

Pro gradu –tutkielma

**Eurooppalaisen kuhan (*Sander lucioperca* (L.))
bioenergeettisen mallin rakentaminen ja testaaminen: kasvu
ja ravinnonkulutus**

Tero Matilainen



Jyväskylän yliopisto
Bio- ja ympäristötieteiden laitos

Kalabiologia ja kalatalous

18.3.2008

JYVÄSKYLÄN YLIOPISTO, Matemaattis-luonnontieteellinen tiedekunta

Bio- ja ympäristötieteiden laitos
Kalabiologia ja kalatalous

MATILAINEN TERO, T.: Eurooppalaisen kuhan (*Sander lucioperca* (L.))
bioenergeettisen mallin rakentaminen ja testaaminen:
kasvu ja ravinnonkulutus

Pro gradu:

31 s.

Työn ohjaajat:

Prof. Juha Karjalainen, FK Tapio Keskinen

Tarkastajat:

Prof. Juha Karjalainen, FT Mikko Kiljunen

Tammikuu 2008

Hakusanat: kuha, bioenergeettinen malli, ravinnonkulutus, kasvu

TIIVISTELMÄ

Eurooppalaisen kuhan (*Sander lucioperca* (L.)) kasvua ja ravinnonkulutusta on aiemmin mallinnettu Kitchellin ym. (1977) valkosilmäkuhalle (*Stizostedion vitreum vitreum* (Mitchill)) kehittämällä bioenergeettisellä mallilla sekä tähän malliin pohjautuvalla muunnoksella, koska näiden kahden lajin on ajateltu olevan hyvin samankaltaisia niin fysiologialtaan kuin elintavoiltaan. Petokalana kuha kasvaa nopeasti ja käyttää paljon ravintoa vesistöissä. Merkittävimmät kuhan kasvunopeuteen ja ravinnonkulutukseen vaikuttavat tekijät ovat lämpötila ja kalan koko. Maantieteellisestä sijainnista ja vesistöistä riippuen kuhan kasvu ja ravinnonkulutus voi vaihdella suurestikin. Tämän tutkimuksen tarkoituksena oli kartoittaa kuhan ravinnonkulutuksen muutoksia lämpötilan muuttuessa ja luoda näistä tuloksista eurooppalaiselle kuhalle bioenergeettiseen malliin ravinnonkulutuksen parametrien arvot. Kokeellisista tutkimuksista saadut uudet ravinnonkulutus- sekä hapenkulutusparametrien arvot sijoitettiin malliin. Mallin tarkkuutta testattiin vertaamalla kasvatuskokeissa havaittuja ravinnonkulutuksia ja mallin antamia ennusteita keskenään. Uuden eurooppalaisen kuhan mallin ennusteet olivat hyvin samankaltaisia kuin valkosilmäkuhan mallilla ennustetut ravinnonkulutukset. Ravinnonkulutuksen taso näytti määrävän ennustetarkkuutta; Pienemmillä ravinnonkulutuksilla ennustetut arvot olivat tarkempia kuin suuremmilla ravinnonkulutuksen tasoilla. Uusi eurooppalaisen kuhan bioenergeettinen malli soveltuu hyvin kuhan ravinnonkulutuksen ja kasvun arviointiin.

UNIVERSITY OF JYVÄSKYLÄ, Faculty of Mathematics and Science

Department of Biological and Environmental Science

Fish Biology and Fisheries

MATILAINEN TERO, T.: Construction and validation of bioenergetics model for European pikeperch (*Sander lucioperca* (L.)): Growth and food consumption

Masters of Science Thesis: 31 p.

Supervisors: Prof. Juha Karjalainen, M.Sc. Tapio Keskinen

Inspectors: Prof. Juha Karjalainen, PHd Mikko Kiljunen

January 2008

Key Words: European pikeperch, bioenergetics, growth, food consumption

ABSTRACT

Basics of modelling growth and food consumption for European pikeperch (*Sander lucioperca* (L.)) comes from Kitchell et al. (1977) model for walleye (*Stizostedion vitreum vitreum* (Mitchill)). These two species are thought to be very similar on their physiology and life strategy and therefore walleye model has been used for modelling growth and food consumption of European pikeperch. As a predator in water systems pikeperch use large amount of fish and it has big growth potential. Growth and food consumption of pikeperch are temperature-dependent, but fish size has also significant effect on growth and food consumption. Depending on latitudinal location and watercourse, growth and food consumption of pikeperch can vary widely. Aim of this study was to observe how temperature affects on pikeperch food consumption and create model parameters to bioenergetics model for European pikeperch. Based on experimental research, calculated values of maximum food consumption from growth experiment and oxygen measurement values were fitted to bioenergetics model. The new bioenergetics model was tested by comparing the model predictions to observed food consumption under laboratory conditions. There were similarity between walleye model and new European pikeperch model. Both of these models predicted food consumption rather well when consumption level was low, but the more food consumption level rise the more models predictions were underestimated.

SISÄLTÖ

TIIVISTELMÄ	2
1. JOHDANTO	5
2. AINEISTO JA MENETELMÄT	6
2.1. Kalojen hankinta.....	6
2.2. Koejärjestelyt.....	6
2.3. Kasvatuskokeet.....	7
2.4. Ravinnonkulutuksen, muuntotehokkuuden sekä kasvunopeuden laskeminen.....	7
2.5. Bioenergeettisen mallin rakentaminen	8
2.6. Bioenergeettisen mallin testaaminen.....	10
3. TULOKSET	12
3.1. Ravinnonkulutus.....	12
3.2. Ravinnon muuntotehokkuus.....	13
3.3. Hetkellinen kasvunopeus.....	14
3.4. Bioenergeettinen malli	15
4. TULOSTEN TARKASTELU	20
4.1. Kalojen hankinta ja koejärjestelyt	20
4.2. Kasvatuskokeet.....	20
4.3. Ravinnonkulutus, muuntotehokkuus ja hetkellinen kasvunopeus.....	22
4.4. Bioenergeettinen malli ja sen soveltaminen	23
KIITOKSET	27
KIRJALLISUUS	27

1. JOHDANTO

Kuhan (*Sander lucioperca* (L.)) levinneisyys kattaa lähes koko Euroopan mantereen. Suomessa kuha elää levinneisyytensä pohjoisrajalla. Pohjoisimmat luonnonpopulaatiot Suomessa löytyvät Kemijärven korkeudelta (Colby ja Lehtonen 1994; Lind 1977). Suurien lämpötilaerojen sietokyky on vaikuttanut laajaan levinneisyyteen, sekä osaltaan myös se, että vesistöjen hoitokalan maineen saaneena ja kalastajien suosimana lajina, kuhaa on istutettu vesistöihin, joissa se ei muuten luontaisesti lisääntyisi (Koed 2001).

Kuhan biologia on hyvin tunnettu (Sonesten 1991). Juuri kuoriutuneet poikaset ruokailevat päivänvalossa, mutta tulevat pian valopakoisiksi ja siirtyvät ruokailemaan hämärässä. Ensimmäiset ravintokohteet ovat eläinplanktonia sekä muita selkärangattomia. Pian kuhat kuitenkin siirtyvät kalaravintoon ja usein ravintokalana on kuore (*Osmerus eperlanus*). Kuha on kuitenkin opportunisti ravinnonkäytössään ja ravintokohteet vaihtelevat vesistöjen kalayhteisöjen mukaan (Peltonen ym. 1996, Popova & Sytina 1977, Willemsen 1977). Vaikka kuha on opportunisti ravinnon käytössä, se ei kuitenkaan ruokaile summittaisesti. Popovan & Sytinan (1977) keräämät vatsanäytteet osoittivat kuhien valitsevan saalisaloja koon perusteella. Myöskin Turesson ym. (2002) havaitsivat tämän kokeellisessa tutkimuksessa. Kannibalismi voi olla ensimmäisen kesän poikasten keskuudessa yleistä. Myös vanhemmat ikäluokat voivat käyttää ravinnokseen pienempiä lajitovereitaan (Lappalainen ym. 2006, Willemsen 1977). Yksilön ravinnon kokonaiskulutus ja siten kasvunopeus lisääntyy voimakkaasti lämpötilan mukaan. Tuottavat kuhavesistöt ovat usein tummia ja humuspitoisia ja siten usein kesällä hyvin lämpimiä. Näissä kuhayksilön kasvunopeus on suurinta ja aikuinen kuha voi jopa kaksinkertaistaa massansa kasvukauden aikana (Keskinen ym. 1999).

Kalojen kasvun mittaukset perustuvat yleensä takautuviin ikämäärytyksiin suomuista tai luustosta. Kalojen ravinnonkulutusta taas on perinteisesti tutkittu mahanäytteistä ja sitten arvioitu vatsan tyhjenemisnopeutta koeoloissa mitatun tiedon mukaan evakuaatiomalleilla (Elliot & Persson 1978, Koed 2001, Olson & Mullen 1986). Vatsan tyhjenemisnopeuteen ja ravinnonkulutukseen vaikuttavina tekijöinä on tutkittu kalan kokoa, saalislajeja ja kokoa sekä lämpötilaa (Andersen 1998, Koed 2001). Ravinnonkulutuksen arviointi luonnossa kasvumittauksien ja mahanäytteiden perusteella on kuitenkin hankalaa, koska ympäristömuuttujista, kalan käyttäytymisestä sekä lajien välisistä ja sisäisistä vuorovaikutuksista ei ole tarkkaa tietoa. Evakuaatiomallien heikkous onkin niiden suuri tiedontarve eri muuttujista, joka lisää epävarmuutta malleissa. Lisäksi evakuaatiomalleja on tarjolla suuri määrä, mikä vaikeuttaa oikean mallin valintaa (Hansson ym. 1996, Koed 2001). Evakuaatiomallit vaativat myös hyvin suuren näytemäärän ja ovat tästä johtuen hyvin kalliita luoda.

Jotta saataisiin tarkempaa tietoa kalojen fysiologisista ominaisuuksista sekä niihin vaikuttavista muuttujista, on kehitetty bioenergeettisiä malleja. Näiden mallien tarkoitus on kalayksilön energiatalouden kautta pyrkiä selvittämään ympäristömuuttujien ja ravinnon vaikutusta kasvuun sekä ravinnonkulutukseen. Yksilötasosta voidaan malleja laajentaa koskemaan ainevirtoja kalapopulaatioissa sekä näitä vieläkin laajemmassa mittakaavassa (Hansson ym. 1996). Bioenergeettiset mallit ovatkin keskimäärin luotettavampia työkaluja arvioitaessa koko populaation ravinnonkulutusta kuin evakuaatiomallit (Hansson ym. 1996). Kuten evakuaatiomallit, bioenergeettiset mallitkaan eivät kuitenkaan kykene ottamaan huomioon lajien välisiä ja sisäisiä vuorovaikutuksia, joka saattaa vaikuttaa suuresti kalojen käyttäytymiseen ja täten niiden energiatalouteen.

Tämän työn tarkoituksena oli rakentaa eurooppalaiselle kuhalle bioenergeettinen malli kasvatuskokeiden perusteella. Kokeilla hankittiin tietoa uusiin bioenergeettisen mallin parametreihin ja näitä käytettiin hyväksi mallia validoitaessa. Kokeissa määritettiin myös kuhan maksimiravinnonkulutusarvoja. Kasvatuskokeiden perusteella laskettiin kuhien ravinnon muuntotehokkuus, päivittäinen ravinnonkulutus sekä hetkellinen kasvunopeus. Näillä mittauksilla pyrittiin selvittämään lämpötilan ja kalan koon vaikutusta kuhan kasvuun sekä ravinnonottoon. Kehitetty bioenergeettinen malli validoitiin ennustamalla koeolosuhteissa kasvatettujen kuhien ravinnonkulutusta ja vertaamalla sitä havaittuun. Myös kalan massan vaikutusta mallin ennusteiden luotettavuuteen testattiin, koska massan on havaittu vaikuttavan ennusteiden luotettavuuteen (Bajer ym. 2004a).

2. AINEISTO JA MENETELMÄT

2.1. Kalojen hankinta

Kuhat (35,5-216,6 g) pyydystettiin kesä-syyskuussa 2003 Pohjois- Päijänteestä Vaajavirran alapuolelta (n=32) aktiivivälinein 5-10 metrin syvyydestä sekä Jyväskylästä (n=6) troolaamalla koekalastuksien yhteydessä. Aktiivivälineillä pyydystetyt kalat väsyttiin mahdollisimman varovasti, jotta paineenvaihtelu syvästä vedestä pyydystettäessä ei olisi muodostunut liian suureksi. Kuljetuksen aikana kuhien hapensaanti turvattiin vaihtamalla vettä saavissa säännöllisin välein. Kalat siirrettiin välittömästi pyynnin jälkeen sumppuun odottamaan kokeiden alkua. Heti kun tarvittava määrä kaloja oli saatu koetta varten, ne siirrettiin suoraan Jyväskylän yliopiston bio- ja ympäristötieteiden laitokselle koetiloihin.

2.2. Koejärjestelyt

Kalat sijoitettiin altaisiin yksi kala allasta kohden. Altaiden (24 * 20 * 39 cm) sivustat peitettiin ruskealla kartonkipaperilla ja yläosa peitettiin vanerikansilla. Altaat sijoitettiin hyllykköön, jossa oli viisi eri tasoa. Hyllykön ylimmäisessä osassa oli ilmastusallas, josta vesi johdettiin alapuolella sijaitsevien jakoaltaiden kautta altaisiin. Lisäksi jakoaltaissa oli ilmastus. Veden läpivirtaus näissä oli 0,4-0,5 l / min. Vesi altaisiin tuli porakaivosta. Lämmin- ja kylmävesiputkesta tulevan veden virtausta muuttamalla saatiin lämpötila vastaamaan suunniteltuja koelämpötiloja. Osa kokeista tehtiin rinnakkain, jolloin toiseen jakoaltaaseen asennettiin Lauda -lämmitin, millä tuleva vesi saatiin lämmitettyä vastaamaan korkeampaa koelämpötilaa. Osasto peittämällä minimoitiin häiriötekijät. Osaston sisälle sijoitettiin kaksi loisteputkivalaisinta (2 * 11W). Toinen oli jatkuvasti päällä ja toinen oli kytketty automaattiseen ajastimeen, jolla luotiin vuorokautinen valorytmi: 06.00-22.00 hämärää ja 22.00-06.00 valoisaa. Tällä pyrittiin jäljittelemään luonnonmukaista valaistusta.

Altaisiin siirtämisen jälkeen kuhien annettiin sopeutua kasvatusolosuhteisiin yön yli. Seuraavana päivänä yksilöitä alettiin ruokkimaan tarjoamalla niille joko tuoreita kuolleita tai pakastettuja ahvenia (*Perca fluviatilis*). Ennen kasvatuskokeen alkua kuhia totutettiin allasruokintaan tarvittava aika, jotta kaikki kokeessa olleet yksilöt olisivat syöneet. Kokeeseen valittiin vain yksilöitä, jotka söivät totutusaikana. Kuhayksilöiden syömään oppiminen oli hyvin yksilöllistä. Kuhan koosta ja kylläisyydestä riippuen ravintokaloja tarjottiin sekä kokonaisena että paloina kasvatuskokeissa. Ahvenen palat tarjottiin tikun päähän kiinnitettynä. Kokonaiset ahvenet syötettiin suoraan kädestä tai tikusta.

2.3. Kasvatuskokeet

Kasvatuskokeet tehtiin neljässä eri lämpötilassa (10, 14, 18, 22 °C). Yksi koe kesti 28 vuorokautta. Koejakso jaettiin kahteen 14 vuorokauden jaksoon, jolloin kasvuhavainnot saatiin jokaisesta yksilöstä kaksi. Ennen kokeen alkua kaloja ei ruokittu kahteen vuorokauteen. Kokeen alkaessa kalat nukutettiin neilikkaöljyllä (10 % neilikkaöljy, 90 % alkoholi), jossa seossuhde oli 2 millilitraa nukutusainetta kymmeneen litraan vettä. Ensimmäisen jakson ruokinnan jälkeen kaloja paastotettiin vuorokausi, jonka jälkeen ne nukutettiin ja tehtiin mittaukset. Kalat mitattiin millimetrin tarkkuudella (TL) sekä märkämässä punnittiin 0,1 gramman tarkkuudella. Ennen punnitusta kuhien ihon pinnalta poistettiin ylimääräinen vesi ravistelemalla. Ruokinta aloitettiin punnituspäivänä 18 ja 22 °C:n lämpötiloissa ja alhaisemmissa kasvatuslämpötiloissa punnitusta seuraavana päivänä. Kokeen lopussa tehtiin loppumittaukset sekä –punnitukset edellä mainitulla tavalla.

Kuhille tarjottiin ravintoa 18 ja 22 °C lämpötiloissa kaksi kertaa vuorokaudessa aamu- ja iltapäivisin sekä 10 ja 14 °C lämpötiloissa kerran päivässä aamupäivisin. Joka ruokintakerralla kuhat syötettiin kylläisiksi (*ad libitum*). Maksimaalisen ruokinnan varmistamiseksi jokaisen ruokinnan aikana ravintoa tarjottiin monta eri kertaa ja ruokinnassa käytettiin erikokoisia ahvenia tai niiden paloja. Kuhia syötettiin alhaisissa lämpötiloissa vain kerran vuorokaudessa, koska evakuaationopeus on näissä lämpötiloissa hyvin alhaista. Ruokinnan ajaksi kasvatusosaston etuosa avattiin ja ruokinta tapahtui normaalia oleskeluvalaistusta valoisammassa. Ennen punnitusta ravinto ravisteltiin kuivaksi edellä mainitulla tavalla. Kuhien koosta ja kylläisyydestä riippuen ravinnon annoskoko vaihteli 0,4 - 12,8 gramman välillä. Yhdellä ruokintakerralla syötyjen annosten lukumäärä vaihteli välillä 1 – 15 kpl. Tarvittaessa altaat puhdistettiin ruokinnan jälkeen ja ulosteet poistettiin.

2.4. Ravinnonkulutuksen, muuntotehokkuuden sekä kasvunopeuden laskeminen

Ravinnonkulutus laskettiin syödyn ravinnon määrästä suhteessa kalagrammaa kohden päivässä yhtälöstä

$$C \text{ (g/g/d)} = C / ((W_2 + W_1) / 2) / d \quad (1),$$

jossa

C= ravinnonkulutus koejakson aikana

W_2 = kalan loppumassa (g)

W_1 = kalan alkumassa (g) ja

d = koejakson päivien lukumäärä

Ravinnon muuntotehokkuus laskettiin yhtälöstä

$$FE \text{ (%) } = (W_2 - W_1) / C * 100 \quad (2)$$

ja kalan kasvu laskettiin hetkellisenä kasvunopeutena yhtälöstä

$$G = \ln (W_1 / W_2) \quad (3)$$

Kasvatuslämpötilan vaikutusta ravinnonkulutukseen, muuntotehokkuuteen sekä kasvuun testattiin yksisuuntaisella varianssianalyysillä (ANOVA) eri lämpötilojen kesken. Tarkasteltaessa ravinnon muuntotehokkuutta (FE), aineistolle tehtiin arcsin- muunnos, jotta jakaumien normaalisuusoletus sekä varianssien homogeenisuusoletus täytyivät. Ravinnonkulutuksen (C) sekä hetkellisen kasvunopeuden (G) osalta aineistolle tehtiin logaritimuunnokset, jotta jakaumista saatiin normaaleja. Kokeissa käytetyn jaksotuksen vaikutusta eri lämpötiloissa testattiin kaksisuuntaisella verrannollisten parien t-testillä, koska jaksojen oletettiin olevan toisistaan riippuvaisia. Lisäksi kalan massan vaikutusta ravinnonkulutukseen, muuntotehokkuuteen sekä kasvuun testattiin kaksisuuntaisella riippumattomien otosten t-testillä. Testaamisessa koko aineisto jaettiin kahteen, alkumassaltaan alle sadan gramman ja yli sadan gramman joukkoon.

2.5. Bioenergeettisen mallin rakentaminen

Eurooppalaisen kuhan bioenergeettisen mallin (malli I) rakentamisen pohjana oli valkosilmäkuhalle (*Stizostedion vitreum vitreum* (Mitchill)) tehty malli (Kitchell ym. 1977) (malli II) ja eurooppalaisen kuhan hapenkulutusmittaukset (Jääskeläinen 2005) sekä maksimiravinnonkulutuksen mittauksista saadut tulokset. Kuhien hapenkulutus- ja ravinnonkulutusmittauksiin perustuen luotiin Madison-Wisconsinin Fish Bioenergetics 3.0- ohjelmaan (Hewett & Johnson 1993) eurooppalaiselle kuhalle uudet fysiologiset parametrien arvot hengitykselle sekä ravinnonkulutukselle. Valkosilmäkuhan mallista lainattiin erityistuotteiden ja ulosteiden parametrien arvot eurooppalaisen kuhan malliin. Energiasisältöinä käytettiin valkosilmäkuhalta ja kelta-ahvenenelta (*Perca flavenses*) lainattua arvoa 4186 J/g (Hewett & Johnson 1993).

Koko aineistosta arvottiin satunnaisotos, jolloin noin puolet aineiston kalojen ravinnonkulutushavainnoista (n= 34) käytettiin maksimiravinnonkulutuksen parametrien määrittämiseen ja toinen puoli havainnoista (n= 37) bioenergeettisen mallin testaamiseen. Mallin parametrien laskemiseen ja testaamiseen käytettiin eri yksilöiltä saatuja havaintoja. Maksimiravinnonkulutus laskettiin poimimalla kasvatusjakson ajalta yksittäisen kalan suurin syöty ravintomäärä vuorokaudessa ja tälle päivälle laskettiin kalan massa. Kasvun oletettiin olevan lineaarista.

$$W = W_1 + (W_2 - W_1) / d * d_1 - (W_2 - W_1) / d \quad (4),$$

jossa

W = kalan massa (g) havaintopäivänä

d₁ = havaintopäivä

Taulukko 1. Maksimiravinnonkulutuksen laskemisessa käytetyt yksittäisten kuhien massat (g) sekä ravinnonkulutus (g/g/d) kohden havaintopäivänä.

Lt (°C)	10		14		18		22	
	W ₁ (g)	g/g/d	W ₁ (g)	g/g/d	W ₁ (g)	g/g/d	W ₁ (g)	g/g/d
	191,7	0,055	122,5	0,044	96,9	0,087	73,2	0,086
	193,2	0,015	128,8	0,037	112,6	0,057	88,5	0,087
	116,7	0,056	74,5	0,055	51,1	0,096	91,5	0,133
	118,0	0,032	82,3	0,056	69,7	0,118	105,0	0,089
	77,2	0,041	146,4	0,046	56,6	0,108	125,0	0,130
	78,8	0,079	159,4	0,051	62,1	0,139	133,0	0,102
	99,1	0,056	81,8	0,055	59,5	0,113	100,0	0,135
	98,6	0,050	86,2	0,024	59,4	0,096	145,7	0,095
			118,6	0,038				
			124,5	0,028				

Yksilön havaintopäivän massa ja syödyn ravinnon määrään perustuen sovitettiin iteroimalla epälineaarilla regressioanalyysillä maksimiravinnonkulutukselle eksponentiaalinen lämpötila- ja massaspesifinen funktio (yhtälö 1) (Hewett & Johnson 1993).

$$C_{\max} = CA * W^{CB} * e^{(CQ*T)} \quad (5),$$

jossa

CA= massafunktion y-akselin leikkauspiste

CB= massafunktion käyrän kulmakerroin

CQ= Q₁₀ ravinnonkulutukselle

T= lämpötila (°C)

Jääskeläisen (2005) eurooppalaisen kuhan hapenkulutusmittaukset olivat pohjana laskettaessa hapenkulutusparametrien arvoja. Hapenkulutuksien arvot laskettiin pienille yksilöille (<15 g) laskemalla kolmen kalan hapenkulutuksien keskiarvo tietyssä lämpötilassa. Suuremmille kaloille hapenkulutusarvot laskettiin yksilökohtaisesti. Hapenkulutuksen muutokset massan suhteen tulivat selvästi esille respirometrikoissa ainoastaan 12, 18 ja 24 °C:n lämpötiloissa. Näistä arvoista sovitettiin iteroimalla epälineaarilla regressioanalyysillä fysiologiset parametrien arvot RA, RB ja RQ maksimiravinnonkulutusta vastaavalla tavalla.

$$RA * W^{RB} * e^{(RQ*T)} \quad (6),$$

jossa

RA= massafunktion y-akselin leikkauspiste

RB= massafunktion käyrän kulmakerroin

RQ= Q₁₀ hapenkulutukselle

T= lämpötila (°C)

Ravinnon käsittelystä aiheutunut metabolinen lisäkustannus eli SDA (specific dynamic action) laskettiin hapenkulutusmittauksista käyttämällä vastaruokittuja yksilöitä ja vertaamalla niiden hapenkulutusta paastottuihin yksilöihin vuorokauden ajan kahdessa lämpötilassa (12 ja 18 °C) (Jääskeläinen 2005).

2.6. Bioenergeettisen mallin testaaminen

Rakennettua mallia testattiin vertaamalla ennustettuja ravinnonkulutusarvoja havaittuihin arvoihin (n=37). Valkosilmäkuhan mallin soveltuvuutta eurooppalaisen kuhan ravinnonkulutukseen arviointiin testattiin alkuperäisellä Kitchellin ym. (1977) mallilla sekä Salosen ym. (1996) tästä soveltamalla mallilla (malli III) (Taulukko 4). Kaikkiin bioenergeettisiin malleihin sijoitettiin kasvatuskokeista havaitut yksittäisten kuhien alku- ja loppumassat. Fish Bioenergetics 3.0-ohjelma ennusti havaittuun kalan kasvuun perustuen ravinnonkulutukset eri mallien parametrien arvoilla.

Taulukko 2. Eurooppalaisen kuhan mallin validoinnissa käytettyjen kuhien alku- ja loppumassat (g) sekä syöty ravintomäärä (g) jakson aikana.

Lt (°C)	10			14			18			22		
	W ₁ (g)	W ₂ (g)	g/jakso	W ₁ (g)	W ₂ (g)	g/jakso	W ₁ (g)	W ₂ (g)	g/jakso	W ₁ (g)	W ₂ (g)	g/jakso
	149,8	165,6	52,3	162,8	169,8	34,6	75,4	82,6	32,9	101,6	113,7	61,1
	165,6	164,0	31,7	169,8	179,0	40,7	82,6	90,3	42,8	113,7	143,0	102,0
	213,3	223,5	51,1	141,8	146,8	27,9	140,5	148,7	36,4	185,0	221,8	147,3
	223,5	229,4	46,6	146,8	157,5	43,6	148,7	157,9	49,5	221,8	255,7	132,4
	59,6	59,3	14,8	100,2	102,2	17,0	122,0	142,4	68,1	93,8	92,4	34,3
	59,3	62,5	15,2	102,2	110,0	36,7	142,4	159,2	80,1	92,4	108,2	72,0
	160,1	164,1	30,8	61,4	66,7	20,9	216,5	249,6	90,0	118,8	151,4	108,0
	164,1	164,4	21,3	66,7	70,5	22,4	249,6	285,0	126,5	151,4	194,8	128,3
	35,5	35,7	10,2	160,2	157,3	5,0	147,1	166,6	70,7			
	35,7	37,0	9,9	157,3	160,9	17,1						

Havaittujen ja ennustettujen ravinnonkulutusarvojen välille sovitetiin kaikkiin malleihin lineaarinen regressiosuora

$$y = bx + a, \quad (7)$$

missä

y = ennustettu ravinnonkulutus (g)

b = regressiosuoran kulmakerroin

x = havaittu ravinnonkulutus (g)

a = y-akselin leikkauspiste

Regressiosuoran kulmakertoimen b poikkeavuutta yhdestä ja a:n poikkeavuutta nolasta testattiin t-testillä.

$$|t| = (b - \beta_0) / S.E., \text{ vapausasteilla } df = n - 2 \quad (8)$$

jossa

|t| = t:n itseisarvo

b = regressioyhtälön kulmakerroin

$$\beta_0 = 1$$

S.E. = keskivirhe

Mallien käyttökelpoisuutta mitattiin keskivirheellä (MAE) sekä mallintamistehokkuudella (EF) (Mayer & Butler 1993). Keskivirhe kertoo mallin ennustettujen havaintojen keskimääräisen prosentuaalisen poikkeaman havaituista arvoista ja mallintamistehokkuus kuvaa absoluuttista poikkeamaa havainnoissa. Tämä arvo vaihtelee välillä (-1) - 1 ja mitä suurempi arvo sitä tarkemmin malli ennustaa.

$$\text{MAE} (\%) = 100 * (\sum(|Y_o - Y_p| / |Y_o|)) / n \quad (9),$$

jossa

Y_o = havaitut arvot,

Y_p = ennustetut arvot ja

n = parien lukumäärä,

sekä mallintamistehokkuudella (EF),

$$\text{EF} = 1 - \sum (Y_o - Y_p)^2 / \sum (Y_o - Y_m)^2, \quad (10),$$

jossa

Y_m = havaittujen arvojen keskiarvo.

Bioenergeettisissä malleissa on havaittu olevan systemaattista virhettä (Bajer ym. 2003, Bajer ym. 2004a,b). Mallit aliarvioivat ravinnonkulutusta suurilla kulutuksen tasoilla. Systemaattisen virheen pienentämiseen on kehitetty lineaarinen regressio kasvunopeuden sekä havaitun ja ennustetun ravinnonkulutuksen virheen välille (Bajer ym. 2004b)

$$y = ax - b \quad (11),$$

jossa

y = ennustettu ravinnonkulutus (g/g/d)

x = kasvunopeus (g/g/d).

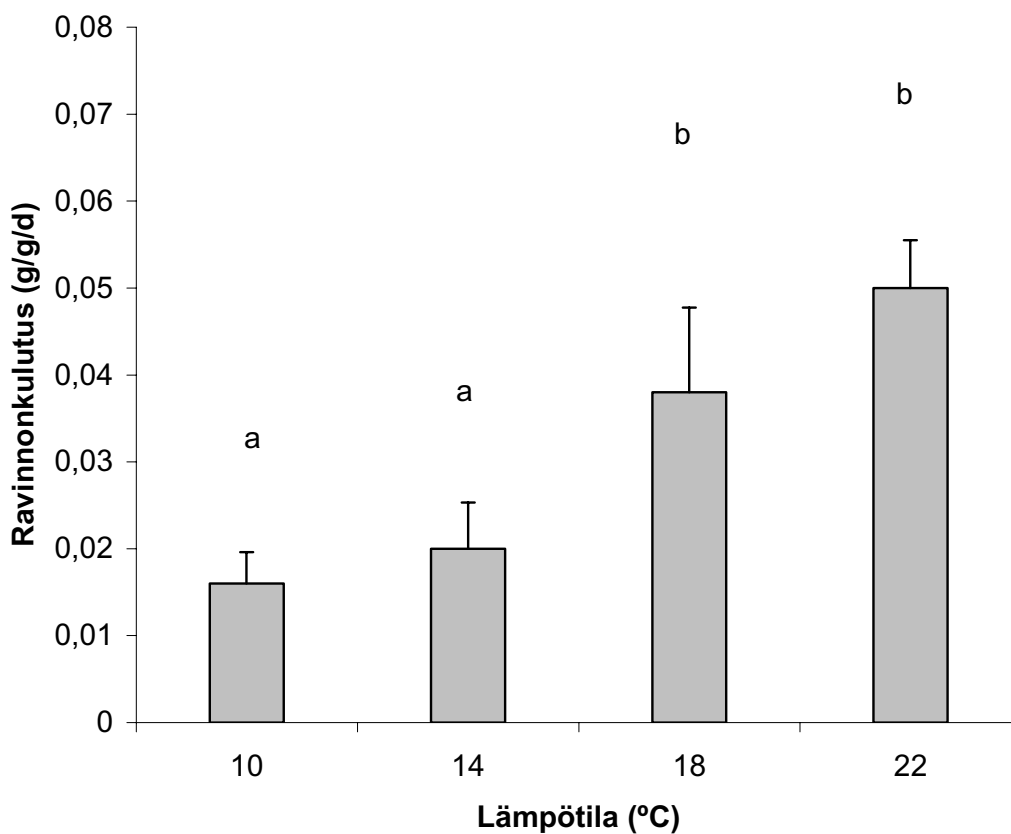
Yhtälön mukaan kasvunopeuteen liittyy ennusteen virheen suuruus. Eurooppalaisen kuhan mallin ennusteita korjattiin tällä yhtälöllä ja tälle mallille (Malli IV) laskettiin myös suhteellinen keskivirhe (yhtälö 9) sekä mallintamistehokkuus (yhtälö 10).

Kalan massan vaikutusta uuden eurooppalaisen kuhan malliin testattiin jakamalla validointiaineisto (taulukko 3) alle 100 gramman ($n=10$) ja yli 100 gramman ($n=27$) kokoryhmiin ja vertaamalla ennustettuja ja havaittuja ravinnonkulutuksia. Molemmille kokoryhmille laskettiin lineaariset regressiosuorat (yhtälö 7) sekä suhteelliset keskivirheet (yhtälö 9) ja mallintamistehokkuudet (yhtälö 10) kuten edellä.

3. TULOKSET

3.1 Ravinnonkulutus

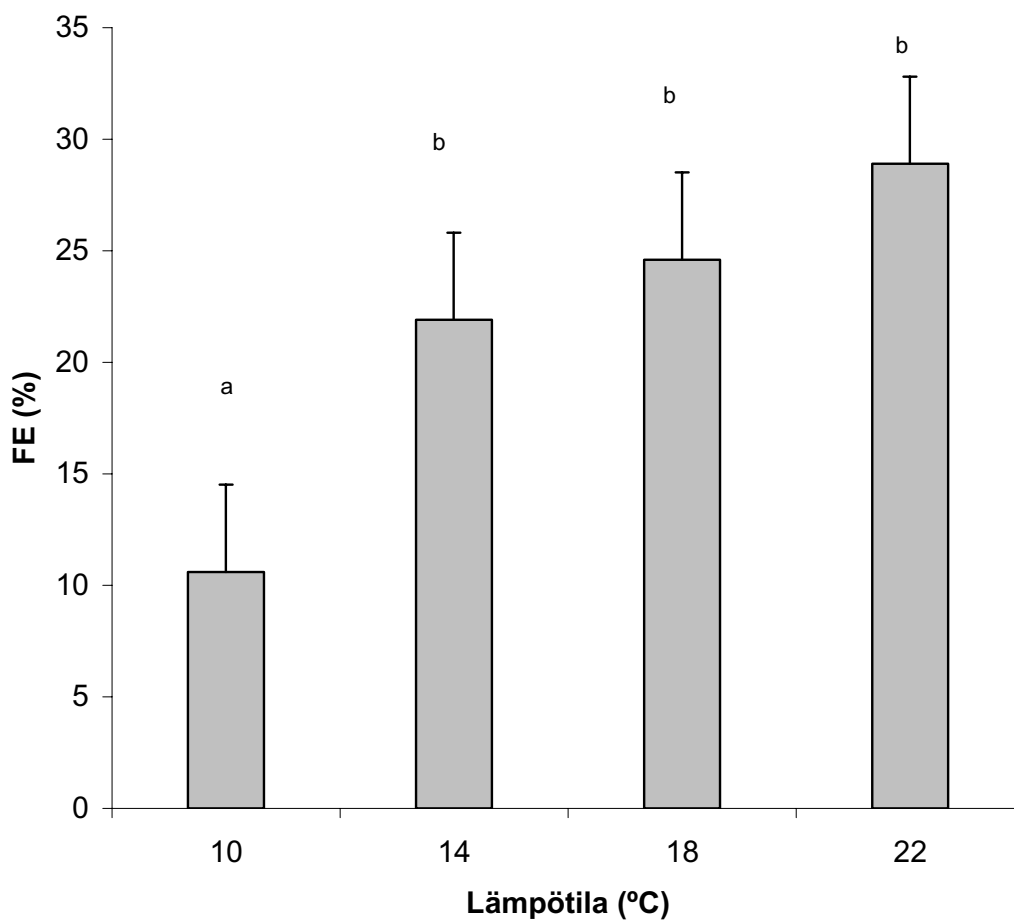
Painoon suhteutettu ravinnonkulutus erosi lämpötilojen kesken (ANOVA, $F=49,043$, $p<0,001$, $df=3$). Kahden ylimmän ja kahden alimman lämpötilan välillä ravinnonkulutuksessa ei kuitenkaan ollut eroa (Kuva 2). Ravinnonkulutus ei eronnut jaksojen kesken yhdessäkään lämpötilassa. Ravinnonkulutus erosi kokoryhmien kesken ($t=2,545$, $p<0,05$, $df=30$) ja pienemmällä (<100 grammaa) kokoryhmällä kulutus oli suurempaa.



Kuva 1. Painoon suhteutettu ravinnonkulutus (g/g/d) neljässä lämpötilassa. Kirjaimet kuvaavat eroja lämpötilojen kesken (eri kirjaimet kuvaavat tilastollisesti merkitseviä eroja). Kuvassa on esitetty myös lämpötilakohtaiset keskihajonnat.

3. Ravinnon muuntotehokkuus

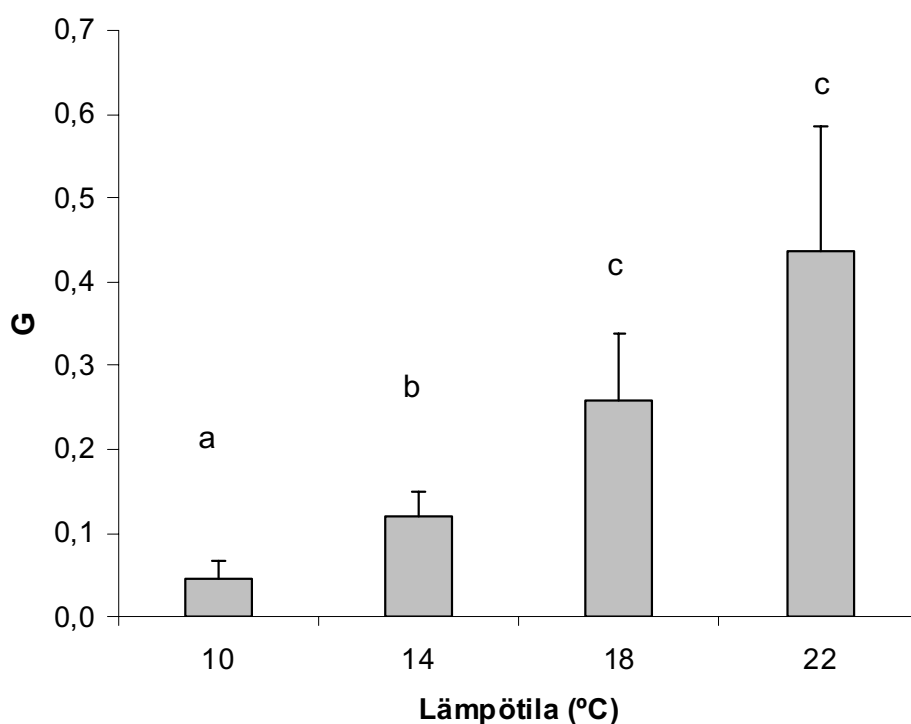
Ravinnon muuntotehokkuus erosi lämpötilojen kesken (ANOVA, $F=19,337$, $p<0,001$, $df=3$). Muuntotehokkuus erosi vain alimmassa lämpötilassa muista (Kuva 4). Ravinnon muuntotehokkuus erosi 18 °C kasvatuslämpötilassa jaksojen kesken (t-testi, $t=5,125$, $p<0,005$, $df=6$) ensimmäisellä jaksolla muuntotehokkuuden ollessa suurempaa. Kokoryhmäluokittelun perusteella kuhan massa ei vaikuttanut muuntotehokkuuteen kasvatuskokeissa ($t= -0,80$, $p>0,05$, $df=30$).



Kuva 2. Ravinnon muuntotehokkuus (FE) neljässä sekä lämpötilakohtaiset keskihajonnat.

3.3. Hetkellinen kasvunopeus

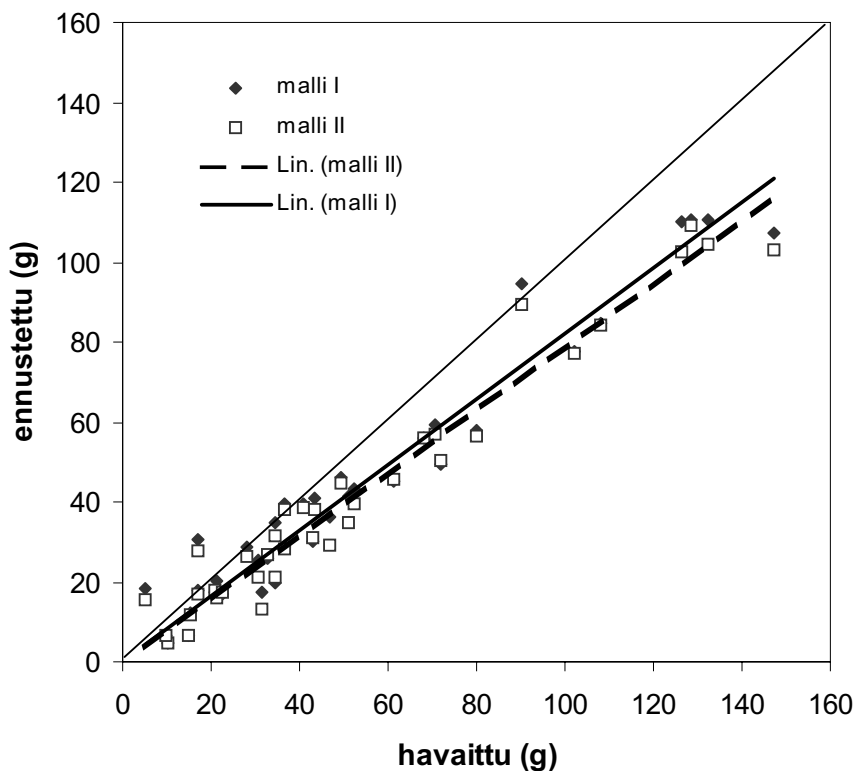
Hetkellinen kasvunopeus erosi eri lämpötilojen kesken (ANOVA, $F=34,932$, $p<0,001$, $df=3$). Hetkellinen kasvunopeus lisääntyi voimakkaasti lämpötilan muuttuessa ja vain kahdessa ylimmässä lämpötilassa (18 ja 22 °C) kasvunopeus ei eronnut toisistaan. Alhaisimmassa lämpötilassa osa kaloista menetti massaansa jommankumman jakson aikana, mutta koko kokeen aikana kasvua tapahtui kaikilla yksilöillä. Kasvunopeus erosi jaksojen kesken 18 °C lämpötilassa (t-testi, $t=2,442$, $p=0,05$, $df=6$) ensimmäisen jakson kasvunopeuden ollessa suurempaa. Kalan koolla ei ollut merkitystä kasvunopeuteen ($t=1,193$, $p>0,05$, $df=30$).



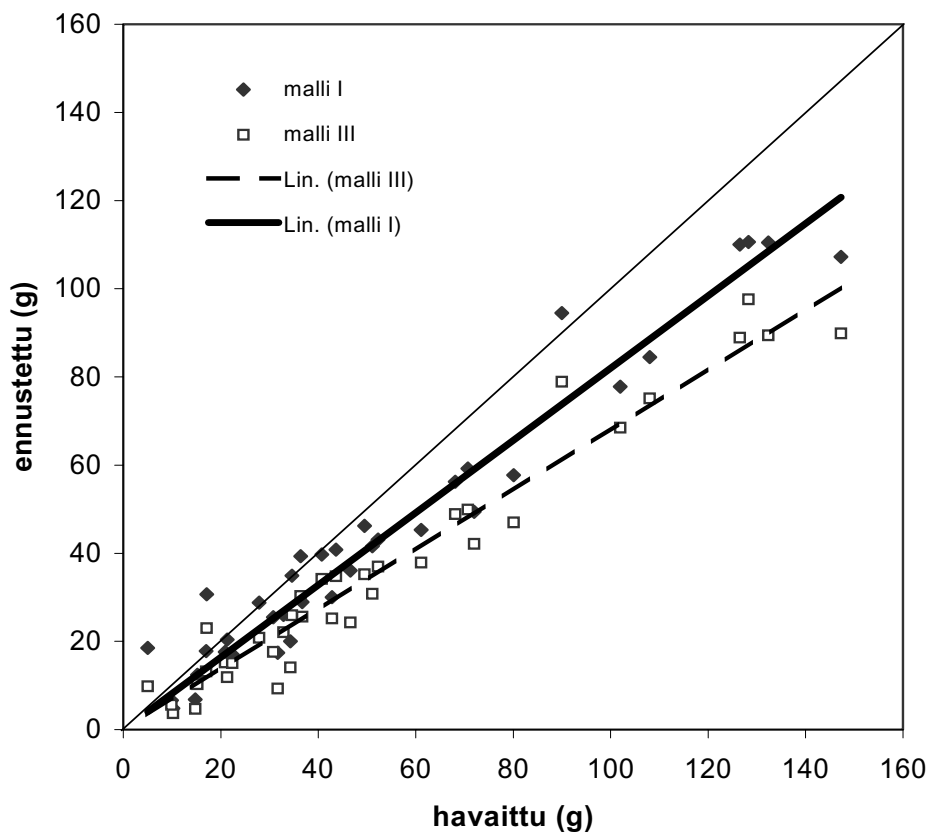
Kuva 3. Hetkellinen kasvunopeus (G) sekä lämpötilakohtaiset keskihajonnat.

3.4 Bioenergeettinen malli

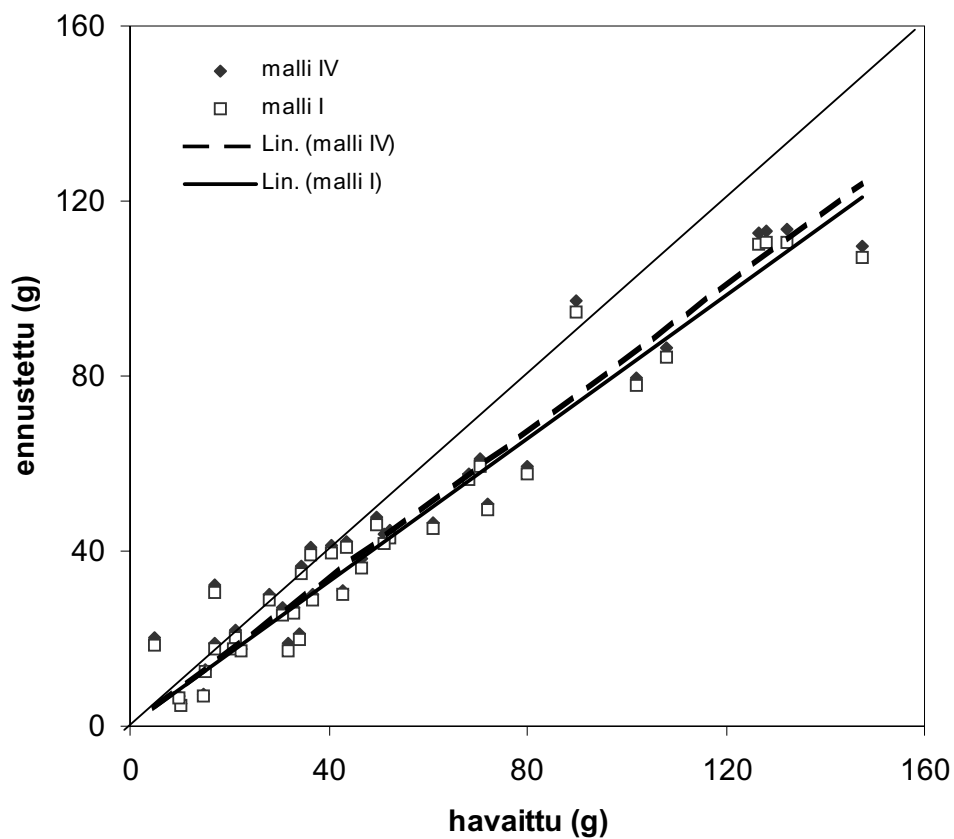
Mallien I ja II ennustustarkkuus oli hyvin samankaltainen (Kuva 4). Mallien I ja II suhteelliset keskivirheet sekä mallintamistehokkuudet eivät poikenneet juurikaan toisistaan (taulukko 3). Malli I ennusti ravinnonkulutuksia paremmin kuin malli III (Kuva 5) ja suhteellinen keskivirhe oli pienempi sekä mallintamistehokkuus suurempi kuin mallissa III. Mallien I ja IV ennustustarkkuus oli hyvin samanlainen (Kuva 6). Suuremmalla ravinnonkulutuksen tasolla malli IV ennusti kuitenkin hiukan paremmin kulutusta. Kaikki neljä mallia aliarvioivat ravinnonkulutusta enemmän suuremmilla kuin pienemmillä ravinnonkulutuksen tasoilla. Mallien suhteelliset keskivirheet sekä mallintamistehokkuudet on ilmoitettu taulukossa 3.



Kuva 4. Mallin I sekä mallin II parametreilla lasketut ennustetut ravinnonkulutukset sekä kokeissa havaitut todelliset kulutukset. Kuvan halkaiseva suora kuvaa tilannetta, jossa havaittu ja ennustettu ravinnonkulutus on sama (1:1-suora). (malli I)= Eurooppalainen kuha ja (malli II)= Kitchell ym. (1977).



Kuva 5. Mallien I ja III parametreilla lasketut ennustetut ravinnonkulutukset sekä kokeissa havaitut todelliset kulutukset. Kuvan halkaiseva suora kuvaa tilannetta, jossa havaittu ja ennustettu ravinnonkulutus on sama (1:1-suora). (malli III)= Salonen ym. 1996) ja (malli I)= Eurooppalainen kuha).



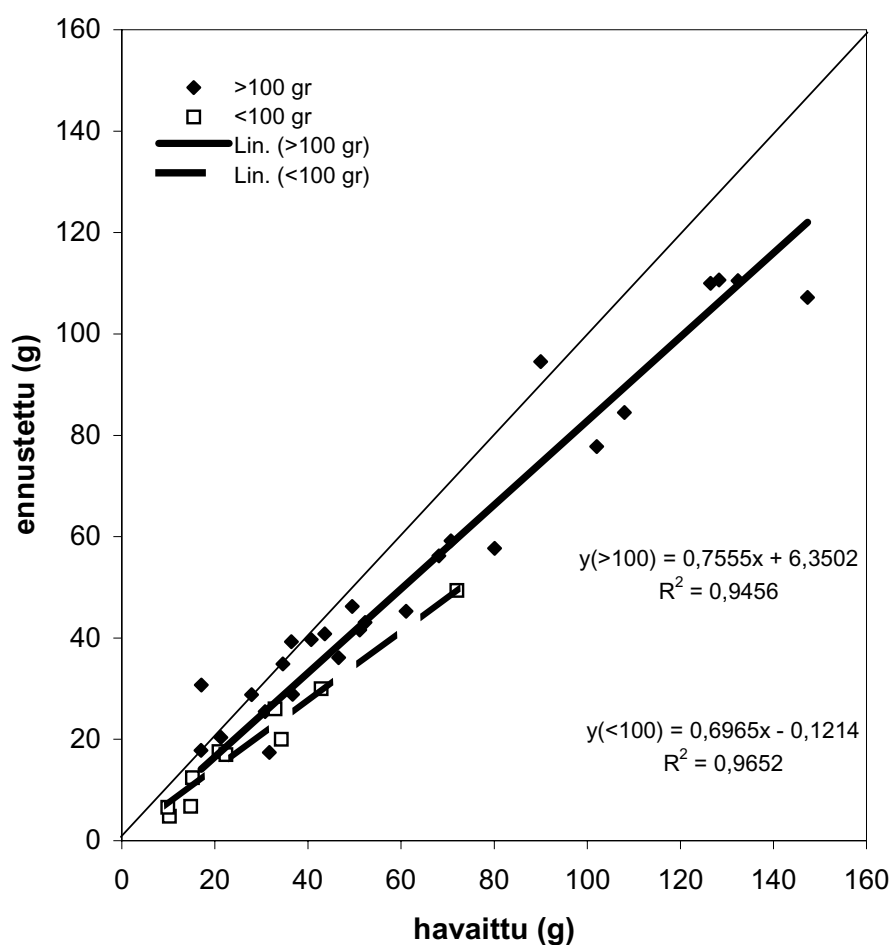
Kuva 6. Mallien I ja IV lasketut ennustetut ravinnonkulutukset sekä kokeissa havaitut todelliset kulutukset. Kuvan halkaiseva suora kuvaa tilannetta, jossa havaittu ja ennustettu ravinnonkulutus on sama (1:1-suora). (malli IV)= Eurooppalainen kuha + Bajerin ym. (2004b) korjaus ($y = -0,331x - 0,0018$) ja (malli I)= Eurooppalainen kuha).

Taulukko 3. Havaittujen ja ennustettujen ravinnonkulutuksille laskettujen lineaaristen regressiosuorien yhtälöiden ($y = bx+a$) parametrien a ja b arvot, näiden keskivirheet (S.E.), selityssasteet (r^2) sekä suhteelliset keskivirheet (MAE) ja mallintamistehokkuudet (EF). Taulukossa esitetty myös kunkin mallin parametrin a poikkeavuus nolasta ja parametrin b poikkeavuus yhdestä (t-testi, ***= $p < 0.001$, n.s.= $p > 0.05$, n=37). Malli I (eurooppalainen kuha), malli II (Kitchell ym. 1977), malli III (Salonen ym. 1996) ja malli IV (eurooppalainen kuha + Bajer ym. 2004b)

	Malli I	Malli II	Malli III	Malli IV
a ± S.E.	2,38 ± 2,03 n.s.	1,34 ± 1,87 n.s.	-0,04 ± 1,73 n.s.	
b ± S.E.	0,79 ± 0,03 ***	0,77 ± 0,03 ***	0,69 ± 0,03 ***	
r^2	0,95	0,95	0,95	
MAE	8,6	14,5	30,0	4,4
EF	0,87	0,84	0,68	0,89

Kuhan massa vaikutti mallin I ennusteisiin. Pienemmällä kokoryhmällä ravinnonkulutusennusteet aliarvioituvat enemmän kuin suuremmalla kokoryhmällä. Suhteellinen keskivirhe (MAE) oli pienemmällä kokoryhmällä 32 % ja mallintamistehokkuus (EF) 0,67. Vastaavat arvot suuremmalla kokoryhmällä olivat 10 % ja 0,86.

Ennustettujen ja havaittujen ravinnonkulutusten välille laskettu lineaariset regressiosuorat kuvaavat mallien kykyä ennustaa ravinnonkulutusta koeoloissa (Taulukko 3). Regressiosuoran kulmakertoimen poikkeamat ($b < > 1$) osoittivat, että kaloilla, joilla ravinnonkulutus oli suurinta kaikki mallit tuottivat liian alhaisia ennusteita ($b < 1$ tilastollisesti erittäin merkitsevä). Selvintä tämä oli mallissa III. Lineaarisen yhtälön parametri a sen sijaan ei poikennut tilastollisesti merkitsevästi nolasta, mikä osoittaa ettei ennustettujen arvojen taso ollut riippuvainen havaituista arvoista.



Kuva 7. Massan vaikutus ennustettuihin ravinnonkulutuksiin mallissa I. Kuvassa näkyvät lasketut lineaariset regressiosuorat ($y(>100)$ = yli 100 grammaa ja $y(<100)$ = alle 100 grammaa) kokoryhmille sekä selityasteet (R^2). Kuvan lävistävä suora kuvaa tilannetta, jossa havaittu ja ennustettu ravinnonkulutus on sama (1:1-suora).

Taulukossa 4 on esitetty eurooppalaisen kuhan bioenergeettisen mallin parametrien arvot. Ravinnon- ja hapenkulutusfunktiot eurooppalaisen kuhan mallissa ovat Fish Bioenergetic 3.0- ohjelman eksponentiaalisen funktion mukaisia (yhtälö 1) (Hewett & Johnson 1993), jossa hapen- ja ravinnonkulutuksen maksimiarvoja ei ole määritetty. Kitchellin ym. (1977) ja Salosen ym. (1996) tästä soveltaman mallin mukaan ravinnonkulutusten ennusteet perustuvat hapen- ja ravinnonkulutusten optimi- ja maksimilämpötiloihin (yhtälö 2). Kaikissa kolmessa mallissa eritystuotteiden ja ulosteiden osuudet oletettiin olevan suhteessa ravinnonkulutuksen määrään (yhtälö 1).

Taulukko 4. Tutkimuksessa käytettyjen bioenergeettisten mallien parametrit

	Malli I	Malli II	Malli III
Ravinnonkulutus			
CA	0.155051	0.25	0.25
CB	-0.045998	-0.27	-0.27
CQ	0.08033	2.3	2.3
CTO	0	22	27
CTM	0	28	33
Hapenkulutus			
RA	0.00107	0.0108	0.0108
RB	-0.019	-0.20	-0.20
RQ	0.058	2.1	2.1
RTO	0	27	33
RTM	0	33	36
ACT	1	1	1
SDA	0.177	0.172	0.172
Eritystuotteet			
FA	0.158	0.158	0.158
FB	-0.222	-0.222	-0.222
FG	0.631	0.631	0.631
UA	0.0253	0.0253	0.0253
UB	0.58	0.58	0.58
UG	-0.299	-0.299	-0.299

4. TULOSTEN TARKASTELU

4.1. Kalojen hankinta ja koejärjestelyt

Aineiston hankinta toteutettiin pääosin aktiivivälinein, jotta kalat olisivat selvinneet mahdollisimman hyvin pyynnistä aiheutuneesta rasituksesta. Myöhäiskesällä kuhien saanti aktiivivälinein oli vaikeaa ja tämän vuoksi osa kokeeseen osallistuvista kaloista jouduttiin hankkimaan troomisaaliista. Pyynnistä tai sumpussa pitämisestä ei aiheutunut kuhille kokeisiin vaikuttavaa stressiä, vaan pääosin ne tottuivat nopeasti allasympäristöön ja söivät hyvin ennen kasvatuskokeiden alkua. Kasvatustilaisiin totuttautumisaikana vain muutamat yksilöt eivät syöneet. Näitä kaloja ei käytetty kokeissa ja ne vietiin takaisin järveen.

Kasvatustilasto eristettiin muusta tilasta mustalla muovilla. Osaston kasvatusaltaat sijaitsivat hyllykössä kolmella eri tasolla. Samalla tasolla sijaitsevien altaiden väleihin laitettiin näköesteet, jotta kalojen käyttäytyminen ei olisi vaikuttanut ravinnonkulutukseen. Myös altaiden päälle laitettiin suojat häiriöiden estämiseksi. Happipitoisuus altaissa pysyi jatkuvasti riittävänä. Tämä varmistettiin sijoittamalla hapettimia jakoaltaisiin ilmastusaltaan lisäksi. Koska kuha on sopeutunut elämään alhaisissa valaistusoloissa, niin kasvatuskokeissa valaistus suunniteltiin siten, että valon määrä altaissa pysyi alhaisena myöskin päiväsaikaan (22.00-06.00). Loisteputkivalaisimet sijoitettiin siten, että kaikki altaat eri tasoilla saivat yhtä voimakkaan valaistuksen. Valoisa ja hämärä jakso olivat samanpituiset kaikissa eri kasvatuslämpötiloissa. Kuhien kasvatuskokeissa on käytetty erilaisia valaistusrytmejä (mm. Nyina-wamwiza ym. 2005, Turesson ym. 2002, Zakeš ym. 2003). Valaistuksen rytmityksellä sekä ruokkimisen ajoittamisella saattaa olla vaikutusta kalojen ravinnonottoon ja siten kasvuun (Noeske & Spieler 1984). Varsinkin kuhalla, joka on hämääksiaktiivinen laji, tällä voi olla merkitystä. Kuhien kasvatuskokeet sekä ruokinta tulisikin toteuttaa alhaisissa valaistuksissa (Luchiari ym. 2006). Eurooppalaisen kuhan kasvatuskokeissa käytetyllä valaistuksen voimakkuudella ja valaistusrytmillä kyettiin jäljittelemään hyvin vastaavia oloja luonnossa eikä näillä havaittu olevan vaikutusta kuhien ravinnonkulutukseen. Kuhat söivät hyvin ja käyttäytyivät rauhallisesti niitä ruokittaessa.

4.2. Kasvatuskokeet

Kasvatuskokeissa pyrittiin käyttämään mahdollisimman laajaa lämpötilaskaalaa, koska kuha on sopeutunut elämään lämpötilaoloiltaan hyvin erilaisissa vesistöissä (Hokanson 1977). Etenkin kuhan levinneisyysalueen pohjoisrajalla vuodenaikojen tuomat muutokset veden lämpötilassa vaikuttavat voimakkaasti kuhan kasvuun ja ravinnonkulutukseen. Kasvatuskokeissa käytetyt lämpötilat noudattelivat Jääskeläisen (2005) tekemien hapenkulutustutkimusten lämpötilaskaalaa (12-24 °C).

Kasvatuskokeet toteutettiin neljässä eri lämpötilassa. 10 °C valittiin alhaisimmaksi kasvatuslämpötilaksi, koska tätä alemman lämpötilan käyttö oli teknisesti vaikeaa toteuttaa. Tässä lämpötilassa kuhien on havaittu ruokailevan aktiivisesti veden lämpötilan noustessa 8-10 °C välille (Popova & Sytina 1977). Myöskin Mooij ym. (1994) ovat esittäneet kuhan aktiivisen ruokailun aloittamiseksi ja kasvun kynnyslämpötilaksi 10 °C. Näitä alhaisemmissa lämpötiloissa kasvua ei juurikaan tapahdu. Kasvatuskokeiden ylimmällä lämpötilalla, 22 °C, ei saavutettu kasvun ja ravinnonkulutuksen optimilämpötilaa, 28 °C (Hokanson 1977, Willemsen 1978). Korkeampia kasvatuslämpötiloja ei käytetty vesityksessä ilmenneiden ongelmien vuoksi. Suomen kesäaikaisissa vesien lämpötiloissa ei kuitenkaan juuri tämän korkeampia lämpötiloja esiinny, joten kasvatuskokeiden lämpötilaskaala vastasi hyvin tilannetta luonnossa.

Ennen kokeiden alkua kuhia totutettiin riittävä aika, jotta kaikilla kokeissa olleilla yksilöillä oli sama ravitsemustilanne. Kaikissa koelämpötiloissa mukana olleet yksilöt olivat syöneet hyvin ennen kokeita. Punnituksessa kuhille tehtiin nukutuksen jälkeen ravistelukuivatus. Tämän tekivät kaksi henkilöä, jotta punnitustapahtuma tapahtui samanlaisilla kaikkien kasvatuskokeiden aikana. Nukutuksen aikana kuhien ei havaittu ulostavan, joten kaksi vuorokautta oli riittävä aika syödyn ravinnon poistumiseen suolesta. Koedin (2001) kokeissa ravinnon poistumiseen suolesta tarvittava aika kasvatuskokeiden kahta alhaisinta lämpötilaa vastaavissa oloissa vaihteli alle vuorokaudesta yli kolmeen vuorokautta aikuisilla kuhilla. Kuhan massa vaikutti evakuaationopeuteen enemmän kuin pituus. Koed (2001) havaitsi evakuaationopeuden olevan kuhalla suhteellinen ravinnon määrään ja nopeampaa kuin monella muulla lajilla.

Kasvatuskokeissa ruokinnassa koeyksilöille tarjottiin aina ensimmäisenä kokonaisia kaloja. Tämän jälkeen siirryttiin asteittain pienempiin, pilkottuihin kalanpalasiin. Kokonaisia kaloja ja pilkottuja kalanpaloja heiluteltiin tikun päässä koeyksilön edessä. Samantyylistä ruokintatekniikkaa suuremmilla kuhilla on käyttänyt myös Koed (2001). Kuhilla oli yksilöllisiä eroja siinä, minkä kokoisia ravintokohteita ne söivät. Osa kuhista söi pieniä, tikun nokasta tarjottuja ahvenen paloja, mutta ei kokonaisia ahvenia. Osa taas söi kokonaisia ahvenia, mutta ei tarjottuja ahvenen paloja. Ahvenen paloilla ruokittaessa pyrittiin kuhille antamaan ahvenen kaikkia osia, jotta ravinto vastaisi kokonaisen kalan energiamäärää. Ahvenella, kuten myös muilla kaloilla energiapitoisuus on huomattavasti korkeampi lihaksistossa kuin sisäelimeissä tai luustossa (Craig 1977). Ruokinnan ajaksi suljettu kasvatusosasto avattiin ja ruokinta tapahtui normaalissa huonevalaistuksessa. Tällä ei näyttänyt olevan vaikutusta kuhien ruokahuuon, vaan osa kuhista tuli jopa altaan etuosaan odottamaan ruokintaa. Ahven valittiin kuhille ravinnoksi, koska se on hyvin yleinen ravintokohde kuhilla (mm. Keskinen & Marjomäki 2004).

Kuhien, kuten myös monen muun predaattorin, ravinnonkulutukseen ja kasvunopeuteen vaikuttaa merkittävästi kalan koko (Hewett & Johnson 1993, Vehanen ym. 1998). Kaikki kokeissa käytetyt kuhat olivat nuoria, immatuuereja yksilöitä. Tämän kokoisilla kuhilla oli mahdollista saada luotettavia tuloksia ravinnon vaikutuksista kalan kasvuun eri lämpötiloissa, koska kaikki ylimääräinen energia käytetään vain somaattiseen kasvuun.

Yksi kasvatuskoe kesti 28 vuorokauden ajan. Koe jaettiin kahteen 14 vuorokauden jaksoon. Jaksotuksen tarkoituksena oli lisätä havaintojen määrää sekä havainnoida muuttuuko ravinnonkulutus tai kasvu 28 vuorokautta kestävä kokeen aikana. Kaikissa kasvatuslämpötiloissa oli tyypillistä ensimmäiselle jaksolle, että muuttujien hajonta oli suurempaa kuin toisella jaksolla. Tämä viittaa kuhien tottuneen allasympäristöön ajan myötä paremmin ja paremmin. Ensimmäisten kasvatusjaksojen suuremmalla hajonnalla ei kuitenkaan ollut vaikutusta bioenergeettisen mallin ennusteisiin, koska jaksokeskiarvot olivat hyvin samansuuruisia. 18 °C koelämpötilassa jaksokeskiarvot erosivat merkitsevästi toisistaan muuntotehokkuuden sekä kasvunopeuden osalta. Ensimmäisen jakson keskiarvot olivat näissä suuremmat. Aineiston tarkastelun perusteella tähän saattoi olla syynä hienoinen kompensatiokasvu tai punnituksessa tapahtuneet mittausvirheet. Ravinnonkulutuksen osalta jaksot eivät kuitenkaan eronneet toisistaan. Testattujen bioenergeettisten mallien ravinnonkulutuksen ennusteet saattoivat näiden havaintojen osalta hiukan yliarvioitua, koska kasvun lisääntyessä myös ravinnonkulutus lisääntyy, vaikka näin ei tapahtunut 18 °C koelämpötilassa. Muutoin kasvatuskokeet noudattelivat laadittua tutkimussuunnitelmaa ja onnistuivat hyvin.

4.3 Ravinnonkulutus, muuntotehokkuus ja hetkellinen kasvunopeus

Ravinnon evakuaationopeuden ja siten ravinnonkulutuksen määrän on havaittu riippuvan ravinnon energiapitoisuudesta (Jobling 1980). Kokeissa kuhia ruokittiin ahvenilla, joiden energiasisältönä käytettiin kelta-ahvenelta lainattua arvoa 4186 J/g (Hewett & Johnson 1993). Ravinnonkulutus olisi tuskin kasvanut, vaikka kuhia olisi ruokittu niiden muilla tärkeillä kuhan ravintokohteilla, muikulla (*Coregonus albula*) tai kuoreella, koska näiden energiasisällöt ovat lähes samat (Karjalainen ym. 1997). Kokeissa olleet kalat söivät hyvin eri kokoisia annospaloja. Ravintokohteen koolla ei kuitenkaan ole havaittu olevan vaikutusta evakuaationopeuteen (Andersen 1998, Bromley 1988, Koed 2001) eli evakuaationopeus on suhteellinen ravinnon määrään. Vaikkakin kuhien on havaittu valitsevan saalisikohteensa ravintotarjonnan olleessa runsasta, niin tällä ei ole merkitystä evakuaationopeuteen. Syy tähän saaliin valitsemiseen on mahdollisesti saalistuksen optimointi ja kustannuksien vähentäminen (Turesson ym. 2002). Kasvatuskokeissa tuli ilmi selvästi yksilökohtaiset erot ravinnonkäyttötottumuksissa; koeyksilöiden välillä oli eroja, kuinka suuria syödyt ravintokohteet olivat suhteessa kuhan kokoon.

Kuhien päivittäinen ravinnonkulutuksen määrä kasvatuskokeissa nousi lähes lineaarisesti lämpötilan kasvaessa. Keskimääräinen päivittäinen ravinnonkulutus eri kasvatustilastoissa vaihteli välillä 0,016 ja 0,050 g/g/d (kuva 2). Käytetyllä ravinnon energiapitoisuudella tämä on tarkoittaa 67-209 J/g/d. Ravinnonkulutus oli yleisesti katsottuna ensimmäisellä jaksolla hiukan suurempaa kuin toisella jaksolla, mutta ei eronnut merkittävästi jaksojen kesken. Kuhien päivittäiset maksimiravinnonkulutukset kahdessa ylimmässä lämpötilassa olivat kaksi ja alimmissa lämpötiloissa jopa kolme kertaa suurempia verrattuna jaksojen keskimääräisiin päivittäisiin ravinnonkulutuksiin (taulukko 2).

Popova & Sytina (1977) arvioivat kuhan päivittäisen ravinnonkulutuksen olevan aikuisilla kuhilla jopa yli viisi prosenttia omasta massasta. Kasvatuskokeissa yksittäiset päivittäiset ravinnonkulutukset vaihtelivat 0,9-7,9 %:n välillä riippuen lämpötilasta. Keskimääräinen päivittäinen ravinnonkulutus korkeimmassa käytetyssä lämpötilassa oli noin viisi prosenttia. Suhteelliseen ravinnonkulutukseen vaikuttaa lämpötilan lisäksi myös kalan massa. Massan lisääntyessä suhteellinen ravinnonkulutus pienenee. Esimerkiksi Willemsenin (1978) kokeissa päivittäinen ravinnonkulutus oli 13 senttimetriä pitkillä kuhilla 32 °C lämpötilassa 10,7 % omasta massastaan.

Ravinnon muuntotehokkuuteen vaikuttavat merkittävimmin lämpötila ja ravinnonkulutus (Zakeš ym. 2003). Muuntotehokkuus kasvaa lämpötilan ja ravinnonkulutuksen lisääntyessä ja alkaa laskea optimilämpötilan yläpuolelle mentäessä. Muuntotehokkuuden kasvun voimakkuus lämpötilan ja ravinnonkulutuksen myötä riippuu lajista (Allen & Wootton 1982, Azevedo ym. 1998, Cui & Wootton 1988). Kuhalla muuntotehokkuus nousi hiukan mitä korkeampiin lämpötiloihin mentiin. Kasvatuskokeiden perusteella havaittiin, että 10 °C lämpötilassa kuha ei vielä kykene hyväksikäyttämään ravintoa parhaalla mahdollisella tavalla. Kuitenkin jo 14 °C koelämpötilassa ravinnon muuntotehokkuus oli kaksi kertaa suurempi kuin 10 °C:ssa (kuva 4). Ravinnon muuntotehokkuus ei eronnut kolmen ylimmän kasvatustilaston kesken, vaikka ravinnonkulutus lisääntyi. Alimmassa koelämpötilassa hajonta oli erittäin suurta ja osa kaloista jopa menetti massaansa jommankumman jakson aikana. Kuitenkin kokeen loppuessa kaikki yksilöt olivat lisänneet massaansa. Tämän kokeen tulokset tukevat Mooij ym. (1994) arvioita aktiivisen ruokailun ja kasvun alkamisesta 10 °C:ssa. Kasvatuskokeet

kuitenkin osoittivat, että 10 °C ei kuitenkaan vielä ole edullinen eurooppalaiselle kuhalle ravinnon hyödyntämisen suhteen.

Ravinnon muuntotehokkuus ylimmässä koelämpötilassa oli lähes 30 prosenttia. Maksimaalisesti ruokittaessa ravinnon muuntotehokkuus on pienempää kuin ruokittaessa keskimääräisellä tasolla, jolloin kala käyttää ravinnon hyväkseen huomattavasti paremmin. Zakeš ym. (2003) havaitsivat kuhien kasvatuskokeissa, että syötettäessä ravintoa keskimääräisellä tasolla kuha hyväksikäyttää ravinnon parhaiten. Myös kirjolohella (*Oncorhynchus mykiss*) tämä tuli Bureaun ym. (2006) tutkimuksessa selkeästi esiin. Kuhia ruokittiin tässä työssä 10 ja 14 °C koelämpötiloissa kerran vuorokaudessa sekä 18 ja 22 °C koelämpötilassa kahdesti vuorokaudessa. Ravintoa tarjottiin vain kerran vuorokaudessa alhaisissa lämpötiloissa, koska tällöin ravinnon evakuaationopeus on paljon hitaampaa kuin korkeammassa lämpötiloissa (Koed 2001). Phillips ym. (1998) sekä Zakeš ym. (2003) ja Zakeš ym. (2006) eivät havainneet ruokintakertojen määrällä olevan vaikutusta ravinnon muuntotehokkuuteen kuhalla. Myöskään tässä tutkimuksessa ruokintojen määrä ei vaikuttanut muuntotehokkuuteen.

Ravinnon muuntotehokkuus kasvatuskokeissa 2-3 -vuotiailla kuhilla ylimmässä kasvatuslämpötilassa oli noin 30 prosenttia. Tosin alhaisemmalla ruokintatasolla olisi mahdollisesti saavutettu hiukan suurempi hyötysuhde. Salosen ym. (1996) arviot vuositasolla luonnossa olivat samansuuruisia kuin kasvatuskokeiden korkeimmassa lämpötilassa saavutetut tulokset. Kasvatuskokeiden perusteella heidän arvio ravinnon muuntotehokkuudesta kuhalla Suomen vesistöissä näyttäisi olevan liian suuri. Malli aliarvioi ravinnonkulutusta, jolloin muuntotehokkuus yliarvioituu. Willemsenin (1978) mukaan ravinnon muuntotehokkuus alkaisi kuhalla laskea vasta 28 °C lämpötilassa maksimaalisesti ruokittaessa.

Yleisesti tiedetään, että kuhan kasvu korreloi voimakkaasti lämpötilan mukaan (Lappalainen ym. 2005) . Luonnonvesissä lämpötilan lisäksi kuhan kasvunopeuteen on havaittu vaikuttavan myös järven rehevyystaso, koko, syvyys sekä veden väri. Keskinen ja Marjomäki (2003) havaitsivat, että matalissa ja tummissa vesistöissä on usein enemmän sopivaa ravintoa tarjolla sekä vuosittainen lämpötilasumma suurempi kuin syvissä ja kirkaissa vesistöissä, jolloin kuhan saalistusmenestys sekä kasvu ovat parempia kuin oligotrofisissa vesistöissä. Kasvatuskokeilla selvitettiin lämpötilan vaikutusta kuhien kasvuun. Kuhien kasvunopeus muuttui voimakkaasti lämpötilan mukaan. Alhaisimmassa, 10 °C lämpötilassa, kuukauden aikana tapahtunut suhteellinen massan lisäys oli keskimäärin vain muutamia prosentteja. Ylimmässä 22 °C kasvatuslämpötilassa massan lisäys kuukauden koejakson jälkeen oli keskimäärin yli 50 prosenttia. Suurin yksittäinen massan lisäys oli tuona aikana oli lähes 80 prosenttia. Kasvatuskokeissa ei yleisesti ottaen havaittu kasvunopeuden heikkenemistä kokeen jälkimmäisellä puoliskolla. Vain 18 °C koelämpötilassa kasvunopeus pieneni jälkimmäisellä jaksolla (kuva 1). Jos kokeita olisi jatkettu pidempään, niin odotettavissa olisi ollut kasvunopeuden hidastuminen. Zakeš ym. (2003) havaitsivat kokeissaan kuhien kasvunopeuden kääntyvän laskuun neljän viikon jälkeen ruokittaessa kaloja suurilla tai vastaavasti alhaisilla ravintomäärillä. Voimakkainta kasvunopeuden hidastuminen oli juuri suurilla ravintomäärillä.

4.4. Bioenergeettinen malli ja sen soveltaminen

Testatut bioenergeettiset mallit II sekä III perustuvat 2-tyypin yhtälöihin (Hewett & Johnson 1993), jotka kuvaavat massa- ja lämpötilaspesifistä hengitysnopeutta sekä maksimiravinnonkulutusta. Malli I perustuu 1-tyypin eksponentiaalisiin yhtälöihin (Hewett

& Johnson 1993), koska kokeilla ei saavutettu kuhan fysiologista optimilämpötilaa ravinnon- ja hapenkulutukselle.

Kitchellin ym. (1977) malli (malli II) ennusti lähes yhtä tarkasti ravinnonkulutuksia kuin uusi eurooppalaisen kuhan malli (malli I) (Taulukko 4). Ainoastaan suuremmilla ravinnonkulutuksen määrillä mallin II ennusteet olivat hiukan epätarkempia kuin mallissa I (Kuva 4). Verrattuna Salosen ym. (1996) malliin (malli III), uusi eurooppalaisen kuhan malli ennusti ravinnonkulutuksia huomattavasti tarkemmin. Mallissa III lämpötilaparametrien arvoja oli nostettu vastaamaan eurooppalaisen kuhan optimimaksimilämpötiloja (Taulukko 4). Lämpötilaparametrien muuttaminen mallissa III muuttaa yhtälön muotoa sekä sen tasoa. Mitä korkeammat lämpötila-arvot sitä enemmän ravinnonkulutus aliarvioituu, koska Fish Bioenergetics 3.0- ohjelma ennustaa ravinnonkulutuksen tiettyä osuutena maksimikulutuksesta käytetyissä lämpötiloissa. Lämpötila-arvojen muuttaminen perustuu kirjallisuustietoihin (Hokanson 1977, Marshall 1977), joissa on esitetty optimi- ja maksimilämpötilojen eroja näiden kahden sukulaislajin välillä.

Kuhan massalla näytti olevan vaikutusta uuden mallin antamiin ravinnonkulutusennusteisiin ja malli ennustikin suuremmalla kokoryhmällä hiukan paremmin ravinnonkulutusta. Varsinaisen mallin parametreihin kalojen koolla ei ollut vaikutusta, koska eri kasvatusryhmien kokovaihtelu oli hyvin samanlainen. Kitchell ym. (1977) havaitsi kelta-ahvenella suhteellisen ravinnonkulutuksen (g/g/d) pienenevän mitä suurempi kala oli kyseessä. Massariippuvuus tuli selkeimmin esiin 1-50 grammaisten kalojen välillä. Tämän suuremmilla yksilöillä ravinnonkulutuksen pieneneminen oli hyvin vähäistä. Kasvatuskokeissa käytetyt kuhat olivat pääasiassa suurempia kuin 50 grammaa. Kalan koolla ei kuitenkaan ollut vaikutusta ravinnon muuntotehokkuuteen eikä kasvunopeuteen, joten Kitchellin ym. (1977) havainnot massariippuvuudesta näyttäsivät pitävän paikkansa myös eurooppalaisella kuhalla.

Jokaisessa kolmessa testatussa bioenergeettisessä mallissa ennustustarkkuus aliarvioitui sitä enemmän mitä suurempi ravinnonkulutuksen taso oli. Kaikissa testatuissa bioenergeettisissä malleissa ennustetut ravinnonkulutukset aliarvioituivat enemmän suuremmilla ravinnonkulutuksien tasoilla, kuin alhaisemmilla ravinnonkulutuksilla. Bioenergeettisissä malleissa onkin havaittu olevan systemaattista virhettä (Bajer ym. 2003, Bajer ym. 2004a, 2004b). Bajer ym. (2003) ja Bajer ym. (2004a) havaitsivat ravinnonkulutuksen tason vaikuttavan mallien ennustamistarkkuuteen. He esittivätkin, että nykyiset bioenergeettiset mallit eivät kykenisi ottamaan huomioon ravinnonkulutuksesta aiheutuvaa muutosta parametrien F, U ja SDA arvoissa. Ravinnonkulutuksen tason ollessa korkea mallit aliarvioivat em. kustannuksia ja näin ollen kasvu yliarvioituu. Vastaavasti pienillä ravinnonkulutuksen tasoilla kustannukset yliarvioituvat ja kasvu aliarvioituu. Bajer ym. (2004b) demonstroivat tämän kirjoahvenella (*Pomoxis annularis*) ja totesivat heidän kokeissaan ravinnonkulutuksen tason selittävän 80 % ravinnonkulutuksen ja kasvun ennustusvirheestä. Tässä tutkimuksessa testattiin heidän käyttämää lineaarista korjausyhtälöä, joka huomioi kasvunopeuden sekä havaitun ja ennustetun kulutuksen virheen. Korjausyhtälön sisällyttäminen uuteen eurooppalaisen kuhan malliin pienensi sen ennustusvirhettä ja paransi mallintamistehokkuutta (Kuva 6). Onkin perusteltua olettaa Bajerin ym. (2003, 2004a, 2004b) havaintojen pitävän paikkansa. Koska ravinnon absorptiotehokkuus riippuu kalan koosta sekä lämpötilasta (Kelso 1972, Zakeş & Karpinski 1999), myös eurooppalaisen kuhan mallin arviot ravinnonkulutuksesta sekä kasvusta seuraavat näitä muuttujia.

Ravinnonkulutuksesta aiheutunut lisääntynyt hapenkulutus (SDA) voi vaihdella suurestikin kalan koon, ravinnon sekä lämpötilan mukaan (Beamish & Trippel 1990). On myös kuitenkin todettu, että SDA ei välttämättä aina vaihtele näiden tekijöiden suhteen. Mm. Fu ym. (2005) eivät havainneet ravinnon määrällä tai ruokailun jaksottamisella olevan merkitystä SDA:n määrään kissakalalla (*Silurus meridionalis*). Tämä osoittaa miksi bioenergeettisiä malleja rakennettaessa tulisi olla huolellinen kirjallisuuslainausten ja koesuunnittelun kanssa.

Trudelin & Rasmussenin (2006) havaintojen mukaan aktiivisuusparametri saattaa olla tekijä, joka heikentää bioenergeettisten mallien ennusteiden luotettavuutta. Kalojen aktiivisuudesta aiheutuvien kustannusten arviointi etenkin luonnossa on hankalaa ja tämä voi aiheuttaa virhettä mallien ennusteissa. Trudel & Rasmussen (2006) esittävät, että malleja rakennettaessa, jopa laboratorio-olosuhteissa, voi aktiivisuusparametri tuoda virhettä malliin. He epäilevät aktiivisuuskustannuksen kasvavan allasolosuhteissa ravinnon määrän kasvaessa, jolloin tämä tulisi huomioida mallinnustyössä. Yleensä on ajateltu aktiivisuustekijän olevan vakio malleja rakennettaessa, koska kalat ovat kokeissa pienissä altaissa ja eivät joudu ponnistelemaan ravintonsa eteen. Lisäksi on epäilty, että aktiivisuudesta aiheutuneet kustannukset voivat vaihdella lajien kesken eri tekijöistä riippuen. Ohlberger ym. (2005) havaitsivat kahdella eri särkikalalla olevan eroja aktiivisuuskustannusten määräytymisessä. Heidän havainnoissaan karpپی (*Cyprinus carpio*) kulutti merkittävästi enemmän energiaa kuin särki (*Rutilus rutilus*) uidessaan samalla vauhdilla. Aktiivisuuden aiheuttamiin kustannuksiin näillä kahdella eri lajilla vaikuttivat eri tekijät. Karpilla uimavauhti ja särjellä massa vaikuttivat eniten lisääntyneeseen hapenkulutukseen. Eurooppalaisen kuhan mallin rakentamisessa ja validoinnissa käytettiin aktiivisuusparametrin arvoa 1, jonka oletettiin kuvaavan rutiinimetaboliatasoa koeolosuhteissa.

Kirjallisuuslainaukset muilta lajeilta malleja kehitettäessä ovat hyvin kyseenalaisia, koska eri lajien fysiologiset ominaisuudet saattavat vaihdella erilaisilla ympäristötekijöiden muuttuessa. Vaikka herkkyysanalyysyjä on tehty mallien eri parametreille ja niiden on todettu soveltuvan eri sukulaislajeille, niin kaikkien lajien kohdalla tämä ei välttämättä pidä paikkaansa (Trudel ym. 2004). Lisäksi mallien parametrien kirjallisuuslainauksissa tulisi olla tarkkana koeolosuhteiden samankaltaisuuden kanssa. Lajien elinstrategia voi myös vaikuttaa bioenergeettisten mallien parametreihin, kuten Ohlberger ym. (2005) ja Trudel ym. (2004) demonstroivat.

Suomen vesistöissä kuhakannoilla on todettu olevan hyvin erilaisia kasvunopeuksia eri vesistöjen välillä (Keskinen & Marjomäki 2003). Tällöin myös ravinnonkulutuksen määrät vaihtelevat eri vesistöissä. Keskinen & Marjomäen (2003) mukaan nopeakasvuimmilla kuhakannoilla on usein ravintoa paremmin saatavilla ja ravinnon etsimisestä aiheutuneet kustannukset ovat tällöin pienemmät. Aktiivisuuden vaikutuksista kalojen kasvuun on kirjallisuudessa ristiriitaista tietoa. Joblingin (1994) mukaan nopeampikasvuiset kalat olivat myös aktiivisempia. Rennie ym. (2005) kuitenkin havaitsivat kelta-ahvenella nopeampikasvuisemman kannan olevan vähemmän aktiivinen ja ravinnonkulutuksen olevan alhaisempi. Lisäksi vesistöissä ilmenevät paikalliset olosuhteet vaikuttaa merkittävästi kustannuksiin, joita aktiivisuudesta aiheutuu. Aktiivisuusparametrin arviointi luonnonolosuhteissa onkin hyvin hankalaa, koska kalojen käyttäytymistä on hyvin vaikea ennustaa.

Arvioitaessa kuhan ravinnonkulutusta sekä kasvua luonnossa, kehitettyä mallia tulisi soveltaa vesistöihin, joiden lämpötilaolosuhteet vastaavat kokeissa käytettyjä. Mallia kehitettäessä ei käytetty hyvin alhaisia eikä korkeita lämpötiloja. Näiden lämpötilojen

ulkopuolelle mentäessä mallin ennustamistarkkuudesta ei ole tietoa. Suomen vesistöissä veden lämpötila laskee talven ajaksi alhaisimman käytetyn koelämpötilan, 10 °C, alle. Tämä vaikuttaa kuhan aineenvaihduntaan, mutta myös ravintokohteiden aineenvaihduntaan sekä siten energiasisältöön (Craig 1977). Kylmän veden ravinnonkulutuksesta ei siis näiden kokeiden perusteella saatu tietoa ja näissä olosuhteissa ravinnonkulutukset onkin estimoitava, joko kehitetyn mallin pohjalta tai keräämällä vatsanäytteitä. Kasvukauden ulkopuolinen ravinnonkulutus on kuitenkin pientä verrattuna kasvukauden aikaiseen ravinnonkulutukseen, joten sillä tuskin on suurta merkitystä mallin ennusteisiin. Kasvatuskokeiden perusteella havaittiin päivittäisessä ravinnonkulutuksessa olevan suuria eroja. Kuhien päivittäinen ravinnonkulutus vaihteli paljon yhden kasvatuslämpötilan sisällä. Sovellettaessa populaatiotasolle, bioenergeettisen mallien avuksi apuna tulisi käyttää luonnosta kerättyjä vatsanäytteitä, jotta saadaan tarkempaa tietoa vuosittaisesta ravinnonkulutuksen vaihtelusta. Vatsanäytteitä tulee kerätä mahdollisimman kattavasti eri ajanjaksoina. Bioottiset tekijät, mm. lajien väliset (kilpailu, saalistaja-saalis vuorovaikutus) ja lajin sisäiset vuorovaikutukset ovat tekijöitä, jotka vaikuttavat ravinnonkulutukseen ja kasvuun. Lisäksi vesistöissä vaikuttavat ympäristötekijät osaltaan vaikuttavat kalojen käyttäytymiseen ja tätä kautta kasvuun ja ravinnonkulutukseen. Evakuaatioanalyysit tulisikin validoida laboratorio-olosuhteissa (Karjalainen ym. 1997, Koed 2001)

Ravintokohteen energiasisältö muuttuu luonnossa vuodenaikojen mukaan (Hartmann & Brandt 1995), mikä saattaa vaikuttaa ravinnonkulutukseen. Talvisin kalat voivat joutua saalistamaan enemmän kuin mitä saattaisi odottaa, jotta niiden energiantarve tyydyttyisi, koska tällöin saaliskohteen energia-arvo on alhaisin. Alhaisemmilla ravinnon energiapitoisuuksilla kalat joutuvat syömään enemmän kuin suuremmilla energiapitoisuuksilla säilyttääkseen massansa. Kasvatuskokeissa ravintona käytettyjen ahventen energiasisältö oletettiin samaksi kaikissa lämpötiloissa, koska ne olivat pyydetty kasvukauden aikaan. Myös kuhien lihaksiston energiapitoisuus oletettiin vakioksi, koska kaikki kokeissa käytetyt kuhat pyydettiin kasvukaudella. Näistä johtuen kokeissa tapahtunut kasvu alhaisissa lämpötiloissa saattoi olla hiukan suurempaa kuin vastaavissa lämpötiloissa luonnossa.

Eurooppalaisen kuhan malli kehitettiin nuorilla, immatuureilla yksilöillä. Mallilla ennustettaessa aikuisten tai poikasten ravinnonkulutusta tulisi kiinnittää huomiota aineenvaihdunnan muutoksiin kalan koon muuttuessa. Aikuisten ja poikasten yksilöiden kasvua ja ravinnonkulutusta arvioitaessa voidaan käyttää valkosilmäkuhan parametreja (Hewett & Johnson 1993) Aikuisilla yksilöillä myös energian allokoituminen sukutuotteisiin voi olla merkittävä osa energiabudjettia. Poikasilla taas jo elintavat ja ravinto ovat hyvin erilaisia kuin vanhemmilla lajitovereillaan.

Eurooppalaisen kuhan ravinnonkulutuksen ja kasvun aiemmat arviot ovat perustuneet malliin II, joka on kehitetty valkosilmäkuhalle. Vaikka valkosilmäkuhan onkin todettu olevan hiukan viileämmän veden laji kuin eurooppalainen kuha (Marshall 1977), niin uuden mallin tuloksien perusteella näyttäisi siltä, että eurooppalaisen kuhan ravinnonkulutus ei suuresti poikkea valkosilmäkuhasta (kuva 5). Käytetyllä lämpötilavälillä mallin II ja uuden eurooppalaisen kuhan mallin ennusteet näyttivät käyttäytyvän hyvin samankaltaisesti. Mallin III lämpötilaparametrien muuttamisesta aiheutunut funktion tason ja muodon muutos, vaikutti ennusteiden epätarkkuuteen.

Eurooppalaiselle kuhalle kehitetyt uudet malliparametrit ravinnonkulutukselle sekä hapenkulutukselle ovat ensiaskel kehitettäessä bioenergeettistä mallia kuhalle. Jatkossa tulisikin tehdä mittauksia em. muuttujille lämpötilojen ääripäissä. Hapenkulutuksen aiheuttamien kustannusten vaikutuksia tulisi mitata erikokoisilla kaloilla. Myös

ravinnonkulutuksen myötä muuttuvien erityistuotteiden määrien mittauksia tulisi tehdä, koska nykyisessä mallissa nämä parametrien arvot ovat kirjallisuudesta lainattuja. Ravinnonkulutuksen aiheuttamaa hapenkulutuksen määrää tulisi eurooppalaisen kuhan osalta selvittää tarkemmin sekä arvioida koituuko allasolosuhteissa aktiivisuuden muutoksista nykyisiä arvioita enemmän kustannuksia.

Bioenergeettisiä malleja sovelletaan nykyään hyvin monissa eri käyttötarkoituksissa. Malleja käytetään tutkittaessa kalapopulaatioiden ravinnonkulutuksia, kasvua sekä saastuksen aiheuttamia vaikutuksia kalayhteisössä (Kershner ym. 1998, Quist ym. 2002). Malleja käytetään myös arvioitaessa biomanipulaation vaikutuksia ainevirtoihin vesistöissä (mm. Mehner ym. 1998, Horppila ym. 1998). Ne soveltuvat hyvin vesiviljelytutkimukseen. Vesiviljelytutkimuksessa voidaan arvioida ravinnonkulutuksen sekä kasvun lisäksi esimerkiksi ympäristökuormituksia (McDonald ym. 1999). Mallien perusteella voidaan tehdä myös kannattavuuslaskelmia (Koskela ym. 2005). Bioenergeettiset mallit perustuvat useimmiten yksilön energiabudjettiin (esim. Kitchell ym. 1977). Malleja sovellettaessa laajemmissa käyttötarkoituksissa (mm. Tarvainen ym. 2002) tulisikin olla tietoinen mallien virheiden lähteistä ja niiden suuruuksista ja käyttää tarvittaessa virhetermejä korjaamaan ennusteita.

KIITOKSET

Ohjaajilleni Tapio Keskiselle ja Juha Karjalaiselle, Juha Jääskeläiselle sekä Juha Ahooselle yhteistyöstä sekä kaikille kuhien pyyntiin osallistuneille.

KIRJALLISUUS

- Allen J.R.M. & Wootton R.J. 1982. The effect of ration and temperature on the growth of three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus* L.- J. Fish. Biol. 20 (4): 409-422.
- Andersen N. G. 1998. The effect of meal size on gastric evacuation in whiting. – J. Fish Biol. 52: 743-755.
- Azevedo P.A., Cho C.Y., Leeson S. & Bureau D.P. 1998. Effects of feeding level and water temperature on growth, nutrient utilisation and waste outputs of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). – Aquat. Living Resour. 11: 227-238.
- Bajer P.G., Whitley G.W., Hayward R.S. & Zweifel R.D.S. 2003. Laboratory evaluations of two bioenergetic models applied to yellow perch: identification of a major source of systematic error. – J. Fish Biol. 62: 436-454.
- Bajer P.G., Whitley G.W. & Hayward R.S. 2004a. Widespread consumption-dependent systematic error in fish bioenergetics models and its implications. – Can. J. Fish. Aquat. Sci. 61: 2158-2167.
- Bajer P.G., Hayward R.S., Whitley W.G. & Zweifel R. 2004b. Simultaneous identification and correction of systematic error in bioenergetic models: demonstration with white crappie (*Pomoxis annularis*) model. – Can. J. Fish. Aquat. Sci. 61: 2168-218.
- Beamish F.W.H. & Trippel E.A. 1990. Heat increment: a static or dynamic dimension in bioenergetic models? – Trans. Am. Fish. Soc. 119: 649-661.
- Bromley P.J. 1988. Gastric digestion and evacuation in whiting, *Merlangius merlangus* (L.). – J. Fish Biol. 33: 331-338.

- Bureau D.P., Hua K. & Cho C.Y. 2006. Effects on feeding level on growth and nutrient deposition in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss* Wallbaum) growing from 150 to 600 g.– Aquacult. Res. 37 (11): 1090-1098.
- Colby P.J., & Lehtonen H. 1994. Suggested causes for the Collapse of Zander, *Stizostedion lucioperca* (L.), populations in Northern and Central Finland through comparisons with north American Walleys, *Stizostedium Vitreum* (Mitchill). – Aqua Fennica 24 (1): 9-20.
- Craig J.F. 1977. The Body Composition of Adult Perch, *Perca fluviatilis* in Windermere, with Reference to Seasonal Changes and Reproduction. - J. Anim. Ecol. 46 (2):617-632.
- Cui Y. & Wootton R.J. 1988. Bioenergetics of growth of a cyprinid, *Phoxinus phoxinus* (L.) – the effect of ration and temperature on growth rate and efficiency. – J. Fish Biol. 33 (5): 763-773.
- Elliot J.M. & Persson L. 1978. The estimation of daily rates food consumption for fish. – J. Anim. Ecol. 47: 977-991.
- Fu S J., Xie X.J. & Cao Z.D. 2005. Effect of feeding level and feeding frequency on specific dynamic action in *Silurus meridionalis*. – J. Fish Biol. 67 (1): 171-181.
- Hewett S.W. & Johnson B.L. 1993. Fish Bioenergetics 3.0. Center for Limnology, University of Wisconsin-Madison.
- Hansson S., Rudstam L.G., Kitchell J.F., Hildén M., Johnson B.L. & Peppard P.E. 1996. Predation rates by North Sea cod (*Gadus morhua*) – predictions from models on gastric evacuation and bioenergetics. – ICES J. Mar. Sci. 53:107-114.
- Hartmann K.J. & Brandt S.B. 1995. Estimating energy density of fish. – Trans. Am. Fish. Soc. 124: 347-355.
- Hokanson K.E.F. 1977. Temperature requirements of some percids and adaptations to the seasonal temperature cycle. – J. Fish. Res. Board Can. 34: 1524-1550.
- Horppila J., Peltonen H., Malinen T., Luokkanen E. & Kairesalo T. 1998. Top-down or bottom-up effects by fish: Issues concern in biomanipulation of lakes. – Rest. Ecol. 6 (1): 20-28.
- Jobling M. 1980. Gastric evacuation in plaice, *Pleuronectes platessa* L.: effects of dietary energy level and food consumption. – J. Fish Biol. 19: 245-257.
- Jobling M. 1994. Fish bioenergetics. Chapman & Hall., London.
- Jääskeläinen J. 2005. Eurooppalaisen kuhan (*Sander lucioperca*(L.)) bioenergeettisen mallin rakentaminen ja testaaminen: aineenvaihdunnan mittaaminen. – Pro gradu – tutkielma, Jyväskylän yliopisto.
- Karjalainen J., Miserque D. & Huuskonen H. 1997. The estimation of food consumption in larval and juvenile fish: experimental evaluation of bioenergetics models. – J. Fish Biol. 51: 39-51.
- Kelso J.R.M.1972. Conversion, maintenance and assimilation for walleye, *Stizostedion vitreum vitreum*, as affected by size, diet and temperature. – J. Fish. Res. Board Can. 29: 1181-1192.

- Kershner M.W., Schael D.M., Knight R.L., Stein R.A. & Marschall E.A. 1998. Modelling sources of variation for growth and predatory demand of Lake Erie walleye (*Stizostedion vitreum*), 1986-1995. – Can. J. Fish. Aquat. Sci. 56: 527-538.
- Keskinen T., Marjomäki T., Valkeajärvi P., Salonen S. & Helminen H. 1999. Kuhakantojen hoito Keski-Suomessa. Nykytila ja kehittämissuunnitelma. Kala- ja riistahallinnon julkaisu nro 37, 46 s.
- Keskinen, T. & Marjomäki, T.J. 2003. Growth of pikeperch in relation to lake characteristics: total phosphorus, water colour, lake area and depth. – J. Fish Biol. 63: 1274-1282.
- Keskinen T. & Marjomäki T.J. 2004. Diet and prey size spectrum of pikeperch in lakes in central Finland. – J. Fish Biol. 65: 1147-1153.
- Kitchell J.F., Stewart D.J. & Weininger D. 1977. Applications of a bioenergetics model to yellow perch (*Perca flavescens*) and walleye (*Stizostedion vitreum vitreum*). – J. Fish. Res. Board Can. 34: 1922-1935.
- Koed A. 2001. The effects of meal size, body size and temperature on gastric evacuation in pikeperch. – J. Fish Biol. 58: 281-290.
- Koskela J., Setälä J., Saarni K. & Kankainen M. 2005. Esiselvitys kuhan kasvatuksen mahdollisuuksista. – RKTL, Kala- ja Riistaraportteja nro 348.
- Lappalainen J., Malinen T., Rahikainen M., Vinni M., Nyberg K., Ruuhijärvi J. & Salminen M. 2005. Temperature dependent growth and yield of pikeperch, *Sander lucioperca*, in Finnish lakes. – Fish. Man. and Ecol. 12 (1): 27-35.
- Lappalainen J., Olin M. & Vinni M. 2006. Pikeperch cannibalism: effects of size, abundance and condition. – Ann. Zool. Fennici 43: 35-44.
- Lind E.A. 1977. A review of pikeperch (*Stizostedion lucioperca*), Eurasian perch (*Perca fluviatilis*), and ruff (*Gymnocephalus cernua*) in Finland. – J. Fish. Res. Board Can. 34: 1684-1695.
- Luchiari A.C., de Morais F.,A. Freire, Koskela J. & Pirhonen J. 2006. Light intensity preference of juvenile pikeperch *Sander lucioperca* (L.). - Aquacult. Res. 37 (15): 1572–1577.
- Marshall T.R. 1977. Morphological, physiological, and ethological differences between walleye (*Stizostedion vitreum vitreum*) and pikeperch (*S. lucioperca*). – J. Fish. Res. Board Can. 34: 1515-1523.
- Mayer D.G. & Butler D.G. 1993. Statistical validation. – Ecological Modelling 68: 21-23.
- McDonald M.E., Tikkanen C.A., Axler R.P., Larsen C.P. & Host G. 1999. Fish simulation culture model (FIS-C): A bioenergetics based model for aquacultural wasteload application. – Aquacult. Eng. 15 (4): 243-259.
- Mehner T., Mattukat F., Bauer D., Voigt H. & Benndorf J. 1998. Influence of diet shifts in underyearling fish on phosphorus recycling in a hypertrophic biomanipulated reservoir. – Freshw. Biol. 40 (4): 759-769.
- Mooij W.M., Lammens E.H.R.R. & van Densen W.L.T. 1994. Growth rate of 0+ fish in relation to temperature, body size and food in shallow eutrophic Lake Tjeukemeer. – Can. J. Fish. Aquat. Sci. 51: 516-526.

- Noeske T.A. & Spieler R.E. 1984. Circadian feeding time affects growth of fish. – Trans. Am. Fish. Soc. 113: 540-544.
- Nyina-wamwiza L., Xu X.L., Blanchard G. & Kestemont P. 2005. Effect of protein, lipid and carbohydrate on growth, feed efficiency and body composition of pikeperch, *Sander lucioperca* fingerlings. – Aquacult. Res. 36: 486-492.
- Ohlberger J., Staaks G., van Dijk P.L. M & Hölker F. 2005. Modelling energetic costs of swimming. – J. Exp. Zool. 303A: 657-664.
- Olson R.J. & Mullen A.J. 1986. Recent developments for making gastric evacuation and daily ration determinations. – Env. Biol. Fish. 16: 183-191.
- Peltonen H., Rita H. & Ruuhijärvi J. 1996. Diet and prey selection of pikeperch (*Stizostedion lucioperca* (L.)) in lake Vesijärvi analysed with a logit model. – Ann. Zool. Fennici 33: 481-487.
- Phillips T. A., Summerfelt R.C. & Clayton R.D. 1998. Feeding frequency effects on water quality and growth walleye fingerlings in intensive culture. – The Progressive Fish-Culturist 60: 1-8.
- Popova O.A. & Sytina L.A. 1977. Food and feeding relations of Eurasian perch (*Perca fluviatilis*) and pikeperch (*Stizostedion lucioperca*) in various waters of the USSR. – J. Fish. Res. Board Can. 34: 1559-1570.
- Quist M.C., Guy C.S., Bernot R.J. & Stephen J.L. 2002. Seasonal variation in condition, growth and food habits of walleye in a Great Plains reservoir and simulated effects of an altered thermal regime. – J. Fish Biol. 61: 1329-1344.
- Rennie M.D., Collins N.C., Shuter B.J., Rajotte J.W. & Couture P. 2005. A comparison of method for estimating activity costs of wild fish populations: more active fish observed to grow slower. – Can. J. Fish. Aquat. Sci. 62 (4): 767-780.
- Salonen S., Helminen H. & Sarvala J. 1996. Feasibility of controlling coarse fish populations through pikeperch (*Stizostedion lucioperca*) stocking in lake Köyliönjärvi, SW Finland. – Ann. Zool. Fennici 33: 451-457.
- Sonesten L. 1991. The biology of pikeperch – a literature review. – Inf. Inst. Res., Drottningholm 1991(1).
- Tarvainen M., Sarvala J. & Helminen S. 2002. The role of phosphorus release by roach [*Rutilus rutilus* (L.)] in the water quality changes of a biomanipulated lake. – Freshw. Biol. 47(12): 2325-2336.
- Trudel M., Geist D.R. & Welch D.W. 2004. Modelling the oxygen consumption in Pacific salmon and steelhead: an assessment of current models and practices. – Trans. Am. Fish. Soc. 133: 326-348.
- Trudel M. & Rasmussen J.B. 2006. Bioenergetics and mercury dynamics in fish: a modelling perspective. – Can. J. Fish. Aquat. Sci. 63: 1890-1902.
- Turesson H., Persson A. & Brönmark C. 2002. Prey size selection in piscivorous pikeperch (*Stizostedion lucioperca*) includes active prey choice. – Ecol. Freshw. Fish 11: 223-233.
- Vehanen T., Hyvärinen P. & Huusko A. 1998. Food consumption and prey orientation of piscivorous brown trout (*Salmo trutta*) and pikeperch (*Stizostedion lucioperca*) in a large regulated lake. – J Appl. Ichtyol. 14: 15.22.

- Willemsen J. 1977. Population dynamics of percids in lake IJssel and some smaller lakes in the Netherlands. – J. Fish. Res. Board Can. 34: 1710-1719.
- Willemsen J. 1978. Influence of temperature on feeding, growth and mortality of pikeperch and perch. – Verh. Internat. Verein. Limnol. 20: 2127-2133.
- Zakęś Z. & Karpinski A. 1999. Influence of water temperature in oxygen consumption and ammonia excretion of juvenile pikeperch, *Stizostedion lucioperca* (L.) reared in a recirculating system. – Aquacult. Res. 30: 109-114.
- Zakęś Z., Szkudlarek M., & Woźniak M. 2003. Effects of feeding regimes on growth, within-group weight variability, and chemical composition of the juvenile Zander, *Sander lucioperca* (L.) body. – Electr. J. Polish Agricult. Univers., Fisheries: 6 (1).
- Zakęś Z., Kowalska A., Czerniak S. & Demska-Zakęś K. 2006. Effect of feeding frequency on growth and size variation in juvenile pikeperch, *Sander lucioperca* (L.). – Czech J. Anim. Sci. 51 (2): 85-91.