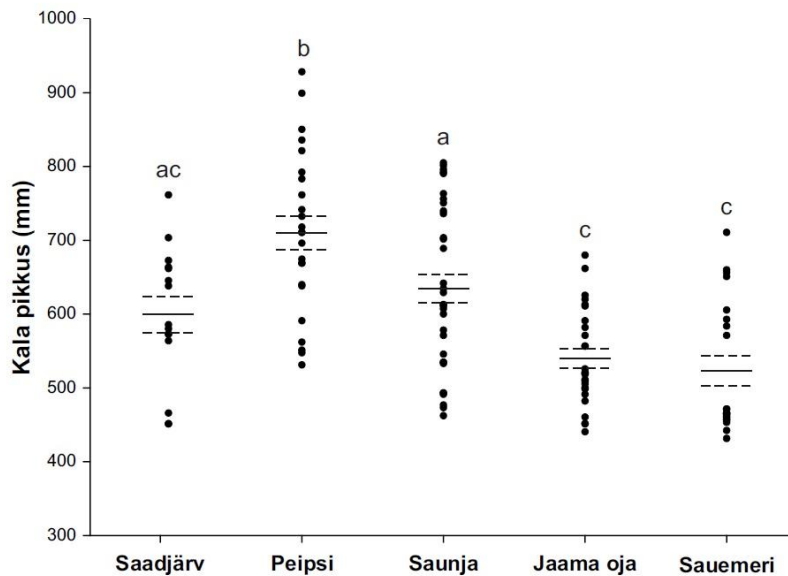
Kalad püüti kasutades nakkevõrke (Saadjärv, Saunja, Jaama, Sauemeri) ja mõrdasid (Peipsi, Saunja). Töös kasutati vaid kudevaid emaskalu ($N=119$). Kaladel mõõdeti täispikkus (TL) 1 mm täpsusega, kaaluti täismass (TW) ning somaatilinemass (SW) 0,1 g täpsusega. Välja „lõpstud“ marjaproov kaaluti ja tähistati individuaalselt. Iga proov jagati kaheks: üks massi ja teine diameetri prooviks. Diameetriproovile valati peale 1% formaliin. Massiproov kaaluti märgkaalu saamiseks ja pildistati terade arvu määramiseks. Seejärel proov külmutati, et jätkata kuivmassi mõõtmist laboris. Kõikidelt kaladelt võeti vanust registreerivad struktuurid (tiibluu, sõlgluu ja selgrootüli). Konditsiooni hindamiseks kasutati Fulton'i indeksit $K=100000*(SW/TL^3)$.

Pärast külmast võtmist kaaluti laboris marja massiproovid uuesti. Seejärel pandi massiproovid 72 h (60° C) kuivatuskappi, mille järel kaaluti proovi kuivmass. Enne diameetri mõõtmist loputati formaliinis säilitatud diameetriproovid veega ja pildistati Petri tassil stereomikroskoobiga (Olympus SZX10). Marjaterade diameetrite mõõtmiseks kasutati programmi ImageJ, millega mõõdeti terade pindalad ja arutati pindala kaudu terade läbimõõdud. Iga emaskala kohta arutati indiviidi sisene terade diameetrite varieeruvus (õvede suuruse varieeruvus – *sibling-size variation*). Varieeruvus arutati kasutades variatsioonikoefitsiendi valemit: $y=100 \sigma/\bar{x}$, kus \bar{x} on keskmine ja σ on standard hälve.

Terade arv massiproovides loeti fotodelt kasutades ImageJ programmi. Keskmine ühe tera märgmass ja kuivmass arutati kui proovi märgmass ja kuivmass jagati terade arvuga antud proovis. 48 kalal mõõdeti marja kuivproovist energia sisaldus (pommkalorimeeter; IKA C 5000). Energia sisaldus kuivproovis (kJ/g) tähistas kogu marjamassi energia sisaldust. Keskmine energia sisaldus tera kohta (J) arutati keskmise tera kuivmassi ja kogu energia sisalduse kaudu. Saadjärve kaladel energiasisaldust ei määratud. Laboratoorsete tööde käigus puhastati keetmise abil sõlgluu, tiibluu ja selgrootüli muudest kudedest. Hiljem hinnati neid luustruktuure kasutades kalade vanused.

Kohtade vahelises võrdluses kasutati vähimruutude keskmiste meetodit (ingl *least-squares means*), seda seetõttu, et marjaterade parameetrid korreleerusid kolmes kohas viiest kala pikkustega ning kalade pikkusjaotused polnud kohtade vahel võrreldavad (Joonis 2). Need asjaolud välistasid ANCOVA ja ANOVA kasutamise võimaluse (kovariaadid polnud kohtade vahel võrdsed). Vähimruutude keskmiste meetodi kasutamiseks leiti kogu valimi kalade

keskmise pikkuse (605 mm) ja selle pikkuse juures leiti kõikides kohtades vastavad marjaterade parameetrid koos 95% usalduspiiridega. Usalduspiiride kattumise korral loeti, et antud kohtade vahel ei ole parameetrites statistilist erinevust. Vähimruutude keskmiste analüüs viidi läbi programmis RStudio (R Core Team 2015) kaustades *lsmeans* paketti. Korrelatsiooni analüüsid viidi läbi programmis STATISTICA 7.0.



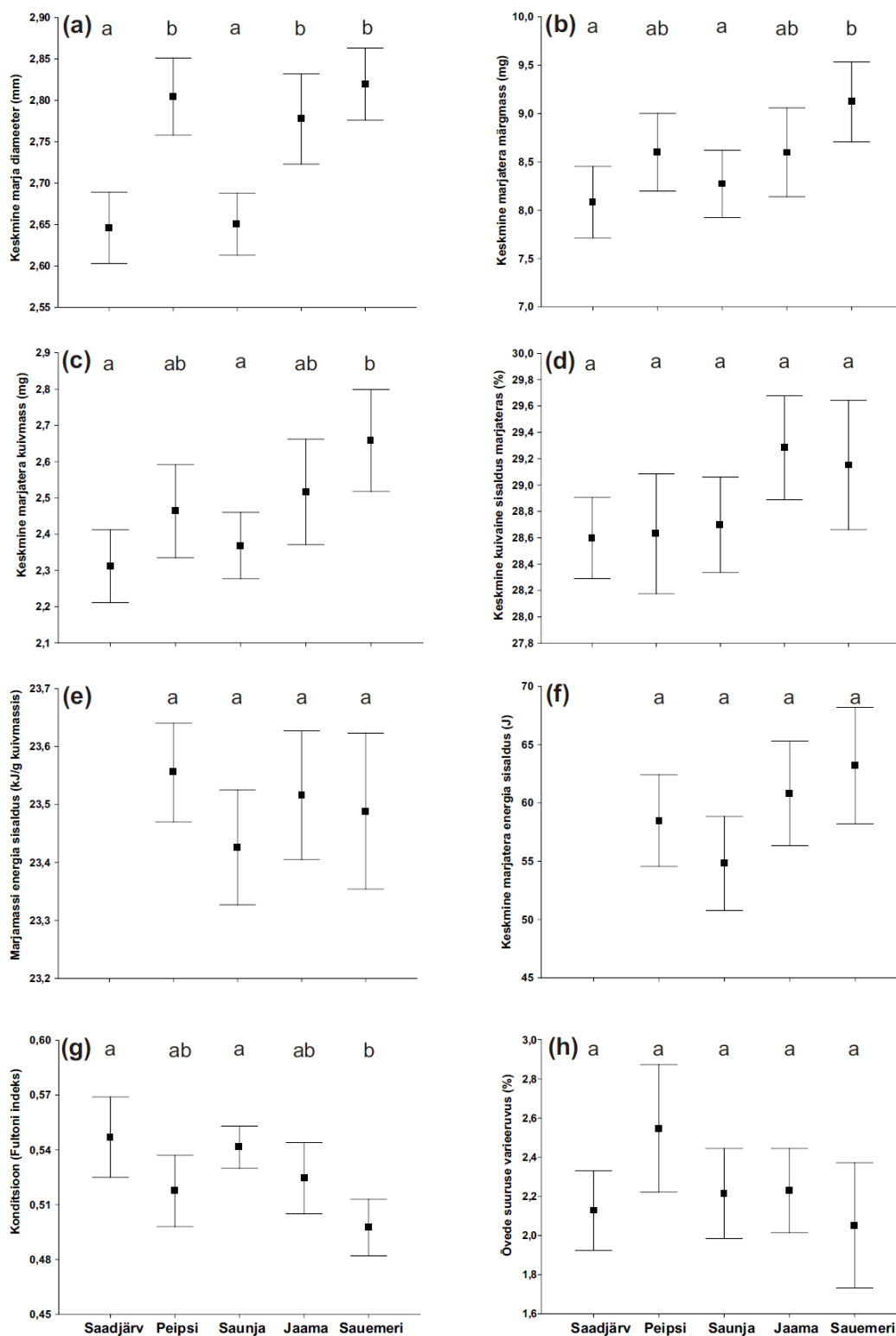
Joonis 2. Haugi pikkusjaotused kohtade kaupa koos keskmiste (pidevjoon) ja standardvigadega (katkendjoon).

3. Tulemused

Vähimruutude keskmiste meetodit kasutades selgus, et marja keskmine diameeter, märg- ja kuivmass erinesid püügikohtade vahel. Marja diameetri puhul eristus 2 gruppi: suurema diameetriga Sauemeri, Peipsi ja Jaama oja ning väiksema diameetriga Saunja ning Saadjärv (Joonis 3a). Märg- ja kuivmassis eristusid vaid Saadjärv ja Saunja Sauemerest (Joonis 3b, c). Kuivaine sisalduses (Joonis 3d), marjamassi energia sisalduses (Joonis 3e) ning marjatera energia sisalduses (Joonis 3f) kohtade vahel statistiliselt olulisi erinevusi ei tuvastatud. Emaskala konditsioonis tuvastati kohtade vahel mõningasi erinevusi. Sauemere emaskalade konditsioon oli märgatavalt madalam kui Saadjärve ja Saunja kaladel (Joonis 3g). Õvede suuruse varieeruvus (ÕSV) kohtade vahel ei erinenud (Joonis 3h). Uurimiskohtade kalade pikkuste, konditsiooni ja marja parameetrite keskväärtused ja ulatused on antud Tabelis 2.

Tabel 2. Haugi pikkuse, konditsiooni ja marja karakteristikute keskmised ja ulatused uurimisalade vahel. Väärtused on antud kui püügikoha keskmine \pm SD (standardhälve) ning väärtuse miinumum ja maksimum.

Koht	TL (mm)	Kala konditsioon	Marja diameeter (mm)	Marja märgmass (mg)	Marja kuivmass (mg)	Marja kuivaine sisaldus (%)	Marja massi energia (kJ/g)	Marja energia (J)
Saadjärv	598 \pm 92	0,55 \pm 0,04	2,64 \pm 0,08	8,07 \pm 0,67	2,31 \pm 0,19	28,6 \pm 0,6		
	450–761	0,50–0,63	2,54–2,80	6,86–9,61	1,93–2,68	27,7–30,1		
	N=15	N=15	N=15	N=15	N=15	N=15		
Peipsi järv	710 \pm 111	0,51 \pm 0,03	2,81 \pm 0,08	8,71 \pm 0,68	2,50 \pm 0,22	28,7 \pm 0,8		
	530–928	0,45–0,58	2,69–2,97	7,83–10,00	2,11–2,89	26,9–30,0		
	N=24	N=24	N=24	N=24	N=24	N=24		
Saunja laht	634 \pm 112	0,55 \pm 0,03	2,67 \pm 0,12	8,43 \pm 1,11	2,41 \pm 0,29	28,6 \pm 1,0	23,42 \pm 0,14	55,40 \pm 7,26
	461–804	0,48–0,62	2,43–2,85	6,27–10,21	1,83–2,94	26,1–30,1	23,19–23,63	45,60–69,19
	N=33	N=33	N=33	N=33	N=33	N=11	N=11	N=11
Jaama oja	540 \pm 66	0,53 \pm 0,03	2,71 \pm 0,12	7,88 \pm 1,07	2,34 \pm 0,31	29,7 \pm 0,8	23,50 \pm 0,13	57,87 \pm 7,11
	440–680	0,45–0,59	2,55–2,95	6,36–9,92	1,90–2,97	27,0–30,8	23,31–23,70	47,06–69,29
	N=26	N=26	N=26	N=26	N=26	N=26	N=11	N=11
Sauemeri	523 \pm 90	0,51 \pm 0,03	2,76 \pm 0,09	8,47 \pm 0,96	2,48 \pm 0,29	29,3 \pm 0,8	23,49 \pm 0,16	60,90 \pm 7,18
	430–710	0,46–0,56	2,57–2,92	6,87–10,26	1,94–3,09	27,7–30,8	23,19–23,69	47,47–72,97
	N=21	N=21	N=21	N=21	N=21	N=21	N=11	N=11

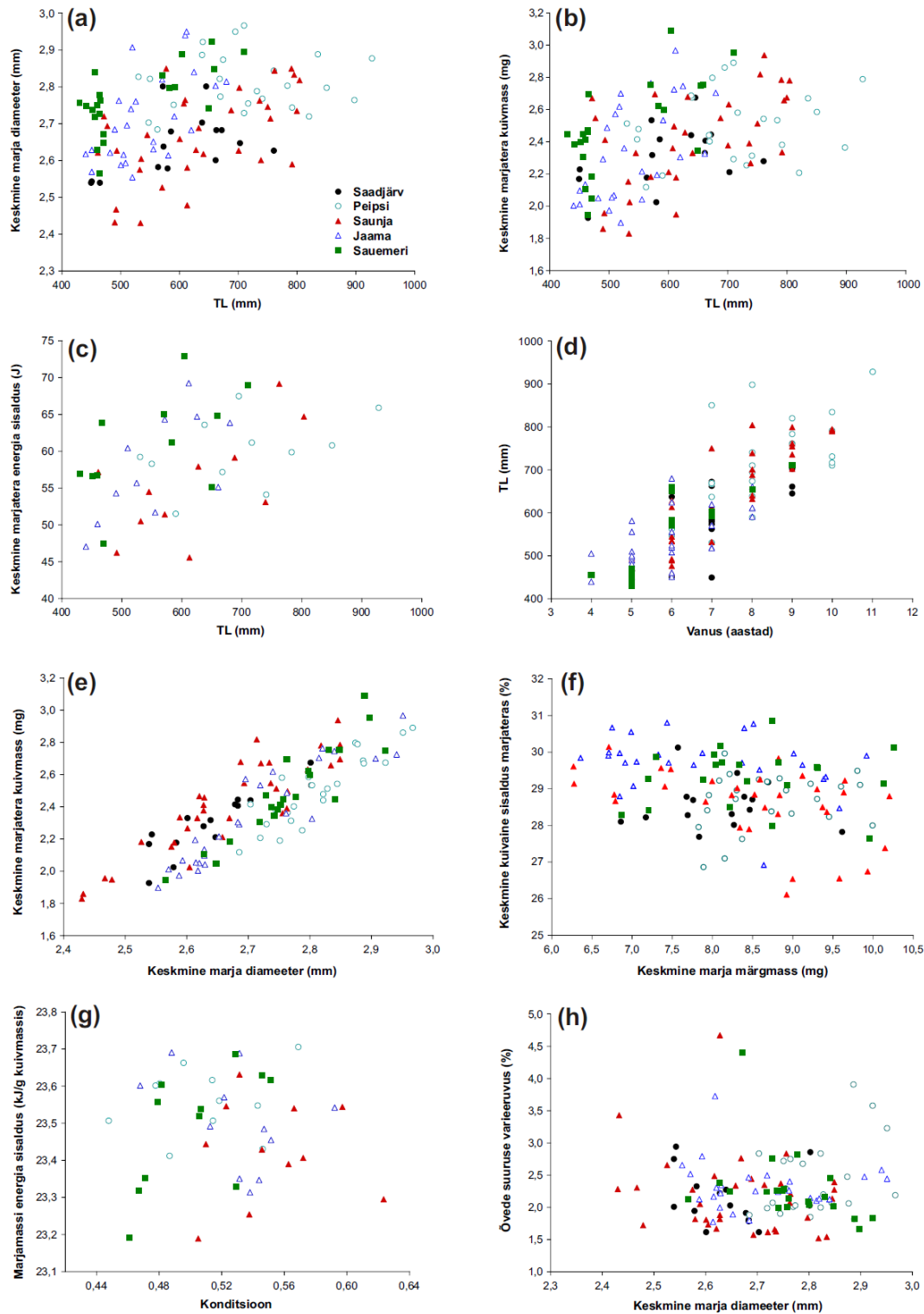


Joonis 3. Kohtade vahelised võrdlused marjatera diameetriga (a), märg- (b), kuivmassiga (c), kuivaine sisaldusega (d), kuivmassi energia sisaldusega (e), marjatera energia sisaldusega (f), kala konditsiooniga (g) ja õvede suuruse varieeruvusega (h). Joonisel olevate karakteristikute keskmised on kogu valimi kalade keskmise pikkuse (605 mm) juures ennustatud parameetrid veekogude kaupa koos 95% usalduspiiridega. Sama tähega (täht vurrude kohal) märgitud kohad, tähendavad, et antud parameetrites need veekogud omavahel statistiliselt ei erinevad. Saadjärves energia mõõtmisi ei teostatud.

Kala täispikkus korreleerus positiivselt marja suuruse parameetritega (diameeter, märg- ja kuivmass) anadroomsetel kaladel (Saunjas, Jaama oja, Sauemere), kuid Saadjärves ja Peipsis vastavad seosed oluliseks ei tulnud (Lisa 1; Joonis 4a, b). Marjamassi energia sisaldus kala pikkusega ei korreleerunud, kuid marjatera energia sisalduse ja pikkuse vahel oli positiivne seos Saunjas ja Jaama ojas (seda suuresti TL ja marjatera suuruse positiivse seose tõttu; Lisa 1; Joonis 4c). Saadjärves oli positiivne korrelatsioon kala pikkuse ja kuivaine sisalduse vahel, samas kui Jaama ojas oli see seos negatiivne. Saadjärves ja Sauemeres esines nõrk negatiivne korrelatsioon TL ja ÕSV vahel (Lisa 1). Samuti esines nõrk positiivne seos TL ja kala konditsiooni vahel Saunjas, kuid Sauemeres oli see negatiivne (Lisa 1). TL ja vanuse vahelise loomuomase tugeva positiivse seose tõttu, olid korrelatsioonid vanuse ja muna parameetrite osas väga sarnased pikkuste seostega (Lisa 1; Joonis 4d). Välja võib tuua, et erinevalt seostest pikkusega, puudus oluline seos kõikides kohtades vanuse ja kuivaine sisalduse vahel, samuti ei esinenud seost vanuse ja konditsiooni vahel.

Kõikides uuritud haugi populatsioonides esines tugev positiivne korrelatsioon marjatera diameetri ja märgmassi ning kuivmassi vahel (Lisa 1; Joonis 4e). Saunjas korreleerus marjatera märgmass negatiivselt tera kuivaine sisaldusega, samas kui Peipsis esines marjatera kuivmassi ja tera kuivaine sisalduse vahel positiivne seos (Lisa 1; Joonis 4f). Olulist seost marjatera suuruse ja marjamassi energia sisalduse vahel ei tuvastatud.

Kala konditsioon korreleerus marjatera suurusega ainult Saunjas ning marjamassi energiaga Sauemeres (Lisa 1; Joonis 4g) ÕSV ei korreleerunud muna suurusega (Joonis 4h), kuid oli Saadjärves ja Sauemeres negatiivselt seotud kala pikkusega (Lisa 1). Olulist seost kala konditsiooni ja ÕSV vahel ei leitud.



Joonis 4. Korrelatsioonid marja diameetri ja kala kogupikkuse (TL) (a), marjatera kuivmassi ja TL (b), marjatera energia sisalduse ja TL (c), TL ja vanuse (d), marjatera kuivmassi ja diameetri (e), marjatera kuivaine sisalduse ja märgmassi (f), marjamassi energia sisalduse ja konditsiooni (g) ning õvede suuruse varieeruvuse ja marja diameetri (h) vahel. Saadjärves energia mõõtmisi ei teostatud.

4. Arutelu

Varasemates uuringutes on leitud liigisisest erinevust anadroomse ja mitteanadroomse populatsiooni muna suuruses (Klemetsen jt. 2003; Kume 2011; Quinn jt. 2015). Anadroomse forelli isendid on reeglina suuremad ja nende muna on suurem paiksete forellide omast, kuid kui võtta arvesse keha suurus, siis on anadroomsete kalade muna siiski suhteliselt väiksem (Klemetsen jt. 2003). Käesolevas töös leiti mõningasi erinevusi kudebiotoopide vahel, kuid mitte süstemaatilist erinevust anadroomse ja magevee haugi populatsioonide vahel (erisused ilmnesisid püügikohtade, kuid mitte elukäikude vahel). Põhjus võib seisneda selles, et anadroomsed kalad koevad ka magevees ehk nende kudebiotoopide omadused ei erine piisavalt magevee haugide koelmutest. Saadud tulemus ühtib Svirgsden jt. (2015) hüpoteesiga, et marja omadusi mõjutavad mitte niivõrd ema kasvukeskkonna tingimused, vaid tingimused, mis valitsevad koelmutel (eelkõige soolsus). On näidatud, et keskkond ja ema fenotüüp (Berkeley jt. 2004; Marshall jt. 2010) mõjutavad marja karakteristikuid nagu suurus (sh õlikeha) ja energia sisaldus (Bownds jt. 2010; Leblanc jt. 2014; Carter jt. 2015), mis omakorda mõjutavad vastsete omadusi nagu ellujäävus, kasvukiirus (Berkeley jt. 2004), suurus koorumisel (Carter jt. 2015), vastupidavus näljale (Johnston 1997) ja ujumiskiirus (Ojanguren jt. 1996). Jørgensen jt. (2010) on näidanud katseliselt, et Läänemeres leidub riimveeline haugi populatsioon, kellel on tekkinud juba sellised kohastumused, et magevees inkubeerimisel arenevad embrüod hukuvad. Võib arvata, et ka Eesti rannikuvetes elaval täielikult riimveelisel haugi populatsioonil on tekkinud vastavad kohastumused, kuid praegusaegsete andmete kohaselt on selline elukäik haugi puhul väga haruldane (Rohtla 2015). Samas leidis Berggren jt. (2016), et ka anadroomsel haugil võib olla kohastumus kudemiseks kindlal kudealal. Nimelt leidsid nad, et kahest uuritud anadroomse haugi populatsioonist ühel oli tekkinud kohastumus oma kindlale kudealale. Kui uurijad viisid koetud marja teisele koelmule, siis seal oli koorumisedukus märgatavalt madalam võrreldes edukusega esialgsel koelmul. Ka käesolevas töös leiti mõningasi erinevusi marja suuruses koelmute vahel. Marjatera diameeter oli suurem Sauemeres (luht), Peipsi järves ja Jaama ojas ning oluliselt väiksem Saunja lahes ja Saadjärves, lisaks oli Sauemeres marja märg- ja kuivmass valimi suurim. Kehapikkuse kohta suurema marja kudemist Sauemeres võib seletada luha kui elupaiga olemusega. Luhal püsib noorjärkude arenguks vajalik veetase vaid lühikest aega ning suurvee ajaline pikkus võib aastate lõikes varieeruda, mistõttu on kasulik kudeda suurt marja, kust kooruvad suuremad vastsed, kes saavutavad kiiremini minimaalse

pikkuse, mis on vajalik merre laskumiseks (Nilsson jt. 2014). Lisaks eelnevale võib suuremat marjatera seletada Sauemeres ka kannibalismiga, mis on haugi puhul levinud nähtus (Bry jt. 1992). Sauemere näol on tegemist Läänemaa ühe olulisima haugi koelmuga, kus koorunud haugi vastsete asustustihedus võib alaneva vee tõttu tõusta väga kõrgele ning seetõttu võib seal esineda tugev kannibalismioht (TÜ EMI 2015b). Varasemalt on näidatud, et keskkonnas, kus esinevad kiskjad, koevad emased suuremat marja (Segers ja Taborsky 2012). Suuremast terast koorub suurem vastne, kellel on suurem ujumiskiirus (põgenemiseks ja saagi püüdmiseks) (Ojanguren jt. 1996), eelis toidukonkurentsis (Eriksen jt. 2006) ning väiksem kisklussurve (Giesing jt. 2011). Edaspidi tuleks välja selgitada, kas ka selles töös uuritud anadroomsetel haugidel on tekkinud kohastumus kindlale koelmule, mis väljendub suuremas koorumisedukuses ja vastsete ellujäävuses. Antud töös uuritud koelmud olid oma hüdroloogilise režiimi poolest piisavalt erinevad, et on alust arvata, et sellised kohastumused võivad olla tekkinud.

Liikidel, kes sooritavad rändeid toitumis- ja sigimisalade vahel on reeglina suurema kuivaine sisaldusega mari (Kamler 2005). Näiteks anadroomse forelli mari sisaldab suhteliselt rohkem rasvu kui mitteanadroomse forelli mari (Klemetsen jt. 2003). Sellest lähtuvalt võiks eeldada, et ka androomse haugi marjatera on nii oma kuivaine sisalduselt kui kuivmassilt suurem kui magevee haugil. Kuid käesolevas töös kuivaine sisaldus erinevate populatsioonide vahel statistiliselt ei erinenud. Sellegi poolest oli näha tendentsi, et magevee haugi marjas oli madalam kuivaine sisalduse protsent võrreldes anadroomse haugiga (erandiks Saunja). Bekkevold jt. (2014) uuringust on teada, et Läänemere haugi populatsioon on jagunenud väiksemateks osapopulatsioonideks. Populatsioonid võivad erineda üksteisest kudemisaja poolest (Larsson jt. 2015). Sellest järelduvalt võiks püstitada hüpoteesi, et Saunja anadroomne populatsioon alustab rännet kudepaika varem (püügikuupäevad olid varasemad), mistõttu areneb nende kalade mari ovaariumis lühemat aega ja võib olla sellest tingituna teiste anadroomsete populatsioonide marjast väiksem. Selle kindlaks tegemine vajab täiendavaid uuringuid.

Teada on mitmeid näiteid, kus emaskala suurusel on mõju marja omadustele, kusjuures liikidel, millel esinevad nii magevee kui ka anadroomsed populatsioonid, on leitud need mõjud olevat elukäikude lõikes erinevad. Kume (2011) leidis ogaliku puhul seose ema ja marja suuruse vahel ainult ühes kahest ogaliku osapopulatsioonist. Seos esines anadroomsel populatsioonil, mis kudes koos paikse ogaliku vormiga. Mitmeid sellekohaseid näiteid esineb ka lõheliste seltsi hulgas. Nimelt teatakse lõhelistel olevat seos ema ja muna suuruse vahel

(Ojanguren jt. 1996, Leblanc jt. 2014; Quinn jt. 2015), samas kui Rootsi ühe anadroomse populatsiooni puhul seda seost ei leitud. Selle asemel, et kudedada kehakaalu kohta võimalikult palju ja suuremaid mune, panustati pigem munade kvaliteeti, mis väljendus munade kõrgemas energiatiheduses (suurem kalorsus massiühiku kohta) (Heinimaa ja Heinimaa 2004). Muna suurus varieerub nii liikide kui populatsioonide vahel ja sees. Erisused muna suuruse kasus võivad oleneda mitmetest biotilistest ja abiootilistest tingimustest nagu näiteks toidu olemasolust vastsetele, temperatuurist ja ema suurusest (Brooks jt. 1997). Kume (2011) püstitas ogalike põhjal hüpoteesi, et suhteliselt väiksem arv suuremaid mune on kohastumus vähem toitlisele keskkonnale nagu jõgede ülemjooks, kus suur muna tagab vastse varase arengustaadiumi parema ellujäävuse. Arvatavasti seetõttu, et suuremal vastsel on ühtlasi ka parem näljataluvus ja ujumiskiirus (Ojanguren jt. 1996). Keskkonnast tulevad signaalid mõjutavad, milline muna ja ühtlasi sellega järglase algne suurus on ema poolt eelistatud (Einum ja Fleming 1999). Bownds jt. (2006) juhtis tähelepanu kohastumuste plastilisusele (*adaptive plasticity effects*) ehk emaskalad kohandavad järglase suurust vastavalt kudeala termilisele olukorrale ehk külmemas keskkonnas koetakse suuremat marja. Ent kirevahvenlaste puhul on tõdetud, et suurekehalised liigid võivad nii suurendada kui vähendada muna suurust keha suuruse kohta, samas kui väiksekehalised kalad vähendavad vaid kurna suurust, kuid mitte muna suurust (Kolm jt. 2006). Käesolevas töös uurimisobjektiks olnud haugi loetakse suurekehaliseks ja kiirekasvuliseks liigiks. See võib olla üks põhjustest, miks leiti ema suuruse ja muna suuruse seos ainult anadroomsetes, kuid mitte paiksetes magevee populatsioonides. Nimelt anadroomsetel isenditel on suurus olulisem kui magevee omadel, seda seetõttu, et rändamisega kaasneb suur kulu ja risk. Sellest tulenevalt tasub olla anadroomidel võimalikult suur ja kudedada suhteliselt suuremat marja, et saavutada eelis konkurentsivõimelisemad ja parema ellujäävusega.

TL ja vanuse vahelise loomuomase tugeva positiivse seose tõttu olid korrelatsioonid muna parameetrite ja vanuste vahel väga sarnased pikkuse seostega. Pikemad ja raskemad emad saavad investeerida marja koostisesse rohkem energiat (Carter jt. 2015). Eelnevalt on leitud, et kõige suurema kuivmassiga marjaterad on keskmises vanuses haugidel (Kotakorpi jt. 2013), sest neil on oma suuruse ja vanuse kohta enim energiavarusid, mis võimaldavad neil ühte marjaterasse rohkem energiat panustada (Kamler 2005). Ka konkreetses töös leiti, et vähemalt osades populatsioonides produtseerivad vanemad ja suuremad kalad suurema

kuivmassiga mune. Carter jt. (2015) uurimuses, leiti et muna energiasisaldus ja seega munamass korreleerub oluliselt vaid kala pikkuse, kuid mitte vanusega. Samas Chambers jt. (1989) ei leidnud kala pikkusel mõju muna suurusele nii nagu ka käesolevas töös Peipsi ja Saadjärve haugide puhul (kuigi Saadjärves võib statistiliselt olulise seose mittetuvastamine tuleneda valimi väiksusest), kuid nad leidsid ema konditsioonil olevat otsene mõju muna varuaine hulgale. Arvati, et valdavaks ressurside paigutuse mõjutajaks oogeneesi ajal on ema poolt tajutav keskkond (sh vastsetele sobiva toidu olemasolu) ehk peale ema pärilikkuse mõju esineb ka mittegeneetilisi mõjutajaid. Arvamus põhineb Jonsson jt. (1996) tähelepanekul negatiivsest korrelatsioonist muna ja keha suuruse vahel: juhul kui emased olid keskkonnast tingituna juveniilina kiirekasvulised, siis nad kudesid täisealisena palju, aga väikeseid marjaterasid. Saadjärves ja Peipsis seose puudumine kala pikkuse ja muna suuruse vahel võib tähendada, et tegemist on haugile niivõrd soodsa keskkonnaga, kus vastsete ellujäävus ei sõltu nende suurusest ning ka suurtel emastel on kasulik kueda palju suhteliselt väikest marja. Eelnev arvamus on kooskõlas Einum ja Fleming (1999) tulemustega, et optimaalne muna suurus väheneb keskkonnakvaliteedi tõusuga. Marjaterade arvu ja suuruse vahel esineb lõivsuhe, mistõttu on soodsas keskkonnas emale kasulik kueda võimalikult palju väikeseid teri, sest heas keskkonnas on üldine vastsete ellujäävus kõrge. Seega langeks ema kohasus suurte ja väheste terade kudemisega heas keskkonnas. Sellest hüpoteesist lähtuvalt saab seletada ka ema pikkuse ja marja suuruse vahelist positiivset korrelatsiooni anadroomsetes haugi populatsioonides. Nimelt on nendel haugidel kude- ja noorjärkude kasvualad võrreldes täiskasvanute elupaigaga (meri) väikesed. Piiratud pindalaga kudealadel võivad vastsete asustustihedused ja seega liigisisene konkurents seal tõusta väga kõrgele. Sellistes tingimustes on suurematel vastsetel eelised väiksemate ees, mis tingib ema suuruse ja muna suuruse positiivse seose olemasolu nendes populatsioonides. Ema mõju järglasele avaldub tugevamini ebasoodsates kasvutingimustes (Donelson jt. 2009).

Vanema füsioloogiline konditsioon võib mõjutada muna ja vastsete omadusi ning üldkehtiv arusaam on, et paremas konditsioonis emased produtseerivad suuremat ja raskemat marja ning annavad seeläbi suuremaid järglasi (Ojanguren jt. 1996; Donelson jt. 2009). Konditsioon sõltub keskkonnast, kus kala toitub ja elab. Vanemate konditsioon mängib vastsetele kõige enam rolli juhul, kui koorutakse ebasoodsasse keskkonda. Gagliano ja McCormick (2007) ei leidnud seost konditsioonil marjatera suurusega, küll aga õlikeha ja rebukoti suurusega nagu ka Chambers jt. (1989), kes leidis ema konditsioonil olevat otsene mõju vastse varuaine suurusele, mis omakorda mõjutab edasist vastse elukäiku. Ka Laine ja Rajasilta (1999)

tõdesid, et Atlandi heeringa munade varane suremus, ellujäävus ja vastsete koorumisedukus sõltus positiivselt kudeja konditsioonist. Käesolevas töös leiti ema konditsiooni ja marja kuivmassi vahel nõrk seos ainult Saunjas ning ühtlasi oli seal ka pikematel isenditel parem konditsioon. Sellest järeldub, et vähemalt Saunjas on paremas konditsioonis ja pikematel emastel suurem mari. Kuid üldiselt viitavad antud töö andmed sellele, et haugi puhul ei oma emaslooma konditsioon mõju muna suuruse kujundamisele. Sarnasele järeldusel jõudsid ka Svirgsden jt. (2015) oma töös kiisaga.

Srivastava ja Brown (1991) pakkusid välja, et muna energia sisaldus võiks olla heaks kvaliteedi indikaatoriks. Ka Heinimaa ja Heinimaa (2004) hindasid muna kvaliteeti selle energia põhjal. Kala liigist ja vanusest sõltuvalt varieerub muna valgu- ja õlisisaldus, mis määrab suurema osa muna kuivmassist ja kalorsusest. Õlikeha/varuaine rohkus omab tõenäoliselt väga olulist rolli vastse omadustes, kvaliteedis ja ellujäämises (Kamler 2005; Murry jt. 2008; Carter jt. 2015). Liikidel, kel on suur mari, on reeglina ka suurem marjamassi energia sisaldus võrrelduna väikse marjaga liikidega (Kamler 2005). Antud töös ei leitud populatsioonide vahel statistiliselt olulisi erinevusi marjamassi ja marjatera energia sisalduses. Antud töös leitud haugi marjamassi kalorsus on mõnevõrra väiksem kui eelnevalt leitud (Kamler 2005). Varasemalt on Heinimaa ja Heinimaa (2004) leidnud lõhe suuruse ja marja energia sisalduse vahel positiivse seose. Samas Leblanc jt. (2014) ei leidnud Arktika paalia puhul ema suurusel mõju marjamassi energiale. Haugi puhul ei seostunud üheski kohas marjamassi energia sisaldus emaskala pikkuse, vanuse ega konditsiooniga. Seevastu marjatera energia sisaldus oli positiivselt seotud emaskala kehapikkusega androomsetes populatsioonides. See seos on seletatav asjaoluga, et anadroomsetes populatsioonides esines marjatera ja ema suuruse vahel positiivne seos ehk pikemal kalal oli suurem tera, mis tähendas suuremat kuivaine hulka ja seeläbi ka kõrgemat energia sisaldust.

Varasemalt on leitud lõhelistel, et marja suuruse variatsioon (õvede suuruse variatsioon – ÕSV) väheneb kui keskmine marja diameeter suureneb. Lisaks on leitud, et ÕSV suureneb, kui keskkonna tingimused muutuvad rohkem etteennustamatuteks (Koops jt. 2003; Gregersen jt. 2009). Antud töös ei leitud olulisi seoseid ÕSV ja mõõdetud marja karakteristikute ega emaskala konditsiooni vahel ning ei tuvastatud ka kohtade vahelist erinevust. Einum ja Fleming (2004) demonstreerisid, et hajutusstrateegia (erinevas suuruses järglased) on soositud ainult ekstreemselt muutuvate tingimustega keskkondades ning sealgi on kasulikum konservatiivne riskihajutamine (vähem, kuid suuremad järglased). Nagu tõdesid Svirgsden jt.

(2015) kiisa puhul, ei leitud ka haugi puhul, et kasutuses oleks hajutusstrateegia, pigem võib tegemist olla konservatiivse strateegiaga (suur muna). Lisaks leiti, et nii Saadjärves kui ka Sauemeres on ÕSV negatiivselt seotud kala pikkusega (Sauemeres ka vanusega) ehk väiksemad kalad koevad suuruse poolest varieeruvamat marja. See võib tuleneda sellest, et väiksemad kalad koevad üldjuhul väiksemat marja (kuigi Saadjärves ei tulnud TL ja marjasuuruse seos statistiliselt oluliseks) ja eelpool mainitud seose tõttu (suurem muna, väiksem ÕSV) on ka neil marja suuruse varieeruvus mõningal määral suurem.

Kokkuvõte

Käesoleva töö eesmärgiks oli välja selgitada kas anadroomse haugi sigimisbioloogias on toimunud muutusi võrreldes magevee haugiga. Reeglina on looduses vanema poolt kasutatav ressurss piiratud, mistõttu esineb organismidel lõivsuhe muna suuruse ja arvu vahel. Sellest järelduvalt sai eeldatud, et elukäikudel võib olla suur mõju muna omadustele, sest ressursside jaotus elukäikude vahel võib olla erinev. Anadroomsetel kaladel eeldati olevat suurem mari, mis on tingitud mereliste toitumisalade suurusest ja rikkusest võrreldes siseveekogudega ja sigimispaikade limiteeritusest. Muna kvaliteeti hinnatakse sageli selle suuruse ja energiasisalduse kaudu, mis võivad oluliselt mõjutada nii viljastumist kui embrüote ja vastsete elujäämist, suurust koorumisel, kasvukiirust ja vastupidavust näljale. Marja kvaliteeti võivad mõjutada mitmed erinevad abiootilised (nt soolsus, temperatuur) ja biootilised tegurid (nt konkurents, kisklus).

Magistritöö põhines andmetel kahest magevee ja kolmest siirdehaugi populatsioonist. Ühtlasi esindasid valitud siirdehaugide koelmud kolme eritüüpi olulist kudepaika Väinamere piirkonnas. Täpsemalt võrreldi marjaparameetreid kohtade ja elukäikude vahel ning uuriti nende seoseid emaskala tunnustega.

Vastupidiselt mitmetele kirjanduses toodud näidetele ei leitud antud töös liigisisest erinevust anadroomse ja magevee haugi populatsiooni muna suuruses. Leiti mõningasi erinevusi kudebiotoopide vahel, kuid mitte elukäikude vahel. Ka energia sisalduses ei tuvastatud kohtade vahel statistiliselt olulisi erinevusi. Kala täispikkus (TL) korreleerus positiivselt marja suuruse parameetritega anadroomsetel kaladel, kuid magevees vastavad seosed oluliseks ei tulnud. Antud töös ei leitud olulisi seoseid ÕSV (õvede suuruse variatsioon) ja mõõdetud marja karakteristikute ega emaskala konditsiooni vahel ning ei tuvastatud ka kohtade vahelist erinevust. TL ja vanuse vahelise loomuomase tugeva positiivse seose tõttu olid korrelatsioonid muna parameetrite ja vanuste vahel väga sarnased pikkuse seostega.

Nii nagu paiksed magevee haugid, koevad ka anadroomsed isendid magevees, mistõttu nende kudebiotoopide tingimused ei ole piisavalt erinevad, et oleks tekkinud erinevus muna parameetrites. Sellest järeldati, et marja omadusi võivad mõjutada mitte niivõrd ema kasvukeskkonna tingimused, vaid tingimused, mis valitsevad koelmudel (eelkõige soolsus),

kus koetud mari areneb. Leitud erinevused marja suuruses koelmute vahel võisid tuleneda konkreetse ala ökoloogiast, näiteks seal valitsevast veerežiimist.

Seose esinemine ema suuruse ja muna suuruse vahel ainult anadroomsetes, kuid mitte paiksetes magevee populatsioonides viitab sellele, et anadroomsusest tulenev suur kulu ja risk loob olukorra, kus kaladel tasub olla võimalikult suur ja kudedes suhteliselt suuremat marja, mis annab neile eelise konkurentsis. Ühtlasi korreleerus ainult anadroomses populatsioonis marjatera energia sisaldus positiivselt emaskala pikkusega, mis näitas, et kehapikkusest tulenev suurem tera tähendas suuremat kuivaine hulka ja seeläbi ka suuremat energia sisaldust. Magevees seose puudumist kehapikkusega võib seletada sellega, et marjaterade arvu ja suuruse vahelise lõivsuhte tõttu on soodsas keskkonnas emale kohasem kudedes võimalikult palju väikeseid marjateri, sest heas keskkonnas on üldine vastsete ellujäävus kõrge. Seetõttu saavad ka suured emaskalad kudedes seal väiksemat marja.

Edaspidi tuleks välja selgitada, kas uuritud anadroomsetel haugidel on tekkinud kohastumus kindlale koelmule, mis väljendub suuremas koorumisedukuses ja vastsete ellujäävuses. Antud töös uuritud koelmud olid oma hüdroloogilise režiimi poolest piisavalt erinevad, et oleks alust arvata, et sellised kohastumused võiksid olla tekkinud.

Summary

Comparisons of egg characteristics among populations of northern pike *Esox lucius* with different life histories

The aim of this study was to investigate if there are differences in reproductive biology between anadromous (lives in the sea, spawns in fresh water) and freshwater pike. Due to the limited resources in nature the mother have a trade-off between egg size and fecundity. Because of this trade-off, it was assumed that life-history traits may have strong influence on egg characteristics, because resources could be allocate differently between life-histories. We assumed anadromous pike to have bigger eggs, because sea offers richer food supplies and suitable freshwater spawning habitats are scarce. Egg size and energy content are often used as the indicators of egg quality. Those features may have strong effect on fertilization, embryo and larvae survival, size at hatching, growth rate and resistance to starvation. Egg characteristics may be affected by various abiotic (salinity, temperature) and biotic factors (competition, predation).

This study was based on data from two freshwater and three anadromous pike populations. Three anadromous spawning sites also represent three different types of important spawning habitat in the Väinameri Sea. Egg characteristics were compared among sites and life-histories, also relationships between egg characteristics and mother traits were investigated.

On the contrary to other studies we did not find differences in egg sizes between anadromous and resident freshwater pike populations, although there were some differences among spawning habitats. Additionally, there were no statistically important differences in energy content among sites. Female total length (TL) correlated positively with egg characteristics for anadromous but not for freshwater populations. Sibling size variation did not differ among sites nor was it correlated with egg size or female's condition. Due to inherent correlation between TL and age, relationships between age and egg parameters were almost identical to those with TL

Anadromous pike spawns in freshwater as do resident pikes. The fact that spawning sites of both life-histories are fresh, may be the reason why we did not found differences in egg parameters. We concluded that egg characteristics are mainly influenced by environment

conditions at spawning sites (first of all salinity) where eggs are to be laid, not the conditions in mothers' growth habitats. Differences that were found in egg sizes among sites may be due to settings of specific spawning sites, like the hydrological conditions.

The positive correlation between mother size and egg size in anadromous population shows, that the costs and benefits of anadromous behaviour have an effect on females. Bigger females spawn relatively larger eggs in those populations. Also the egg energy content correlated positively with mother's length only in anadromous populations. This shows that at least for anadromous pike the bigger is better. The reason why there were no correlations with length in fresh water, could be the good nature of those habitats. Because of the trade-off between size and number of eggs, as mother will have higher fitness by producing more smaller eggs (higher fecundity) in benign environment, because even the small offspring will have high survival rate in good environments. Because of that even the big females may spawn smaller eggs.

In future it would be interesting to study if those anadromous fish have specific adaptations to specific spawning sites, which may manifest in higher hatching success and offspring survival in those habitats. In this study the spawning sites were different enough by hydrological conditions to think that this kind of adaptations may have taken place.

Tänuavaldused

Autori eriline tänu kuulub juhendajatele Roland Svirgsdeni väga oluliste nõuannete, näpunäidete, toetuse, soovitude ning abi eest töö koostamisel. Autor tänab Ants Kaasikut ja Eva Lindu statistikaalaste nõuannet osas ning kõiki kaasaaitajaid ja toetajaid Eesti Mereinstituudist. Autor tänab Mehis Rohtlat kalade püüdmise abistamisel ja vanuse määramise nõuannete eest. Perekond Taalile kuulub tänu välitöödel aitamise ja ulalusega varustamise eest. Lisaks kuuluvad autori erilised tänuavaldused tema sõpradele lähedalt ja kaugelt külmalt maalt, teie innustus, toetus ja hommikused kohvitunnid olid väga vajalikud.

Kasutatud kirjandus

- Albert A, Vetemaa M, Saat T. 2006. Laboratory-based reproduction success of ruffe, *Gymnocephalus cernuus* (L.), in brackish water is determined by maternal properties. *Ecology of Freshwater Fish* 15: 105-110.
- Bekkevold D, Jacobsen L, Hemmer-Hansen J, Berg S, Skov C. 2014. From regionally predictable to locally complex population structure in a freshwater top predator: River systems are not always the unit of connectivity in Northern Pike *Esox lucius*. *Ecology of Freshwater Fish* 2: 305-316.
- Berggren H, Nordahl O, Tibblin P, Larsson P, Forsman A. 2016. Testing for local adaptation to spawning habitat in sympatric subpopulations of pike by reciprocal translocation of embryos. *PloS one* 5: DOI: e0154488.
- Berkeley SA, Chapman C, Sogard SM. 2004. Maternal age as a determinant of larval growth and survival in a marine fish, *Sebastes melanops*. *Ecology* 85: 1258-1264.
- Billard R. 1996. Reproduction of pike: gametogenesis, gamete biology and early development. In: *Pike: biology and exploitation* (Craig JF. ed.), pp. 13-43. Chapman and Hall, London.
- Bobe J, Labbe C. 2010. Egg and sperm quality in fish. *General and Comparative Endocrinology* 165: 535-548.
- Bœuf G, Payan P. 2001. How should salinity influence fish growth? *Comparative Biochemistry and Physiology - C Toxicology and Pharmacology* 130: 411-423.
- Bohlin T, Pettersson J, Degerman E. 2001. Population density of migratory and resident brown trout (*Salmo trutta*) in relation to altitude: Evidence for a migration cost. *Journal of Animal Ecology* 70: 112-121.
- Bownds C, Wilson R, Marshall DJ. 2010. Why do colder mothers produce larger eggs? An optimality approach. *Journal of Experimental Biology* 213: 3796-3801.

- Brooks S, Tyler CR, Sumpter JP. 1997. Egg quality in fish: What makes a good egg? Reviews in Fish Biology and Fisheries 7: 387-416.
- Brown NP, Shields RJ, Bromage NR. 2006. The influence of water temperature on spawning patterns and egg quality in the Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus* L.). Aquaculture 261: 993-1002.
- Bry C. 1996. Role of vegetation in the life cycle of pike. In: *Pike: biology and exploitation* (Craig JF. ed.), pp. 45-67. Chapman and Hall, London.
- Bry C, Basset E, Rognon X, Bonamy F. 1992. Analysis of sibling cannibalism among pike, *Esox lucius*, juveniles reared under semi-natural conditions. Environmental Biology of Fishes 35: 75-84.
- Carter AB, Carton AG, McCormick MI, Tobin AJ, Williams AJ. 2015. Maternal size, not age, influences egg quality of a wild, protogynous coral reef fish *Plectropomus leopardus*. Marine Ecology Progress Series 529: 249-263.
- Casselman JM. 1996. Age, growth and environmental requirements of pike. In: *Pike: biology and exploitation* (Craig JF. ed.), pp. 69-101. Chapman and Hall, London.
- Chambers RC, Leggett WC, Brown JA. 1989. Egg size, female effects, and the correlations between early life history traits of capelin, *Mallotus villosus*: an appraisal at the individual level. Fishery Bulletin 87: 515-523.
- Craig JF. 1996. Population dynamics, predation and role on the community. In: *Pike: biology and exploitation* (Craig JF. ed.), pp. 201-217. Chapman and Hall, London.
- Donelson JM, Munday PL, McCormick MI. 2009. Parental effects on offspring life histories: When are they important? Biology Letters 5: 262-265.

- Einum S, Fleming IA. 1999. Maternal effects of egg size in brown trout (*Salmo trutta*): Norms of reaction to environmental quality. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 266: 2095-2100.
- Einum S, Fleming IA. 2000. Highly fecund mothers sacrifice offspring survival to maximize fitness. *Nature* 405: 565-567.
- Einum S, Hendry AP, Fleming IA. 2002. Egg-size evolution in aquatic environments: Does oxygen availability constrain size? *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 269: 2325-2330.
- Einum S, Fleming IA. 2004. Environmental unpredictability and offspring size: Conservative versus diversified bet-hedging. *Evolutionary Ecology Research* 6: 443-455.
- Eklöv P. 1997. Effects of habitat complexity and prey abundance on the spatial and temporal distributions of perch (*Perca fluviatilis*) and pike (*Esox lucius*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 54: 1520-1531.
- Elgar MA. 1990. Evolutionary compromise between a few large and many small eggs: comparative evidence in teleost fish. *Oikos* 59: 283-287.
- Emata AC, Borlongan IG, Damaso JP. 2000. Dietary vitamin C and E supplementation and reproduction of milkfish *Chanos chanos* Forsskal. *Aquaculture Research* 31: 557-564.
- Engstedt O, Engkvist R, Larsson P. 2014. Elemental fingerprinting in otoliths reveals natal homing of anadromous Baltic Sea pike (*Esox lucius* L.). *Ecology of Freshwater Fish* 23: 313-321.
- Engström-Öst J, Lehtiniemi M, Jónasdóttir SH, Viitasalo M. 2005. Growth of pike larvae (*Esox lucius*) under different conditions of food quality and salinity. *Ecology of Freshwater Fish* 14: 385-393.
- Eriksen MS, Bakken M, Espmark Å, Braastad BO, Salte R. 2006. Prespawning stress in farmed Atlantic salmon *Salmo salar*: maternal cortisol exposure and hyperthermia

- during embryonic development affect offspring survival, growth and incidence of malformations. *Journal of Fish Biology* 69: 114-129.
- Feiner ZS, Coulter DP, Guffey SC, Höök TO. 2016. Does overwinter temperature affect maternal body composition and egg traits in yellow perch *Perca flavescens*? *Journal of Fish Biology* 4: 1524-1543.
- Gagliano M, McCormick MI. 2007. Maternal condition influences phenotypic selection on offspring. *Journal of Animal Ecology* 76: 174-182.
- Giesing ER, Suski CD, Warner RE, Bell AM. 2011. Female sticklebacks transfer information via eggs: Effects of maternal experience with predators on offspring. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 278: 1753-1759.
- Green BS. 2008. Maternal effects in fish populations. *Advances in marine biology* 54: 1-105.
- Gregersen F, Vøllestad LA, Olsen EM, Haugen TO. 2009. Sibling-size variation in brown trout *Salmo trutta* in relation to egg size and stream size. *Journal of Fish Biology* 74: 1259-1268.
- Haberman J, Timm T, Raukas A. 2008. Peipsi. Eesti Maaülikooli Põllumajandus- ja Keskkonnainstituut. Eesti Loodusfoto. Tartu. 472 lk.
- Hart PR, Purser GJ. 1995. Effects of salinity and temperature on eggs and yolk sac larvae of the greenback flounder (*Rhombosolea tapirina* Gunther, 1862). *Aquaculture* 136: 221-230.
- Heinimaa S, Heinimaa P. 2004. Effect of the female size on egg quality and fecundity of the wild Atlantic salmon in the sub-arctic River Teno. *Boreal Environment Research* 9: 55-62.
- Hutchings JA. 1991. Fitness consequences of variation in egg size and food abundance in brook trout *Salvelinus fontinalis*. *Evolution* 45: 1162-1168.

- Jepsen N, Beck S, Skov C, Koed A. 2001. Behavior of pike (*Esox lucius* L.) >50 cm in a turbid reservoir and in a clearwater lake. *Ecology of Freshwater Fish* 10: 26-34.
- Johnston TA. 1997. Within-population variability in egg characteristics of walleye (*Stizostedion vitreum*) and white sucker (*Catostomus commersoni*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 54: 1006-1014.
- Jones PE, Senior A, Allibone RM, Closs GP. 2014. Life-history variation in a species complex of nonmigratory galaxiids. *Ecology of Freshwater Fish* 25:174-189.
- Jørgensen AT, Hansen BW, Vismann B, Jacobsen L, Skov C, Berg S, Bekkevold D. 2010. High salinity tolerance in eggs and fry of a brackish *Esox lucius* population. *Fisheries Management and Ecology* 17: 554-560.
- Jüssi I (projekti juht), Mölder M (vastutav täitja). 1993. Saunja ja Haapsalu tagalahe kalastikust. *Ecolink. Estonian Environmental Sciences*. Pärnu.
- Kallasvuo M, Salonen M, Lappalainen A. 2010. Does the zooplankton prey availability limit the larval habitats of pike in the Baltic Sea? *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 86: 148-156.
- Kamler E. 2005. Parent-egg-progeny relationships in teleost fishes: An energetics perspective. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 15: 399-421.
- Karas P, Lehtonen H. 1993. Patterns of movement and migration of pike (*Esox lucius* L.) in the Baltic Sea. *Nordic Journal of Freshwater Research* 68: 72-79.
- Klemetsen A, Amundsen PA, Dempson JB, Jonsson B, Jonsson N, O'Connell MF, Mortensen E. 2003. Atlantic salmon *Salmo salar* (L.) brown trout *Salmo trutta* (L.) and Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.): A review of aspects of their life histories. *Ecology of Freshwater Fish* 12: 1-59.

- Kobler A, Klefoth T, Wolter C, Fredrich F, Arlinghaus R. 2008. Contrasting pike (*Esox lucius* L.) movement and habitat choice between summer and winter in a small lake. *Hydrobiologia* 601: 17-27.
- Kolm N, Goodwin NB, Balshine S, Reynolds JD. 2006. Life history evolution in cichlids 2: Directional evolution of the trade-off between egg number and egg size. *Journal of Evolutionary Biology* 19: 76-84.
- Koops MA, Hutchings JA, Adams BK. 2003. Environmental predictability and the cost of imperfect information: Influences on offspring size variability. *Evolutionary Ecology Research* 5: 29-42.
- Kotakorpi M, Tiainen J, Olin M, Lehtonen H, Nyberg K, Ruuhijärvi J, Kuparinen A. 2013. Intensive fishing can mediate stronger size-dependent maternal effect in pike (*Esox lucius*). *Hydrobiologia* 718: 109-118.
- Kucera CJ, Faulk CK, Holt GJ. 2002. The effect of spawning salinity on eggs of spotted seatrout (*Cynoscion nebulosus*, Cuvier) from two bays with historically different salinity regimes. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 272: 147-158.
- Kume M. 2011. Clutch and egg sizes of two migratory forms of the threespine stickleback *Gasterosteus aculeatus* in Eastern Hokkaido, Japan. *Zoological Studies* 50: 309-314.
- Lagomarsino IV, Francis RC, Barlow GW. 1988. The lack of correlation between size of egg and size of hatchling in the midas cichlid, *Cichlasoma citrinellum*. *Copeia* 4: 1086-1089.
- Laine P, Rajasilta M. 1999. The hatching success of Baltic herring eggs and its relation to female condition. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 237: 61-73.
- Larsson P, Tibblin P, Koch-Schmidt P, Engstedt O, Nilsson J, Nordahl O, Forsman A. 2015. Ecology, evolution, and management strategies of northern pike populations in the Baltic Sea. *Ambio* 44: 451-461.

- Leblanc CAL, Kristjánsson BK, Skúlason S. 2014. The importance of egg size and egg energy density for early size patterns and performance of Arctic charr *Salvelinus alpinus*. *Aquaculture Research*.
- Lehtonen H, Leskinen E, Selen R, Reinikainen M. 2009. Potential reasons for the changes in the abundance of pike, *Esox lucius*, in the western Gulf of Finland, 1939-2007. *Fisheries Management and Ecology* 16: 484-491.
- Ovidio M. 2005. Long range seasonal movements of northern pike (*Esox lucius* L.) in the barbel zone of the River Ourthe (River Meuse basin, Belgium). In *Fifth European Conference on Fish Telemetry*.
- Marshall DJ, Uller T. 2007. When is a maternal effect adaptive? *Oikos* 116: 1957-1963.
- Marshall DJ, Heppell SS, Munch SB, Warner RR. 2010. The relationship between maternal phenotype and offspring quality: Do older mothers really produce the best offspring? *Ecology* 91: 2862-2873.
- Miller LM, Kallemeyn L, Senanan W. 2001. Spawning-site and natal-site fidelity by northern pike in a large lake: mark-recapture and genetic evidence. *Transactions of the American Fisheries Society* 130: 307-316.
- Morinville GR, Rasmussen JB. 2003. Early juvenile bioenergetic differences between anadromous and resident brook trout (*Salvelinus fontinalis*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 60: 401-410.
- Murry B, Farrell J, Schulz K, Teece M. 2008. The effect of egg size and nutrient content on larval performance: implications to protracted spawning in northern pike (*Esox lucius* Linnaeus). *Hydrobiologia* 601: 71-82.
- Nilsson J, Engstedt O, Larsson P. 2014. Wetlands for northern pike (*Esox lucius* L.) recruitment in the Baltic Sea. *Hydrobiologia* 721: 145-154.

- Ojanguren AF, Reyes-Gavilan FG, Brana F. 1996. Effects of egg size on offspring development and fitness in brown trout, *Salmo trutta* L. *Aquaculture* 147: 9-20.
- Ott I, Rakko A. 2008. Kuidas elad Saadjärv? *Eesti Loodus* 7: 40-46.
- Ouellet P, Lambert Y, Berube I. 2001. Cod egg characteristics and viability in relation to low temperature and maternal nutritional condition. *ICES Journal of Marine Science* 58: 672-686.
- Pauwels IS, Goethals PLM, Coeck J, Mouton AM. 2014. Movement patterns of adult pike (*Esox lucius* L.) in a Belgian lowland river. *Ecology of Freshwater Fish* 23: 373-382.
- Pihu E. 1972. Haug I. Levik ja eluviisid. Kasv, vanus, suurus. Kudemine ja viljakus. *Eesti Loodus* 3: 152-158.
- Pihu E, Turovski A. 2003. Pike, *Esox Lucius* (L.). In: *Fishes of Estonia* (Ojaveer E, Pihu E, Saat T. eds.), pp. 152-158. Estonian Academy Publishers. Tallinn.
- Quinn TP, Bond MH, Berge HB. 2015. Use of egg size differences in anadromous (sockeye salmon) and non-anadromous (kokanee) forms of *Oncorhynchus nerka* to infer ancestral origins of a landlocked population. *Ecological Research* 30: 547-554.
- R Core Teaml. 2015. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Regnier T, Bolliet V, Gaudin P, Labonne J. 2013. Bigger is not always better: Egg size influences survival throughout incubation in brown trout (*Salmo trutta*). *Ecology of Freshwater Fish* 22: 169-177.
- Rohtla M. 2015. Otolith sclerochronological studies on migrations, spawning habitat preferences and age of freshwater fishes inhabiting the Baltic Sea. (Doctoral dissertation).

- Rohtla M, Vetemaa M, Urtson K, Soesoo A. 2012. Early life migration patterns of Baltic Sea pike *Esox lucius*. *Journal of Fish Biology* 80: 886-893.
- Savino JF, Stein RA. 1989. Behavior of fish predators and their prey: habitat choice between open water and dense vegetation. *Environmental Biology of Fishes* 24: 287-293.
- Segers FH, Taborsky B. 2011. Egg size and food abundance interactively affect juvenile growth and behaviour. *Functional Ecology* 25: 166-176.
- Segers FH, Taborsky B. 2012. Juvenile exposure to predator cues induces a larger egg size in fish. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 279: 1241-1248.
- Smith CC ja Fretwell SD. 1974. The optimal balance between size and number of offspring. *American Naturalist*: 499-506.
- Svirgsden R, Albert A, Rohtla M, Taal I, Saks L, Verliin A, Kesler M, Hubel K, Vetemaa M, Saat T. 2015. Variations in egg characteristics of ruffe *Gymnocephalus cernua* inhabiting brackish and freshwater environments. *Helgoland Marine Research* 69: 273-283.
- TÜ EMI. 2015a. Siirde-, poolsiirde- ja mageveeliste kalaliikide koelmualade taastamise programm. Tartu: Tartu Ülikooli Eesti Mereinstituut: 83 lk.
- TÜ EMI. 2015b. Poolsiirdekalade kudealad Väinameres ja Liivi lahe põhjaosas: seisund ja kvaliteedi parandamise võimalused. Projekti lõpparuanne. Tartu: Tartu Ülikooli Eesti Mereinstituut: 72 lk.
- Vallin L, Nissling A. 2000. Maternal effects on egg size and egg buoyancy of Baltic cod, *Gadus morhua*: Implications for stock structure effects on recruitment. *Fisheries Research* 49: 21-37.
- Westin L ja Limburg KE. 2002. Newly discovered reproductive isolation reveals sympatric populations of *Esox lucius* in the Baltic. *Journal of Fish Biology* 61: 1647-1652.

Kaudsed viited:

Beacham TD, Murray CB. 1985. Effect of female size, egg size, and water temperature on developmental biology of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) from the Nitinat River, British Columbia. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 42: 1755-1765.

Tanasichuk RW, Ware DM. 1987. Influence of interannual variations in winter sea temperature on fecundity and egg size in Pacific herring (*Clupea harengus pallasii*). Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 44: 1485-1495.

Lisad

Lisa 1. Marja iseloomustavate näitajate ja kala tunnuste vahelised korrelatsioonid

Korrelatsioon	Populatsioon	Koerrelatsioonikordaja	N	p
TL x marja diameeter	Saadjärv	0,488	15	mo
	Peipsi	0,094	24	mo
	Saunja	0,541	33	0,001
	Jaama oja	0,602	26	0,001
	Sauemeri	0,664	21	0,001
TL x marjatera märgmass	Saadjärv	0,306	15	mo
	Peipsi	0,176	24	mo
	Saunja	0,541	33	0,001
	Jaama oja	0,680	26	<0,001
	Sauemeri	0,740	21	<0,001
TL x keskmine marjatera kuivmass	Saadjärv	0,443	15	mo
	Peipsi	0,175	24	mo
	Saunja	0,527	33	0,002
	Jaama oja	0,586	26	0,002
	Sauemeri	0,658	21	0,001
TL x keskmine marjamassi energia sisaldus	Peipsi	0,035	33	mo
	Saunja	-0,090	21	mo
	Jaama oja	0,156	15	mo
	Sauemeri	0,031	26	mo
TL x keskmine marjatera energia sisaldus	Peipsi	0,409	24	mo
	Saunja	0,643	33	0,033
	Jaama oja	0,675	26	0,023
	Sauemeri	0,560	21	mo
TL x keskmine kuivaine sisaldus marjateras	Saadjärv	0,565	15	0,028
	Peipsi	0,064	24	mo
	Saunja	-0,239	33	mo
	Jaama oja	-0,544	26	0,004
	Sauemeri	-0,234	21	mo
TL x ÖSV	Saadjärv	-0,560	15	0,030
	Peipsi	-0,287	24	mo
	Saunja	-0,165	33	mo
	Jaama oja	-0,255	26	mo
	Sauemeri	-0,458	21	0,037
TL x konditsioon	Saadjärv	0,155	15	mo
	Peipsi	-0,136	24	mo
	Saunja	0,447	33	0,009
	Jaama oja	-0,109	26	mo
	Sauemeri	-0,489	21	0,025
TL x vanus	Saadjärv	0,706	15	0,003
	Peipsi	0,679	24	<0,001
	Saunja	0,885	33	<0,001
	Jaama oja	0,613	26	<0,001
	Sauemeri	0,843*	21	<0,001
Vanus x keskmine marja diameeter	Saadjärv	0,199	15	mo
	Peipsi	0,087	24	mo
	Saunja	0,532	33	0,001
	Jaama oja	0,673	26	<0,001
	Sauemeri	0,742*	21	<0,001

Vanus x keskmine marjatera märgmass	Saadjärv	0,279	15	mo
	Peipsi	0,151	24	mo
	Saunja	0,533	33	0,001
	Jaama oja	0,683	26	<0,001
	Sauemeri	0,800*	21	<0,001
Vanus x keskmine marjatera kuivmass	Saadjärv	0,297	15	mo
	Peipsi	0,120	24	mo
	Saunja	0,527	33	0,002
	Jaama oja	0,624	26	0,001
	Sauemeri	0,709*	21	<0,001
Vanus x keskmine marjamassi energia sisaldus	Peipsi	0,470	24	mo
	Saunja	-0,276	33	mo
	Jaama oja	-0,160	26	mo
	Sauemeri	0,024*	21	mo
Vanus x keskmine marjatera energia sisaldus	Peipsi	0,322	24	mo
	Saunja	0,739	33	0,009
	Jaama oja	0,537	26	mo
	Sauemeri	0,699*	21	0,023
Vanus x keskmine kuivaine sisaldus marjateras	Saadjärv	0,138	15	mo
	Peipsi	-0,047	24	mo
	Saunja	-0,213	33	mo
	Jaama oja	0,145	26	mo
	Sauemeri	-0,192*	21	mo
Vanus x ÖSV	Saadjärv	-0,473	15	mo
	Peipsi	-0,256	24	mo
	Saunja	-0,241	33	mo
	Jaama oja	-0,059	26	mo
	Sauemeri	-0,729*	21	<0,001
Vanus x konditsioon	Saadjärv	-0,398	15	mo
	Peipsi	-0,004	24	mo
	Saunja	0,253	33	mo
	Jaama oja	0,160	26	mo
	Sauemeri	-0,480*	21	0,028
Marjatera märgmass x marjatera diameeter	Saadjärv	0,839	15	<0,001
	Peipsi	0,866	24	<0,001
	Saunja	0,900	33	<0,001
	Jaama oja	0,953	26	<0,001
	Sauemeri	0,963	21	<0,001
Marjatera märgmass x kuivaine sisaldus marjateras	Saadjärv	-0,059	15	mo
	Peipsi	0,220	24	mo
	Saunja	-0,501	33	0,003
	Jaama oja	-0,270	26	mo
	Sauemeri	0,051	21	mo
Marjatera kuivmass x marjatera diameeter	Saadjärv	0,887	15	<0,001
	Peipsi	0,883	24	<0,001
	Saunja	0,889	33	<0,001
	Jaama oja	0,922	26	<0,001
	Sauemeri	0,918	21	<0,001
Marjatera kuivmass x kuivaine sisaldus marjateras	Saadjärv	0,207	15	mo
	Peipsi	0,488	24	0,016
	Saunja	-0,249	33	mo
	Jaama oja	-0,063	26	mo
	Sauemeri	0,285	21	mo
Marjatera kuivmass x marjamassi energia sisaldus	Peipsi	0,466	24	mo
	Saunja	-0,322	33	mo
	Jaama oja	-0,251	26	mo
	Sauemeri	0,401	21	mo

Konditsioon x marjatera kuivmass	Saadjärv	0,222	15	mo
	Peipsi	0,128	24	mo
	Saunja	0,429	33	0,013
	Jaama oja	0,212	26	mo
	Sauemeri	-0,172	21	mo
Konditsioon x marjamassi energia sisaldus	Peipsi	0,190	24	mo
	Saunja	0,042	33	mo
	Jaama oja	-0,392	26	mo
	Sauemeri	0,615	21	0,044
Konditsioon x ÕSV	Saadjärv	-0,046	15	mo
	Peipsi	0,190	24	mo
	Saunja	0,023	33	mo
	Jaama oja	0,152	26	mo
	Sauemeri	0,127	21	mo
ÕSV x marja diameeter	Saadjärv	-0,158	15	mo
	Peipsi	0,370	24	mo
	Saunja	-0,227	33	mo
	Jaama oja	-0,064	26	mo
	Sauemeri	-0,415	21	mo

*Sauemere andmetega viidi läbi Spearman'i mitteparameetiline korrelatsioon, sest Sauemere kalade vanus hälbis normaaljaotusest.

Kõikide marjale iseloomulike näitajate puhul on tegemist keskmistega.

mo - mitte oluline

Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja lõputöö üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina, Anett Reilent,

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) enda loodud teose

Anadroomse ja magevee haugi (*Esox lucius*) marjaparametrite võrdlus (Comparisons of egg characteristics among populations of northern pike *Esox lucius* with different life histories),

mille juhendaja on Roland Svirgsden,

1.1.reprodutseerimiseks säilitamise ja üldsusele kättesaadavaks tegemise eesmärgil, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace-is lisamise eesmärgil kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni;

1.2.üldsusele kättesaadavaks tegemiseks Tartu Ülikooli veebikeskkonna kaudu, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace'i kaudu kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni.

2. olen teadlik, et punktis 1 nimetatud õigused jäävad alles ka autorile.

3. kinnitan, et lihtlitsentsi andmisega ei rikuta teiste isikute intellektuaalomandi ega isikuandmete kaitse seadusest tulenevaid õigusi.

Tartus, **22.05.2016**