

Pro gradu -tutkielma

Muikun (*Coregonus albula*) suomun kasvuun ja kasvurenkaiden muodostumiseen vaikuttavia tekijöitä

Saara-Maria Haapala



Jyväskylän yliopisto

Bio- ja ympäristötieteiden laitos

Akvaattiset tieteet

16.4.2016

JYVÄSKYLÄN YLIOPISTO, Matemaattis-luonnontieteellinen tiedekunta

Bio- ja ympäristötieteiden laitos
Akvaattiset tieteet

HAAPALA SAARA-MARIA: Muikun (*Coregonus albula*) suomun kasvuun ja kasvurenkaiden muodostumiseen vaikuttavia tekijöitä
Pro gradu: 32 s.
Työn ohjaajat: FT Timo Marjomäki, FT Tapio Keskinen
Tarkastajat: FT Timo Marjomäki, FT Olli Urpanen
Huhtikuu 2016

Hakusanat: Etelä-Konnevesi, iänmääritys, kasvurengas, takautuva kasvunmääritys, vuosirengas

TIIVISTELMÄ

Muikun kasvunopeudessa on suurta vaihtelua, mikä voi heijastua myös sen luutuvien osien rakenteeseen. Veden lämpötila vaikuttaa ravinnonottoon sekä aineenvaihduntaan ja sitä kautta myös kasvuun. Jos gametogeneesin aikana naaraiden ja koiraiden käyttäytyminen sekä energiankäyttö poikkeavat toisistaan, sukupuolten välisiä eroja voidaan mahdollisesti havaita myös suomun kasvurytmiikassa. Tämän tutkimuksen tavoitteena oli selvittää, miten kasvurenkaiden muodostuminen eroaa sukupuolten ja ikäryhmien välillä sekä millaisia vaikutuksia lämpötilan vaihteluilla on kasvurenkaiden määrään. Näytekalat saatiin Etelä-Konnevedeltä avovesikaudella 2013. Kaikilta kaloilta laskettiin suomun kasvurenkaiden lukumäärä sekä mitattiin kasvurenkaiden väliset etäisyydet. Ikäryhmän 2+ kaloilla oli suurempi suomun säde ja enemmän kasvurenkaita kuin ikäryhmän 1+ kaloilla. Viimeisen kasvukauden kasvurenkaat olivat ikäryhmän 1+ kaloilla leveämpiä kuin ikäryhmän 2+ kaloilla. Naarailta oli enemmän kasvurenkaita kuin koirailta ensimmäisen kasvukauden jälkeen, mutta koiraille oli syntynyt enemmän kasvurenkaita toisella kasvukaudella. Erot saattoivat johtua siitä, että kahdessa lokakuussa pyydytyssä näyteryhmässä oli kutualueille luultavasti muista osista järveä tulleita koiraita. Kasvurenkaiden tihentyminen alkoi heinä-elokuussa. Tihentymisen alkaminen voi johtua kasvun hidastumisesta, ravinnon määrän vähenemisestä, liian korkeasta lämpötilasta tai kutumiseen valmistautumisesta. Useilla kaloilla uuden kasvukauden aikana syntyneitä kasvurenkaita ei näy vielä kesäkuussakaan, vaikka jäät olisivat lähteneet jo toukokuun alkupuolella. Tätä tietoa voidaan käyttää hyödyksi iänmäärityksiä tehtäessä ja näin välttää kalojen iän määrittäminen systemaattisesti liian nuoreksi. Lämpötilan vaikutuksesta kasvurenkaiden muodostumiseen tarvitaan lisätutkimuksia.

UNIVERSITY OF JYVÄSKYLÄ, Faculty of Mathematics and Science

Department of Biological and Environmental Science
Aquatic Science

HAAPALA SAARA-MARIA: Factors that affect growth and circulus formation
of the scale of vendace (*Coregonus albula*)
Master of Science Thesis: 32 p.
Supervisors: PhD Timo Marjomäki, PhD Tapio Keskinen
Inspectors: PhD Timo Marjomäki, PhD Olli Urpanen
April 2016

Key Words: age determination, annual ring, Etelä-Konnevesi, growth back calculation, growth ring

ABSTRACT

The growth rate of vendace varies a lot, which can reflect to the ossified parts of the fish. Water temperature affects food intake and metabolism and thereby also growth. If there are differences in female and male behavior and energy focusing during the gametogenesis it might be possible to detect differences also in circulus formation. The purpose of this study was to find out how circulus formation of the scale differs between sexes and age groups and also to find out how temperature affects number of circuli. Vendace were caught during the open water season 2013 from Lake Etelä-Konnevesi. Number of all growth rings and spacing of circuli were calculated. Fish in age group 2+ had more growth rings and wider spacings in scales than fish in age group 1+. Fish in age group 1+ had wider growth rings in their latest growing season than fish in age group 2+. Females had more growth rings after their first growing season but males had more growth rings in their second growing season. In two groups that were caught in October there were probably males that had come to the spawning area from other parts of the lake. It might have caused the observed difference. Densification of the growth rings started in July-August. It could have been a result from slower growth rate, decrease in food amount, high temperature or fish might have been preparing to spawn. Many vendace didn't have new visible growth rings at all in June. This information can be used in age determinations and it can be possible to avoid determining ages systematically too young. The effect of temperature on the circuli formation needs further studies.

Sisältö

1. JOHDANTO	5
2. TUTKIMUKSEN TAUSTA	6
2.1. Muikun kasvuun vaikuttavat tekijät.....	6
2.1.1. Lämpötila ja ravinto	6
2.1.2. Happipitoisuus	7
2.1.3. Kannan tiheys ja kalan koko	7
2.1.4. Sukukypsyys ja lisääntyminen	8
2.1.5. Muita kasvuun vaikuttavia tekijöitä.....	9
2.2. Iänmääritykset.....	9
2.2.1. Suomut ja otoliitit	9
2.2.2. Kasvurenkaiden muodostuminen.....	10
2.2.3. Valerenkaat ja iänmääritysten luotettavuus	11
3. AINEISTO JA MENETELMÄT	12
3.1. Tutkimusjärvi ja -aineisto	12
3.2. Kalojen ja ikänäytteiden käsittely.....	13
3.3. Laskennalliset menetelmät.....	14
3.3.1. Takautuva kasvunmääritys.....	15
3.3.2. Tilastomenetelmät.....	15
4. TULOKSET.....	16
4.1. Kasvurenkaiden kokonaislukumäärä ja suomun säde	16
4.2. Viimeinen kasvukausi.....	17
4.3. Ikäryhmän 2+ toinen kasvukausi.....	21
4.4. Ensimmäinen kasvukausi.....	22
4.5. Lämpötila.....	23
5. TULOSTEN TARKASTELU	24
5.1. Lämpötilan ja ravinnon vaikutus suomun kasvurytmiikkaan	24
5.2. Kalan koon ja iän vaikutus suomun kasvurytmiikkaan	25
5.3. Sukupuolen vaikutus kalan kokoon ja suomun kasvurytmiikkaan.....	26
5.4. Tutkimustulosten hyödyntäminen ja luotettavuus	27
Kiitokset	27
Kirjallisuus.....	27

1. JOHDANTO

Kalan kasvuun vaikuttaa mm. ravinto, kalan koko ja ikä sekä veden kemialliset ja fysikaaliset ominaisuudet (Jobling 1994). Kasvu on yleensä nopeinta silloin, kun veden lämpötila vastaa lajin optimilämpötilaa ja ravintoa on riittävästi saatavilla (Jobling 1994). Kutuaikana ravinnonotto vähenee, mikä saattaa heikentää kasvua (Lahti & Muje 1991). Lisäksi esimerkiksi valojakson pituus (Boeuf & Le Bail 1999) sekä kalojen kokema stressi (Svobodová ym. 2003) voivat vaikuttaa kasvuun. Kalan luutuviissa osissa, kuten suomuissa ja otoliitteissa, voidaan havaita kasvun aiheuttamia muutoksia (Raitaniemi ym. 2000).

Kalan kasvaessa sen suomun ja muiden luutuvien osien reunoille kasvaa uutta luutuvaa ainesta (Raitaniemi ym. 2000). Kasvurengas on suomussa näkyvä harjanne ja sitä seuraavaan harjanteeseen asti edeltävä vyöhyke. Vuoden aikana suomuun muodostuneet kasvurenkaat muodostavat vuosikasvuvyöhykkeen, joka päättyy vuosirenkaaseen. Kesällä kasvun ollessa nopeaa syntyy leveitä kasvurenkaita (Fisher & Percy 2005). Hitaan kasvun aikana talvella sekä alkukevällä syntyy kapeita kasvurenkaita. Kasvurenkaiden leveys sekä niiden muodostumisnopeus korreloivat positiivisesti kalan kasvunopeuden kanssa (Fisher & Percy 1990, 2005). Tämä mahdollistaa kalojen takautuvan kasvunmäärityksen suomun avulla (Pierce ym. 1996, Raitaniemi ym. 2000). Kalan kasvunopeuden lisäksi ravinnonoton säännöllisyyden ja määrän (Grey & Setna 1930, Bhatia 1932) sekä valojakson pituuden (Huuskonen & Karjalainen 1993, Eckmann 2000) on todettu vaikuttavan kasvurenkaiden muodostumiseen. Useissa tutkimuksissa on epäilty, ettei lämpötila vaikuta suoraan kasvurenkaiden leveyteen (Grey & Setna 1930, Bhatia 1932, Kimura & Sakagawa 1972). Kuitenkin Cutler (1918) havaitsi, että kampelalla (*Platichthys flesus*) ja punakampelalla (*Pleuronectes platessa*) lämpötilan nousu kasvatti kasvurenkaiden leveyttä mutta ei vaikuttanut kasvunopeuteen tai kasvurenkaiden lukumäärään. Kaikkia kasvurenkaiden muodostumiseen vaikuttavia tekijöitä ei tiedetä.

Muikku (*Coregonus albula*) on siikojen sukuun kuuluva ulappavesien parvikala ja Suomen sisävesien tärkein kaupallinen kalalaji (Marjomäki 2004, Viljanen ym. 2004, Haakana & Huuskonen 2009). Muikkua esiintyy erityisesti viileissä ja runsashappisissa vesistöissä (Helland ym. 2007). Suomen järvissä muikku tulee sukukypsäksi yleensä toisena elinvuotenaan (Järvi 1919). Ravintonaan muikku käyttää pääasiassa eläinplanktonia (Järvi 1919), ja sen lajinsisäinen ravintokilpailu voi olla merkittävää (Viljanen 1986, Sandlund ym. 1991). Populaation ollessa harva kasvu onkin yleensä nopeaa ravinnon paremman riittävyyden vuoksi (Karjalainen 1992, Urpanen ym. 2005). Vuosiluokkien väliset erot kasvunopeudessa sekä vuosiluokan vahvuudessa ovat tyypillisiä muikulle (Järvi 1919, Helminen ym. 1997, Karjalainen ym. 2000).

Jos gametogeneesin eli sukusolujen syntymisen aikana naaraiden ja koiraiden käyttäytyminen sekä energiankäyttö poikkeavat toisistaan, sukupuolten välisiä eroja voidaan mahdollisesti havaita myös kasvurenkaissa. Naaraat käyttävät enemmän energiaa sukutuotteisiin kuin koiraat (Lahti ja Muje 2011), mutta koiraat pysyttelevät kutupaikoilla naaraita pidempään (Airaksinen 1967). On mahdollista, että sukutuotteiden kypsyessä kala joutuu siirtymään elinympäristöön, joka on sille itsellensä somaattisen kasvun kannalta epäedullinen. Lämpötilan nousu lisää ravinnonottoa tiettyyn pisteeseen asti (Jobling 1994), joten myös se saattaa vaikuttaa suoraan tai epäsuoraan kasvurenkaiden muodostumiseen.

Tämän tutkimuksen tavoitteena oli selvittää, miten muikun kasvu sekä kasvurenkaiden muodostuminen ja määrä eroavat sukupuolten sekä ikäryhmien 1+ ja 2+ välillä. Ikäryhmien sisällä tarkasteltiin myös aikaisempien vuosien kasvua sekä suomun

kasvurenkaiden muodostumista. Lisäksi tavoitteena oli tutkia, onko lämpötilalla vaikutusta muikun suomun kasvurenkaiden määrään.

2. TUTKIMUKSEN TAUSTA

2.1. Muikun kasvuun vaikuttavat tekijät

Kala tarvitsee energiaa kasvaakseen (Jobling 1994). Ravinnon mukana tuleva energia poistuu kehosta ulosteiden ja eritteiden muodossa tai jää kehoon. Kehoon jäävä energia kuluu metabolisiin prosesseihin tai uuden kudoksen muodostumiseen. Yleensä 20–35 % saadusta energiasta kuluu kasvuun. Kasvuun vaikuttavat tekijät voidaan jakaa perintö- ja ympäristötekijöihin (Koli 1996).

2.1.1. Lämpötila ja ravinto

Kalat ovat vaihtolämpöisiä, joten niiden elimistön lämpötila seuraa veden lämpötilaa (Jobling 1994). Veden lämpötila vaikuttaa sekä ravinnonottoon että aineenvaihduntaan (Wootton 1990, Jobling 1994). Lämpötilan nousu nopeuttaa aineenvaihduntaa, mikä nostaa energiankulutusta sekä lisää ravinnonottoa (Jobling 1994). Kuitenkin liian korkea lämpötila vähentää kalojen ravinnonottoa (Wootton 1990, Jobling 1994).

Kasvu on kytköksissä ravinnonottoon sekä aineenvaihduntaan, ja ravinnon niukkuus voi rajoittaa kasvua (Helminen ym. 1997). Kasvun optimilämpötila on se lämpötila, jossa kasvunopeus on suurin, kun ravintoa on rajattomasti saatavilla (Jobling 1981). Immatuurien eli ei sukukypsien muikkujen suosituin lämpötila (final temperature preferendum) on 16–17 °C kesällä ja noin 12 °C talvella (Tapaninen ym. 1995). Matuurit eli sukukypsyyden saavuttaneet muikut hakeutuvat kuitenkin matalampaan lämpötilaan kuin immatuurit muikut, korkeintaan 12 °C:seen (Jurvelius ym. 1988). Optimilämpötila kasvun kannalta on suunnilleen sama kuin suosituin lämpötila (Jobling 1981). Lämpötilan ylittäessä pitkäaikaisesti 24 °C muikku ei enää selviydy hengissä (Lehtonen 2006).

Muikku syö pääasiassa eläinplanktonia (Järvi 1919, Helminen & Sarvala 1997, Northcote & Hammar 2006), ja se kilpailee ravinnosta esimerkiksi kuoreen (Karjalainen ym. 1997), särjen (Beier 2001) sekä siian kanssa (Salojärvi 1988, Amundsen ym. 1998). Myös lajinsisäinen kilpailu voi olla merkittävää (Viljanen 1986, Karjalainen 1992). Alanne (2004) arvioi bioenergeettisellä mallilla nopeakasvuisen muikun ravinnonkulutusta Iso-Venejärvässä. Kalojen ravinnonkulutus nousi kesän edetessä tasaisesti syyskuun alkuun asti, minkä jälkeen se kääntyi laskuun. Ravinnonotto oli suurinta elokuussa. Säkylän Pyhäjärvässä aikuiset muikut eivät kasvaneet ollenkaan heinäkuun jälkeen (Helminen ym. 1990), vaikka muikkupopulaation ravinnonkulutus oli suurinta elokuussa. Ravinnonkulutuksesta 83 % olikin ikäryhmän 0+ kulutusta, mikä selitti aikuisten muikkujen kasvun lakkaamisen.

Ravinnon määrän lisäksi ravinnon saatavuus vaikuttaa kalan kasvuun ja selviytymiseen (Koli 1996). Huusko & Sutela (1998) havaitsivat, että tuulisissa ja aaltoisissa olosuhteissa suurella osalla muikunpoikasista oli tyhjä maha. Ravinnon vaikea saatavuus heikensi poikasten selviytymistä merkittävästi. Myös Marjomäki ym. (2014) havaitsivat, että kova tuuli heikensi muikunpoikasten selviytymistä ensimmäisten kuukausien aikana. Vuosiluokasta tuli tuulisena vuotena kuitenkin melko harva, minkä takia kalojen kasvunopeus oli suuri.

2.1.2. Happipitoisuus

Veteen tulee happea sekä yhteyttävien kasvien kautta että liukenemalla ilmasta. Mitä lämpimämpää vesi on, sitä vähemmän siinä on liuennutta happea (Wetzel 2001). Kalojen hapenkulutus kuitenkin kasvaa veden lämpötilan noustessa (Jobling 1994). Aineenvaihdunta hidastuu veden kylmetessä ja samalla myös hapentarve pienenee. Kylmässä vedessä hemoglobiini kuitenkin sitoutuu paremmin happeen.

Eri kalalajeilla on erilaiset vaatimukset veden happipitoisuuden suhteen. Muikku tarvitsee runsashappista vettä (Helland ym. 2007), ja alhainen happipitoisuus voikin rajoittaa muikun kasvua (Viljanen 1983). Lievästi rehevissä järvissä muikun kasvunopeuksien on todettu olevan suurempia kuin rehevissä järvissä, joissa esiintyi happikatoa (Czerniejewski ym. 2007). Jos hapenpuutetta esiintyy, kalat muuttuvat apaattisiksi ja saattavat lopettaa ravinnonoton, mikä hidastaa niiden kasvua (Jobling 1994). Kalanpoikaset kestävät vähähappista vettä paremmin kuin aikuiset kalat (Svobodová ym. 1993). Pienet kalat kuluttavat enemmän happea massayksikköä kohden kuin suuret kalat, mutta niiden energiatehokkuus on parempi (Wootton 1990). Huuskonen & Karjalainen (1997) havaitsivat, että muikun hapenkulutus lisääntyi, kun lähettyvillä oli hauki. Muikku, kuten muutkin siikakalat, kuuluvat lajeihin, jotka yleensä pakenevat petokalan ollessa läsnä. Tämä selitti lisääntyneen hapenkulutuksen. Petokalojen suuri määrä voi mahdollisesti hidastaa muikun kasvua.

2.1.3. Kannan tiheys ja kalan koko

Kalan koko vaikuttaa sen kasvuun ja kasvunopeuteen (Jobling 1994). Suuret kalat kasvavat suhteellisesti vähemmän ja syövät massayksikköä kohden vähemmän kuin pienet kalat (Wootton 1990). Suurten kalojen energiankulutus massayksikköä kohden on kuitenkin suurempaa kuin pienten kalojen.

Muikulla kasvu on yleensä nopeaa populaation ollessa harva, koska silloin ravintoa riittää enemmän yksilöä kohden (Järvi 1919). Ravinnon niukkuus johtuu yleensä tiheään kannan aiheuttamasta suuresta kulutuksesta (Koli 1996). Voimakas ravintokilpailu voikin heikentää kasvua (Viljanen 1986). Parvi suojaa predaatiolta, mutta ravintokilpailu on kuitenkin suurempaa parvessa kuin yksin elävillä lajeilla (Hoare ym. 2004, Herczeg ym. 2009). Loiset voivat aiheuttaa ongelmia erityisesti parvissa eläville kaloille, sillä ne leviävät helposti tiheissä populaatioissa (Seppälä ym. 2008).

Muikulla on voimakasta vaihtelua vuosiluokkien välillä niin vuosiluokkien kasvussa kuin vahvuuksissakin (Järvi 1919, Helminen ym. 1997, Karjalainen ym. 2000). Samassa järvessä ensimmäisellä kasvukaudellaan olevan vahvimman muikun vuosiluokan on todettu olleen runsaudeltaan yli 300-kertainen verrattuna heikoimpaan vuosiluokkaan (Viljanen ym. 2004). Vuosiluokan kasvu korreloi negatiivisesti sen vahvuuden kanssa (Marjomäki & Kirjasniemi 1995, Viljanen ym. 2004). Keskinertainen kutukanta tuottaa usein paljon rekryyttejä, kun taas hyvin suuri kutukanta tuottaa yleensä vain vähän rekryyttejä (Marjomäki 2003). Myös pieni kutukanta tuottaa yleensä vähän rekryyttejä (Myers & Barrowman 1996, Karjalainen ym. 2000). Usein tilanne ei kuitenkaan ole näin yksiselitteinen, sillä kutukannan koon lisäksi myös muut tekijät vaikuttavat rekryyttien määrään ja selviytymiseen (Marjomäki 2003). Esimerkiksi edellisen vuosiluokan runsaus voi vaikuttaa negatiivisesti seuraavan vuosiluokan runsauteen. Valkeajärvi & Marjomäki (2004) tutkivat muikkukannan elinvoimaisuutta Konnevedellä vuosina 1971–2000. He eivät kuitenkaan havainneet selvää riippuvuutta kutukannan ja rekryyttien määrän välillä. Vuodesta 1982 lähtien oli 11 vuoden ajan muikkukato. Lämmin vesi edesauttoi ahvenen nopeaa lisääntymistä, ja ahven vaikuttikin suurella todennäköisyydellä muikkukadon

alkamiseen sekä keston. Ahvenen lisäksi (Haakana ym. 2007) muikkua uhkaavia petokaloja ovat mm. lohi (Auvinen ym. 2004), taimen (Jensen ym. 2004), hauki (Sandlund ym. 1991), mutu, siika ja kiiski (Huusko & Sutela 1997). Muikulla esiintyy myös kannibalismia (Huusko & Sutela 1997, Urpanen ym. 2012). Nopeasta kasvusta on etua, sillä koon kasvaessa predaatiouhka yleensä pienenee (Anderson 1988, Sogard 1997, Busch & Mehner 2011). Petokalojen määrän lisäksi veden lämpötilalla kuoriutumisen jälkeen voi olla suuri merkitys muikunpoikasten selviytymisessä ja vuosiluokan runsaudessa (Helminen & Sarvala 1994b).

2.1.4. Sukukypsyys ja lisääntyminen

Sukukypsyyden muikku saavuttaa Suomen järvissä lähes aina jo toisena elinvuotenaan (Järvi 1919). Sukutuotteet alkavat kehittyä kesä-heinäkuun aikana veden lämmitessä, mutta ne kehittyvät valmiiksi vasta syksyllä (Lahti & Muje 2011). Kutu tapahtuu lokakuun lopulla yleensä alle 10 m syvyydessä, kun veden lämpötila on noin 6–7 °C (Järvi 1919). Mäti kehittyy kovahkolla pohjalla, ja poikaset kuoriutuvat keväällä. Myös kevätkutuisia muikkukantoja on olemassa (Vuorinen ym. 1981). Useimmat kalalajit syövät ja liikkuvat vain vähän silloin, kun ne kutevat (Jobling 1994). Matuurit kalat kasvavat pituutta usein vähemmän kuin immatuurit kalat (Lester ym. 2004). Muikut lopettavat ravinnonoton lähes kokonaan ennen kutua ja ovat lisääntymisen jälkeen usein heikossa kunnossa (Lahti & Muje 2011). Ravinnon määrä vaikuttaa myös siihen, minkä kokoisena tai ikäisenä kala alkaa lisääntyä (Jobling 1994). Muikku maturoituu tietyn ikäisenä koosta riippumatta, joten kutevat muikut voivat olla hyvinkin erikokoisia (Karjalainen ym. 2016). Sukutuotteet kehittyvät yleensä paremmin matalammassa lämpötilassa kuin siinä lämpötilassa, joka on lajille muuten somaattisen kasvun kannalta optimaalinen (Sandström ym. 1997).

Naaraiden munasolut sisältävät enemmän energiaa kuin koiraiden siittiöt (Jobling 1994), ja kutemiseen valmistautuminen aiheuttaa suurempaa stressiä muikkunaaraille (Lahti & Muje 2011). Koiraiden ei tarvitse säilöä niin paljon energiaa kutemista varten kuin naaraiden (Lahti & Muje 2011). Naarasmuikut käyttävät käytännössä aina saman verran energiaa sukutuotteisiin riippumatta ravinnon määrästä (Karjalainen ym. 2016). Ravinnon saatavuus määrittääkin sen, kuinka paljon muikulla jää energiaa kasvuun lisääntymisen jälkeen. Ns. huonona vuotena, kun ravintoa on vain vähän tarjolla, kasvuun ei välttämättä riitä energiaa ollenkaan (Roff 1983, Karjalainen ym. 2016). Nuoret naaraat tuottavat enemmän ja pienempiä mätimunua kuin vanhat naaraat (Anwand 1998, Karjalainen ym. 2016). Myös sukutuotteisiin kulutettu energia massayksikköä kohden on suurempaa nuorilla naarilla (Karjalainen ym. 2016).

Hyvänä vuotena, kun muikkunaarilla oli paljon ravintoa saatavilla ja vesi oli lämmintä, gonadosomaattinen indeksi ($GSI = 100 * \text{gonadien massa} / \text{kalan massa}$) sekä kokonaismätimäärä massayksikköä kohden olivat pienempiä kuin ns. huonona vuotena (Gregersen ym. 2011). Gregersenin ym. (2011) tulkin mukaan huonona vuotena aikuisen selviytymisen todennäköisyys on pieni, joten yksilön kannattaa investoida lisääntymiseen juuri silloin. Myös Lahti & Muje (2011) havaitsivat huonona vuotena muikkunaaraiden tuottavan määrällisesti vähemmän mätimunua massayksikköä kohden, jotta niiden laatu pysyisi ennallaan. Vähäinen ravinto voikin vaikuttaa fekunditeettiin eli hedelmällisyyteen sekä mätimunien laatuun ja kokoon (Jobling 1994). Muikkunaaraiden ravinnonpuutteella ei kuitenkaan ollut vaikutusta poikasten kokoon tai selviytymiseen (Karjalainen ym. 2016). Resurssien ollessa runsaita ja populaatiotiheyden ollessa pieni naaraiden mätimunat sekä kuoriutuvat poikaset olivat isompia (Karjalainen ym. 2016).

2.1.5. Muita kasvuun vaikuttavia tekijöitä

Laboratoriokokeissa on havaittu, että useimmilla kalalajeilla kasvu on parasta valojakson pidentyessä verrattuna lyhenevään tai tasaiseen valojaksoon (Boeuf & Le Bail 1999). Joidenkin lohikalajien ravinnonotto lisääntyy keväällä, kun valon määrä alkaa lisääntyä, vaikka veden lämpötila ei ole vielä noussut (Jobling 1994). Kalat syövät yleensä enemmän keväällä päivän pituuden lisääntyessä. Valojakson pituus vaikuttaa ravinnonoton lisäksi myös sukukypsyysikään sekä kutuajankohtaan. Myös valon laatu ja määrä vaikuttavat sekä ravinnonottoon että kasvuun (Boeuf & Le Bail 1999). Valojakson pituuden sekä valon laadun ja määrän vaikutusta muikun kasvuun ei ole tutkittu.

Ylönen ym. (2005) tutkivat UV-säteilyn vaikutusta muikunpoikasten käyttäytymiseen. Kalat saattavat käyttää valon määrää UV-säteilyn indikaattorina ja siirtyvät kovalla paisteella veden pintakerroksesta pois. Erityisesti kalanpoikaset kärsivät paljon, jos ne eivät onnistu välttämään säteilyä. UV-B säteilyllä ei kuitenkaan toisessa tutkimuksessa ollut vaikutusta muikunpoikasten kuolleisuuteen (Häkkinen ym. 2002).

Stressi voi vaikuttaa negatiivisesti kalan lisääntymiseen ja kasvuun (Jobling 1994, Svobodová ym. 2003). Mitä pidempiaikainen stressialtistus on, sitä voimakkaammat seuraukset sillä on. Stressiä aiheuttavat mm. lämpötilan muutokset, myrkyt, veden happamoituminen (Svobodová ym. 1993) sekä kalojen käsittely (McCormick ym. 1998). Aineiden myrkyllisyys riippuu veden happamuudesta sekä veteen liunneen hapen määrästä. Esimerkiksi rauta ja alumiini ovat sitä myrkyllisempiä, mitä happamampaa vesi on (Vuorinen ym. 1999). Alumiini yhdessä happaman veden kanssa voi heikentää huomattavasti muikun lisääntymistä (Vuorinen ym. 2003). Aika, jolloin eliö on alttiina ympäristön häiriöille, vaikuttaa eliön selviytymiseen (Jobling 1994). Kalat kestävät myrkyllisten aineiden eri pitoisuuksia tiettyihin rajoihin asti, jos muutokset eivät ole jyrkkiä ja nopeita. Aineenvaihdunnan nopeus riippuu veden lämpötilasta, joten myös myrkyllisten aineiden vaikutuksen voimakkuus riippuu veden lämpötilasta. Kalojen ikä ja koko vaikuttavat sietorajoihin: pienillä poikasilla sietokyky on huonompi kuin aikuisilla kaloilla. Yhteisvaikutus voi muuttaa yksittäisten aineiden sietorajoja. Pilkkukäärmeenpäällä (*Channa punctatus*) jätevesille altistuneiden kalojen suomuissa havaittiin muutoksia, jotka todistivat, että luutuneet osat voivat toimia haitta-aineiden indikaattoreina (Kaur & Dua 2012).

2.2. Iänmääritykset

Kalakanta-arvioita hyödynnetään ympäri maailmaa, ja kalakantojen säätely sekä saalisennusteet pohjautuvat usein iänmäärityksiin (Raitaniemi ym. 2000). Iänmääritykset ovat tärkeitä kalastuksen tehokkuuden ja vaikutusten arvioinnissa. Kalastuspainetta voidaan muuttaa tai suunnata tiettyihin ikäryhmiin. Iänmääritykset auttavat myös arvioimaan, kuinka paljon lajia voidaan kalastaa ilman, että kanta vaaraantuu. Muikkukannat voivatkin taantua, jos kalastuspaine on liian kova (Auvinen ym. 2004), vaikka muikku kestää yleensä hyvin voimakastakin kalastuspainetta (Helminen ym. 1997). Yhdistämällä populaation ikäjakaumasta laskettuihin kuolevuusarvioihin kalojen massat, sukupuolijakaumat sekä sukukypsyysiät voidaan selvittää kalakannan kokonaistuotanto tietyllä aikavälillä (Raitaniemi ym. 2000). Suomut ja otoliitit eli kuuloluut ovat yleisimmät iänmäärityksissä käytettävät luutumet.

2.2.1. Suomut ja otoliitit

Suomut ovat verinahan luutumia (Raitaniemi ym. 2000). Suomun etureuna on syvällä ihon suomutaskussa, mutta takaosa ei ole kiinnittynyt kalaan, vaan se näkyy kalan

pinnalla. Limakerros vähentää kalan ja veden välistä kitkaa sekä toimii suojana mm. bakteereita vastaan. Suomu voidaan jakaa neljään lohkoon: etulohkoon, takalohkoon, ylälohkoon ja alalohkoon. Ylälohkoa ja alalohkoa kutsutaan myös sivulohkoiksi. Takalohkon ja sivulohkojen välissä on takakulmat, etulohkon ja sivulohkojen välissä etukulmat. Lännmääritykset tehdään suomun takalohkosta, joka on suomun ulospäin näkyvä osa. Muikun suomut ovat pyörösuomuja. Jokaisella lajilla on oma tyypillinen määränsä suomuja, ja niiden lukumäärä pysyy samana koko kalan eliniän ajan. Eri puolilta ruumiista otettujen suomujen muoto vaihtelee, joten niistä takautuvalla kasvunmäärityksellä lasketut pituusarviot voivat erota toisistaan (Miranda & Escala 2007). Lisäksi kalojen suomut voivat olla erimuotoisia eri kantojen välillä (Richards & Esteves 1997). Regeneroituneeksi eli korvautuneeksi suomuksi sanotaan suomua, joka on kasvanut irronneen suomun tilalle (Raitaniemi ym. 2000). Tällaisessa suomussa näkyvät vain ne kasvurenkaat, jotka ovat syntyneet suomun regeneroitumisen jälkeen.

Otoliitit eli kuuloluut sijaitsevat kalan parillisen sisäkorvan eli labyrintin sisällä olevissa nesterakkuloissa (Raitaniemi ym. 2000). Kalalla on kolme paria kuuloluuta: sagittat, lapillukset ja asteriscukset. Sagittaa käytetään eniten lännmäärityksissä, sillä se on suurin. Otoliitit koostuvat kiteisestä aragoniitista. Nopean kasvun aikana syntyy opaakkivyöhyke, joka on sameaa, valkoista kalsiumkarbonaattia. Hitaan kasvun aikana ja silloin, kun kala ei kasva ollenkaan, syntyy läpikuultava hyaliinivyöhyke. Nopean kasvun aikana otoliitti kasvaa hitaammin kuin kala, ja hitaasti kasvavan kalan kohdalla tilanne on päinvastainen. Otoliitit kasvavat myös silloin, kun kala ei kasva. Vuosirenkaat saadaan näkyviin värjäämällä, koska otoliitit sisältävät valkuaisainetta.

2.2.2. Kasvurenkaiden muodostuminen

Kun kala kasvaa, sen suomun ja muiden luutuvien kappaleiden reunoille kasvaa uutta luutuvaa ainesta (Raitaniemi ym. 2000). Kasvurengas on suomussa näkyvä harjanne ja sitä seuraavaan harjanteeseen asti edeltävä vyöhyke. Kasvurenkaan ulkoreuna on harjanteen ulkoreuna. Tutkimuksissa on havaittu, että esimerkiksi hopealohella (*Oncorhynchus kisutch*) kasvurenkaiden leveys sekä niiden muodostumisnopeus korreloivat positiivisesti kalan kasvunopeuden kanssa (Fisher & Percy 1990, 2005). Pohjoisessa elävillä kalalajeilla nopean kasvun aikana keväällä ja kesällä syntyy yleensä leveitä kasvurenkaita, kun taas hitaan kasvun aikana talvella sekä alkukevällä syntyy kapeita kasvurenkaita (Raitaniemi ym. 2000). Suomu ei kasva ja kasvurenkaita ei synny, jos kala ei kasva ollenkaan. Vuoden aikana suomuun muodostuneet kasvurenkaat muodostavat vuosikasvuvyöhykkeen, joka päättyy vuosirenkaaseen. Vuosirengas on kunkin kasvukauden viimeisen hitaan kasvun aikana muodostuneen kasvurenkaan ulkoreuna eli harjanne. Kalan ikä ja laji vaikuttavat oleellisesti kasvurenkaiden muodostumisopeuteen. Vanhoilla ja sukukypsyyden saavuttaneilla kaloilla kasvurenkaiden muodostumisnopeus pienenee (Skurdal ym. 1985). Kasvurenkaita voi myös hävitä suomusta. Särjeltä (*Rutilus rutilus*) oli hävinnyt kasvurenkaita suomusta veden saasteiden takia (Miranda & Escala 2007).

Useissa tutkimuksissa on havaittu kasvurenkaiden muodostumisnopeuteen ja leveyteen liittyvän kasvunopeuden lisäksi muitakin tekijöitä (Cutler 1918, Grey & Setna 1930, Bhatia 1932). Mm. lämpötila sekä ravinnon määrä ja ravinnonoton säännöllisyys voivat vaikuttaa kasvurenkaiden muodostumiseen. Bhatia (1932) havaitsi, että kirjolohille (*Salmo irideus*), joita oli ruokittu tasaisin väliajoin, oli syntynyt suomuun yhtä pitkin väliajoin kasvurenkaita riippumatta lämpötilasta (4°C, 17°C sekä kontrolliryhmä laboratoriolämpötilassa). Useasti ruokituille kaloille syntyi suomuun leveitä renkaita ja harvoin ruokituille kapeita renkaita. Lisäksi useasti ruokitut kalat kasvoivat nopeammin

kuin harvoin ruokitut kalat. Myös Grey & Setna (1930) saivat samantyyppisiä tuloksia. Kirjolohia ruokittiin jatkuvasti vuoden ajan. Kasvurenkaat olivat yhtä leveitä niin talvi- kuin kesäkuukausienkin ajan. Kaloille, joita oli ruokittu rajoitetusti, kehittyi normaalia kapeampia kasvurenkaita, vaikka kasvurenkaita oli määrällisesti yhtä paljon kuin runsaasti ruokituilla kaloilla. Cutler (1918) havaitsi, että kampelalla ja punakampelalla lämpötilan nousu kasvatti renkaiden leveyttä, mutta ei vaikuttanut kasvunopeuteen tai kasvurenkaiden lukumäärään. Suomut kasvoivatkin siis nopeammin suhteessa kalan pituuteen lämpimässä vedessä. Runsas ruokinta nosti kasvunopeutta ja kasvurenkaiden lukumäärää, mutta ei vaikuttanut kasvurenkaiden leveyteen.

Huuskonen ja Karjalainen (1993) tutkivat valojakson pituuden vaikutusta muikun otoliitin kasvurenkaisuun. Niiden kalojen, joille oli annettu jatkuvasti ruokaa ja valoa, otoliiteista ei voitu erottaa selkeitä päivittäisiä kasvurenkaita. Siian (*Coregonus lavaretus*) otoliitteihin muodostui jatkuvan ruokinnan alaisena useita kasvurenkaita päivässä riippumatta siitä, kuinka pitkä valojakso oli ollut (Eckman 2000).

2.2.3. Valerenkaat ja iänmäärittysten luotettavuus

Valerenkaat ovat kalan luutuissa osissa näkyviä kasvurenkaita, jotka näyttävät vuosirenkailta (Raitaniemi ym. 2000). Kasvuhäiriö tai hitaan kasvun vaihe keskellä nopeaa kasvua voi aiheuttaa valerenkaan. Valerengas on yleensä muodoltaan epäsäännöllisempi kuin vuosirengas. Eräällä turskalajilla (*Notothenia rossii*) siirtyminen pelagiaalissa elävästä lajista pohjalle eläväksi lajiksi muodosti valerenkaan suomuun (Barrera-Oro ym. 2010). Sen sijaan särkien suomuissa havaittiin valerengas, joka oli syntynyt, kun särjet oli siirretty toisesta kasvattamosta toiseen (Ibáñez ym. 2008). Uudelleen pyydettyjen kalojen iänmäärittäminen voikin olla epävarmaa, sillä aikaisemmasta pyynnistä on saattanut jäädä valerengas suomuun.

Myös otoliiteissa voi näkyä valerenkaita. Teistien (*Pholis gunnellus*) otoliiteissa näkyi valerengas aina tietyssä kohdassa (Hwang ym. 2008). Kalat olivat poikasaikana syöneet pinnassa, mutta siirtyneet myöhemmällä iällä pohjakaloiksi. Tämä habitaatin muutos aiheutti valerenkaan syntymisen. Machias ym. (1998) havaitsivat valerenkaan muodostuvan hammasahvenen (*Pagrus pagrus*) otoliittiin pyynnin kohdalle.

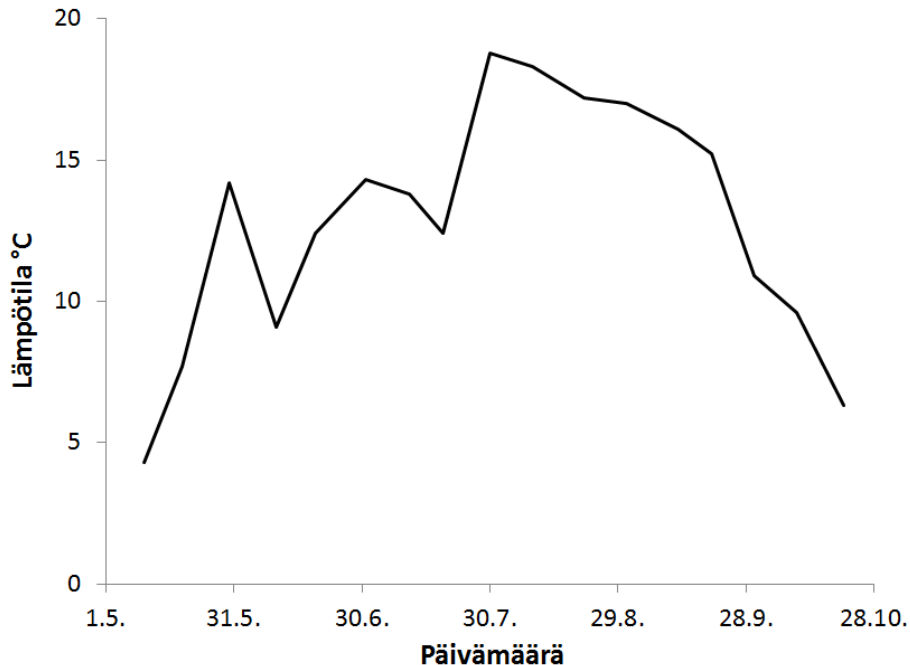
Otoliittien ja suomujen luotettavuus iänmäärittäksessä vaihtelee eri kalalajien välillä (Raitaniemi ym. 2000). Mm. hammasahvenen suomuissa havaittiin olevan säännöllisemmät renkaat kuin otoliiteissa, joten ne olivat luotettavampia iänmäärittäksissä (Machias ym. 1998). Vanhemmilla kaloilla otoliiteista puuttui tai niissä oli ylimääräisiä opaakkikerroksia. Niiden uskottiin olevan lisääntymisen tai viljelyolosuhteiden aiheuttamia. Myös nelmalla (*Stenodus leucichthys*) suomuista arvioidut iät olivat luotettavampia kuin otoliiteista arvioidut iät (Howland ym. 2004). Sen sijaan useissa tutkimuksissa otoliittien on todettu olevan suomuja luotettavampia iänmäärittäksissä (Honkanen 2006, Muir ym. 2008, Simmons & Beckman 2012). Myös muikulla otoliitit olivat luotettavampia kuin suomut (Honkanen 2004). Suomut kasvavat vain kalan pituuden kasvaessa, mutta otoliitit kasvavat myös silloin, kun kalan pituuskasvu on pysähtynyt (Raitaniemi ym. 2000). Tämän takia ikä arvioidaan suomusta usein pienemmäksi kuin otoliitista (Honkanen 2006, Muir ym. 2008, Simmons & Beckman 2012). Jos ikä oli kuitenkin yliarvioitu siialla (*Coregonus lavaretus*) ja muikulla, se johtui luultavasti siitä, että suomun valerenkaat oli laskettu vuosirenkaiksi (Honkanen 2006). Mitä vanhempia kalat olivat, sitä enemmän suomujen perusteella tehdyt ikäarviot vääristyivät eräillä särkikalajoilla (*Luxilus chrysocephalus*, *Luxilus pilsbryi*) (Simmons & Beckman 2012). Nuorille kaloille sekä suomut että otoliitit voivat olla yhtä luotettavia iänmäärittäskappaleita. Myös kalan kasvunopeudella voi olla merkitystä. Cheung ym.

(2007) havaitsivat, että nopeakasvuisella punarumpukalalla (*Sciaenops ocellatus*) iänmäärityksissä oli luotettavampaa käyttää suomua kuin otoliittia.

3. AINEISTO JA MENETELMÄT

3.1. Tutkimusjärvi ja -aineisto

Konnevesi jakautuu kahteen osaan: Pohjois-Konneveteen ja Etelä-Konneveteen (Anonyymi 2013). Etelä-Konnevesi on useista saarista ja syvänteistä koostuva järvi, ja sen pinta-ala on 119,5 km². Kalataloudellisesti se on arvokas vesistö. Konneveden ravinnepitoisuudet ovat melko alhaiset, ja vain lievää rehevöitymistä on havaittavissa (pintaveden kokonaisfosfori noin 7 µg l⁻¹, väriluku 35 mg Pt l⁻¹, Ympäristöhallinnon HERTTA-tietokanta, mitattu 18.6.2013). Vuonna 2013 veden lämpötila alkoi nousta nopeasti toukokuun aikana (Kuva 1). Lämpötila oli korkeimmillaan elokuun alussa, minkä jälkeen se kääntyi laskuun. Lämpötila-arvot avovesikaudelta 2013 saatiin Näreselän mittaustalulta, ja laskelmissa käytettiin 5 m:n syvyydeltä mitattua lämpötilaa.



Kuva 1. Veden lämpötila (°C) 5 m syvyydessä Konneveden Näreselällä avovesikaudella 2013.

Kaupallinen kalastaja pyysi näytekalat nuotalla Etelä-Konnevedeltä avovesikauden 2013 aikana. Pyyntipaikat vaihtelivat Etelä-Konneveden sisällä ollen kuitenkin melko lähellä toisiaan (Taulukko 1). Näytteitä saatiin kesän aikana 1–4 viikon välein, ja jokaisessa näyteryhmässä kaloja oli noin 1 kg. Näyte otettiin valikoimattomasti kokonaissaaliista. Kalastaja sulki kalat vakuumiin ja siirsi ne pakkaseen odottamaan noutoani. Näyteryhmiä oli yhteensä 12. Jokainen näyteryhmä sisälsi 39–93 kalaa (n = 635).

Taulukko 1. Etelä-Konnevedeltä avovesikauden 2013 pyydetty muikut näyteryhmittäin jaoteltuna. Lisäksi listattu pyyntipaikat, naaraiden (N), koiraiden (K), immatuurien ja niiden kalojen, joiden sukupuolta ei voitu määrittää silmämääräisesti (I) lukumäärät sekä kalojen lukumäärä (n) kullakin pyyntikerralla.

Näyteryhmä (pyyntiajankohta)	Pyyntipaikka	N	K	I	n
1 (19.5.)	Kuikkasaaren länsipuoli	48	37	8	93
2 (13.6.)	Tulilahti	31	24	1	56
3 (17.6.)	Kontionsaaren pohjoispuoli	30	29	1	60
4 (25.6.)	Kontionsaaren pohjoispuoli	34	25	-	59
5 (30.6.)	Tulilahti	28	27	-	55
6 (30.7.)	Kuikkasaaren länsipuoli	22	26	-	48
7 (22.8.)	Häntiäisselkä	24	21	-	45
8 (27.8.)	Näreselkä	30	9	-	39
9 (4.9.)	Haapasaaren itäpuoli	19	20	-	40
10 (18.9.)	Pohjois-Lanstun länsipuoli	22	17	-	39
11 (10.10.)	Häntiäisselkä	2	48	-	50
12 (14.10.)	Keljun itäpuoli	2	44	-	51

3.2. Kalojen ja ikänäytteiden käsittely

Muikut sulatettiin pienissä erissä, ja niitä käsiteltiin noin 10 yksilöä kerrallaan. Kalojen kokonaispituudet (RT) mitattiin 1 mm:n ja tuoremassat punnittiin 0,1 g:n tarkkuudella. Tiedot merkittiin ylös valmiiksi tulostetulle lomakkeelle. Kalojen pinnalta pyyhittiin pois irtonaiset suomut, jotta voitiin olla varmoja, ettei näytteeseen tullut toisten yksilöiden suomuja. Suomunäyte otettiin varovasti preparointiveitsellä peräevän ja peräaukon väliseltä alueelta. Suomut säilöttiin paperipusseihin. Pussin päälle merkattiin pyyntijärvi, päivämäärä ja kalan yksilönumero. Silmien yläpuolella oleva pään yläosa leikattiin auki saksilla. Molemmat sagittat nostettiin pinseteillä pään sisältä, ja ne laitettiin paperipussiin suomunäytteen kanssa. Ruumiinontelo aukaistiin saksilla, jotta kalan sukupuoli voitiin määrittää silmämääräisesti.

Suomunäytteitä tarkasteltiin mikrokortinlukulaitteella 38-kertaisella suurennoksella. Suomuja tarkasteltiin vain yhdeltä kalalta kerrallaan, jotta vältettiin eri yksilöiden suomujen sekoittuminen toisiinsa. Jokaiselta kalalta tutkittiin 5–10 suomua. Suomut aseteltiin mikrokortinlukulaitteen lasille riviin. Kaikista suomuista otettiin valokuva digitaalisella kameralla. Mikrokortinlukulaitteen lasin eteen laitettiin viivotin, jotta kuvan mittakaava voitiin selvittää tulostetuista valokuvista jälkikäteen. Kalan ikä arvioitiin laskemalla vuosirenkaat. Eri yksilöiden näytteiden oli oltava vertailukelpoisia keskenään, joten valokuvattaviksi suomuiksi valittiin mahdollisimman samanmuotoisia suomuja.

Otoliitit katkaistiin mahdollisimman keskeltä kynnellä kämmentä vasten, ja katkaisupinta hiottiin hiomapaperilla. Katkaistuja ja hiottuja otoliitteja värjättiin neutraalipunassa 10 minuutin ajan, minkä jälkeen niitä tarkasteltiin preparointimikroskoopilla. Otoliitti asetettiin pystyyn petrimaljalle sinitarran päälle niin, että hiomapinta osoitti ylöspäin. Valon suuntaa vaihtelemalla vuosirenkaat saatiin näkyviin. Uloimmat vuosirenkaat eivät aina näkyneet selkeästi suomunäytteessä, joten virhearvioinnin todennäköisyys pieneni, kun ikä tarkistettiin otoliitista. Kaikilta kaloilta määritettiin ikä sekä otoliitista että suomusta.

3.3. Laskennalliset menetelmät

Jokaisesta näyteryhmästä valittiin 19–33 kalaa ($n = 325$). Näistä kaloista 300 otettiin mukaan analyysiin (Taulukko 2). Kiinnostuksen kohteena olivat vain alle kolmevuotiaat kalat. Näytekaloina valittiin ensisijaisesti sellaisia yksilöitä, joiden ikä oli määritetty samaksi sekä otoliitista että suomusta. Lännmääritysten suhteen epävarmimmat tapaukset hylättiin aineistosta. Kasvurenkaiden ulkoreunan etäisyydet suomun keskustasta mitattiin tulostetuista valokuvista 1 mm:n tarkkuudella. Mittauslinja kulki kohtisuorassa vuosirenkaiisiin nähden suomun keskustasta takalohkon ja takakulman välisellä alueella kohti suomun ulkoreunaa. Kaikki mittaukset muutettiin vastaamaan 38-kertaista suurennosta viivottimen kuvaa apuna käyttäen. Jokaiselta kalalta laskettiin kasvurenkaiden lukumäärä.

Taulukko 2. Konnevedeltä avovesikaudella 2013 pyydytetyt muikut, jotka otettiin mukaan analyysiin. Muikut on jaoteltu näyteryhmittäin lukumäärien mukaan naaraisiin (N) ja koiraisiin (K) sekä ikäryhmiin 1+ ja 2+.

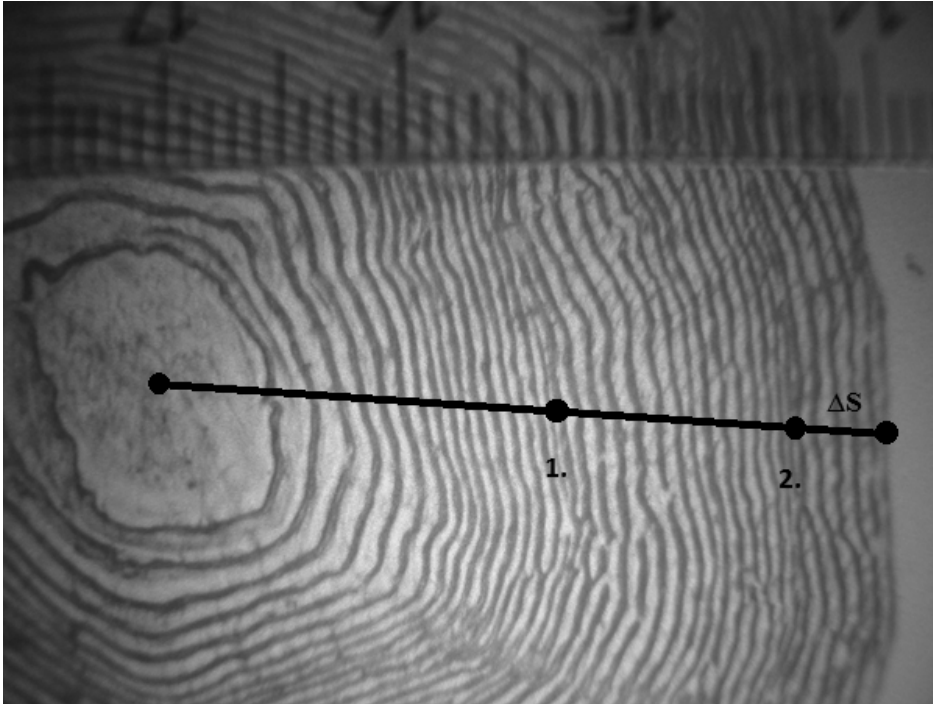
Näyteryhmä (pyyntiajankohta)	N(1+)	K(1+)	N(2+)	K(2+)
1 (19.5.)	0	2	12	9
2 (13.6.)	0	2	8	8
3 (17.6.)	5	4	11	10
4 (25.6.)	10	6	7	9
5 (30.6.)	2	4	11	11
6 (30.7.)	7	5	6	11
7 (22.8.)	10	5	5	10
8 (27.8.)	4	1	8	4
9 (4.9.)	6	5	4	9
10 (18.9.)	8	10	8	4
11 (10.10.)	0	7	0	12
12 (14.10.)	1	8	0	11

Kuntokerroin laskettiin kaavalla:

$$K = W/L^b * 100,$$

jossa K = kuntokerroin, W = kalan massa (g), L = kalan pituus (mm) pyyntihetkellä ja b = koko aineistosta lasketun pituus–massa -regression eksponentti.

Jokaisessa näyteryhmässä olevat kalat eroteltiin koiraisiin ja naaraisiin. Sukupuolten sisällä yksilöt eroteltiin ikäryhmiin 1+ (vuosiluokka 2012) ja 2+ (vuosiluokka 2011) eli kaloihin, jotka olivat joko toisella tai kolmannella kasvukaudellaan. Kahdessa viimeisessä näyteryhmässä oli pääasiassa koiraita. Suomun kasvu vuonna 2013 määritettiin laskemalla suomun ulkoreunan ja edellisen vuosirenkaan välinen etäisyys millimetreissä (ΔS) (38-kertainen suurennos) (Kuva 2).



Kuva 2. Ikäryhmään 2+ kuuluvan muikun somu. Ensimmäinen vuosirengas merkattu numerolla 1 ja toinen vuosirengas numerolla 2. Somun kasvu vuonna 2013 eli somun ulkoreunan ja edellisen vuosirengaan välinen etäisyys merkattu symbolilla ΔS .

Kasvurenkaiden tihentymisen oletettiin alkaneen, jos viimeinen ja toiseksi viimeinen kasvurengas olivat kapeampia kuin niitä edeltävä kasvurengas. Jokaisesta näyteryhmästä laskettiin sukupuolittain ja ikäryhmittäin niiden kalojen osuus, joilla kasvurenkaiden tihentyminen oli alkanut.

3.3.1. Takautuva kasvunmääritys

Kalojen pituudet eri-ikäisinä määritettiin takautuvasti mittaamalla kunkin vuosirengaan etäisyys somun keskustasta. Pituusarviot tehtiin käyttämällä Monastyrskyn mallia, sillä sitä käytetään yleensä siikakaloille (FT Timo Marjomäki, Jyväskylän yliopisto, suullinen tiedonanto). Monastyrskyn regressiomallissa otetaan huomioon kasvun allometrisuus eli kalan pituuden ja luutuneiden osien välisen riippuvuuden epälineaarisuus (Raitaniemi ym. 2000). Monastyrskyn malli:

$$L_i = (S_i/S)^b * L,$$

jossa L_i = kalan kokonaispituus (mm) iässä i , L = kalan kokonaispituus (mm) pyyntitihetkellä, S_i = luutuneen osan säde (mm) iässä i ja S = luutuneen osan säde (mm) pyyntitihetkellä. Vakion b arvona käytettiin lukua 0,607 (Karjalainen ym. 2016). Takautuvalla kasvunmäärityksellä laskettiin kalojen pituudet ensimmäisen ja toisen kasvukauden jälkeen.

3.3.2. Tilastomenetelmät

Ikäryhmän ja sukupuolen vaikutusta kasvurenkaiden kokonaislukumäärään sekä somun säteeseen tutkittiin yleisellä lineaarisella mallilla ANCOVA:lla. ANCOVA:lla tutkittiin myös ikäryhmittäin sukupuolen vaikutusta kasvurenkaiden lukumäärään sekä somun säteeseen ensimmäisen ja toisen kasvukauden jälkeen. Kaikki muuttujat logaritmoitiin ja kovariaattina oli kalan pituus tai kalan pituuskasvu kyseisen kasvukauden aikana.

Viimeisen kasvukauden kasvurenkaiden lukumäärän sekä suomun kasvun keskimääräisten erojen merkitsevyys sukupuolten ja näyteryhmien välillä testattiin 2-ANOVA:lla ikäryhmille 1+ ja 2+ erikseen. Lisäksi 2-ANOVA:lla testattiin keskipituuden, keskimassan ja keskimääräisen kuntokertoimen erojen merkitsevyys sukupuolten, näyteryhmien sekä ikäryhmien välillä. Jos yhdysvaikutus oli olemassa, molempien faktorien vaikutusta muutettiin tutkittiin erikseen ANOVA:lla. ANOVA:lla testattiin myös kalojen pituserojen, kasvurenkaiden lukumäärän ja suomun säteen keskimääräisten erojen merkitsevyyttä eri ikäryhmien välillä ensimmäisen kasvukauden jälkeen.

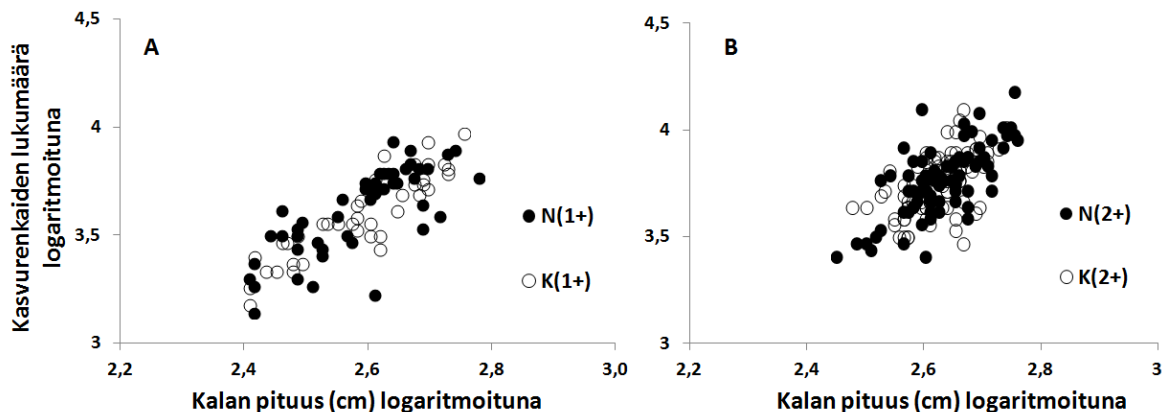
Viimeisellä kasvukaudella syntyneiden kasvurenkaiden lukumäärän ja kalan pituuskasvun välille asetetun lineaarisen regressiomallin avulla laskettiin kunkin ikäryhmän kohdalla, kuinka monta kasvurengasta suomuun oli syntynyt kalan 10 mm:n pituuskasvua kohti. Lisäksi laskettiin, kuinka paljon suomu oli kasvanut kalan 10 mm:n pituuskasvua kohti. ANOVA:lla testattiin, oliko lineaarinen regressiomalli tilastollisesti merkitsevä. T-testillä testattiin kulmakertoimen b merkitsevyys suhteessa hypoteesiin $b = 1$. Muuttujat logaritmoitiin tilastollisia testejä varten.

Lämpötilan vaikutusta kasvurenkaiden lukumäärään tutkittiin laskemalla kunkin peräkkäisen näytteenottohetken välisen jakson keskilämpötilan ja kasvurenkaiden lukumäärän päiväkohtaisen muutoksen välistä korrelaatiota kasvukaudella 2013. Analysoinnissa käytettiin Spearmanin korrelaatioanalyysiä.

4. TULOKSET

4.1. Kasvurenkaiden kokonaislukumäärä ja suomun säde

Kun kovariaattina oli kalan pituus, kasvurenkaiden lukumäärissä ei ollut tilastollisesti merkitsevää eroa sukupuolten välillä ikäryhmässä 1+ (ANCOVA: $F = 0,857$, $df = 1$, $p = 0,357$) eikä ikäryhmässä 2+ (ANCOVA: $F = 0,231$, $df = 1$, $p = 0,631$) (Kuva 3). Myöskään suomun säteessä ei ollut tilastollisesti merkitsevää eroa sukupuolten välillä ikäryhmässä 1+ (ANCOVA: $F = 0,002$, $df = 1$, $p = 0,961$) eikä ikäryhmässä 2+ (ANCOVA: $F = 1,150$, $df = 1$, $p = 0,285$).



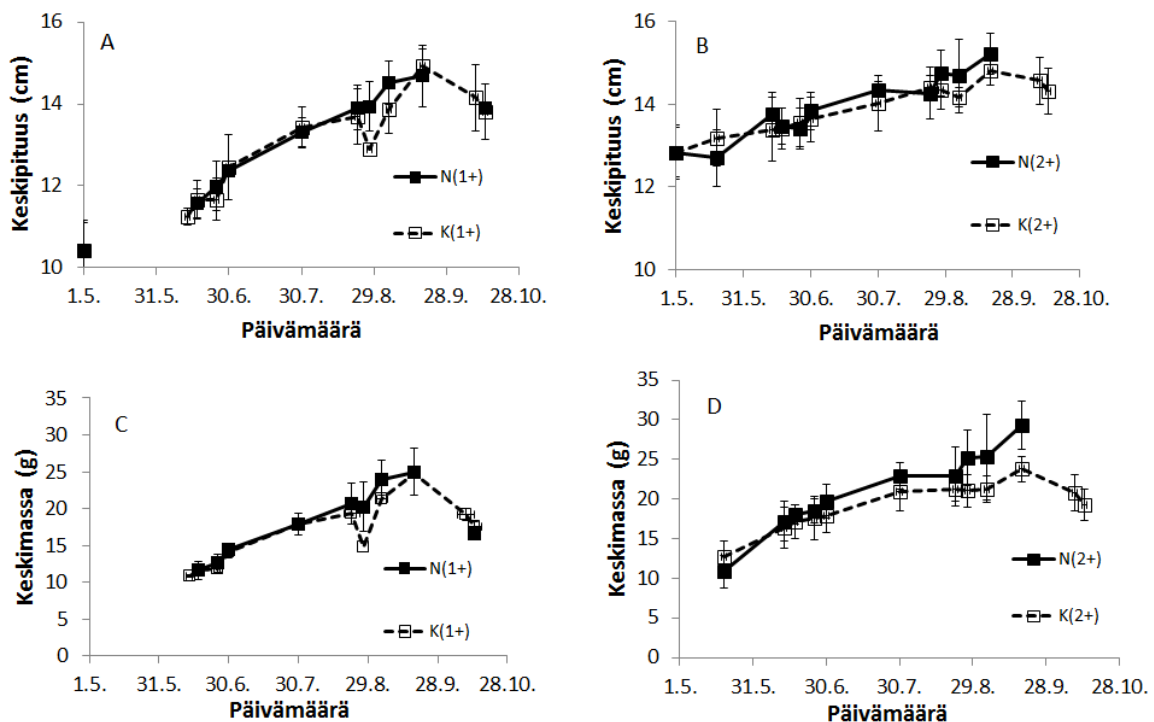
Kuva 3. Konnevedeltä avovesikaudella 2013 pyydettyjen naaras- (N) ja koirasmuikkujen (K) logaritmoitujen pituuksien (cm) ja logaritmoitujen kasvurenkaiden lukumäärän välinen riippuvuus ikäryhmässä 1+ (A) ja ikäryhmässä 2+ (B).

Ikäryhmään 2+ kuuluvilla kaloilla oli enemmän kasvurenkaita kuin ikäryhmään 1+ kuuluvilla kaloilla (ANCOVA: $F = 32,759$, $df = 1$, $p < 0,001$). Myös suomun säde oli

tilastollisesti merkitsevästi isompi ikäryhmässä 2+ kuin ikäryhmässä 1+ (ANCOVA: $F = 4,035$, $df = 1$, $p = 0,046$).

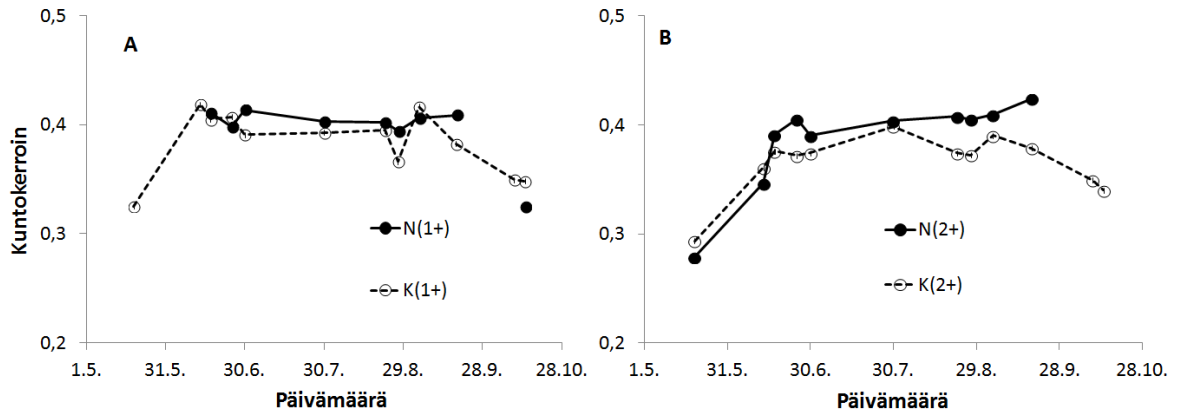
4.2. Viimeinen kasvukausi

Sekä kalojen keskipituus että keskimassa pääasiassa kasvoivat kesän edetessä (Kuva 4). Kahdessa lokakuussa pyydytyssä näyteryhmässä lähes kaikki yksilöt olivat koiraita. Näyteryhmä huomioiden naaraiden ja koiraiden keskipituudet eivät eronneet tilastollisesti merkitsevästi toisistaan ikäryhmässä 2+ (2-ANOVA: $F = 1,154$, $df = 9$, $p = 0,329$) eivätkä ikäryhmässä 1+ (2-ANOVA: $F = 1,026$, $df = 6$, $p = 0,415$). Näyteryhmä huomioiden naaraiden ja koiraiden keskimassat erosivat tilastollisesti merkitsevästi toisistaan ikäryhmässä 2+ (2-ANOVA: $F = 2,660$, $df = 9$, $p = 0,007$) mutta eivät ikäryhmässä 1+ (2-ANOVA: $F = 2,765$, $df = 6$, $p = 0,796$).



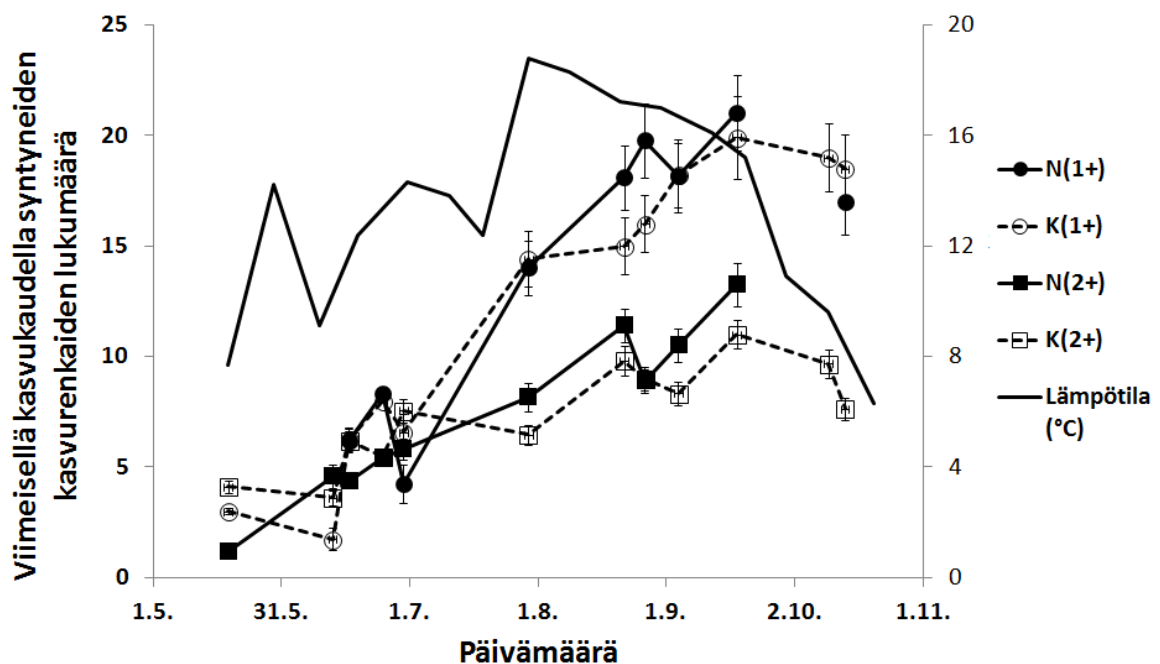
Kuva 4. Naaras- (N) ja koirasmuikkujen (K) keskipituudet (\pm s.d) eri näytteenottoajankohtina ikäryhmässä 1+ (A) sekä ikäryhmässä 2+ (B) Konnevedellä avovesikaudella 2013. Päivämäärän 1.5. kohdalla takautuvasti lasketut keskipituudet edellisen kasvukauden lopussa. Lisäksi naaraiden (N) ja koiraiden (K) keskimassat (\pm s.d) eri näytteenottoajankohtina ikäryhmässä 1+ (C) sekä ikäryhmässä 2+ (D).

Ikäryhmässä 2+ sukupuolten (2-ANOVA: $F = 18,774$, $df = 1$, $p < 0,001$) sekä näyteryhmien (2-ANOVA: $F = 33,768$, $df = 9$, $p < 0,001$) välillä oli tilastollisesti merkitsevä ero keskimääräisessä kuntokertoimessa (Kuva 5). Ikäryhmässä 1+ ei ollut tilastollisesti merkitsevää eroa keskimääräisessä kuntokertoimessa sukupuolten (2-ANOVA: $F = 1,691$, $df = 1$, $p = 0,198$) eikä näyteryhmien (2-ANOVA: $F = 0,660$, $df = 9$, $p = 0,682$) välillä.



Kuva 5. Ikäryhmän 1+ (A) sekä ikäryhmän 2+ (B) naaras- (N) ja koirasruikkujen (K) keskimääräiset kuntokertoimet eri näyteryhmissä Konnevedellä avovesikaudella 2013. Keskihajonnat olivat niin pienet, etteivät ne näy kuvassa.

Kasvurenkaiden keskimääräinen lukumäärä kasvoi kesän 2013 edetessä sekä ikäryhmässä 1+ että ikäryhmässä 2+ (Kuva 6). Näyteryhmällä ja ikäryhmällä oli tilastollisesti merkitsevä yhdysvaikutus viimeisellä kasvukaudella syntyneiden kasvurenkaiden lukumäärään (2-ANOVA: $F = 13,797$, $df = 1$, $p < 0,001$). Näyteryhmien välillä oli tilastollisesti merkitsevä ero viimeisellä kasvukaudella syntyneiden kasvurenkaiden lukumäärissä (ANOVA: $F = 42,609$, $df = 11$, $p < 0,001$). Ikäryhmän 1+ kaloille syntyi keskimääräisesti enemmän kasvurenkaita viimeisellä kasvukaudella kuin ikäryhmän 2+ kaloille (ANOVA: $F = 161,167$, $df = 1$, $p < 0,001$).

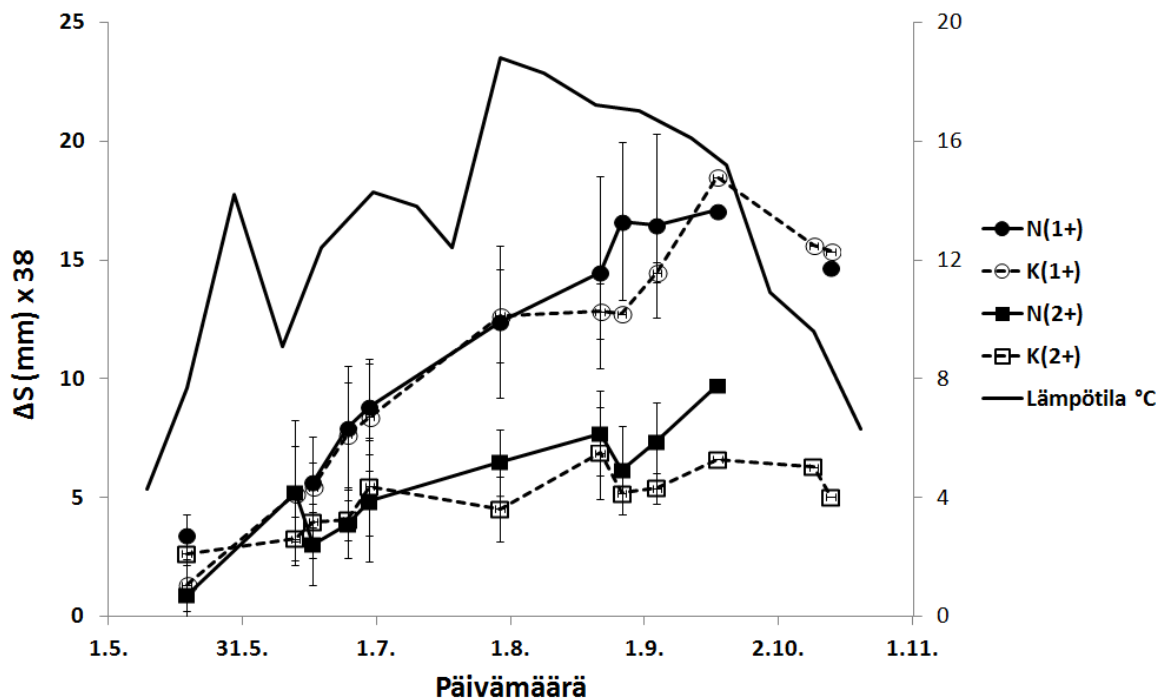


Kuva 6. Ikäryhmiin 1+ ja 2+ kuuluvien naaras- (N) ja koirasruikkujen (K) keskimääräinen (\pm s.d) viimeisen kasvukauden kasvurenkaiden lukumäärä eri näyteryhmissä (pyyntipäivä) sekä veden lämpötila ($^{\circ}\text{C}$) 5 metrin syvyydessä Konnevedellä avovesikaudella 2013.

Ikäryhmässä 1+ sukupuoli ja näyteryhmällä oli tilastollisesti suuntaa antava yhdysvaikutus viimeisellä kasvukaudella syntyneiden kasvurenkaiden keskimääräiseen lukumäärään (2-ANOVA: $F = 2,177$, $df = 6$, $p = 0,055$). Ikäryhmässä 2+ sukupuoli ja

näyteryhmällä oli tilastollisesti merkitsevä yhdysvaikutus viimeisellä kasvukaudella syntyneiden kasvurenkaiden lukumäärään (2-ANOVA: $F = 2,591$, $df = 9$, $p = 0,008$). Sukupuolten välillä ei ollut tilastollisesti merkitsevää eroa viimeisellä kasvukaudella syntyneiden kasvurenkaiden keskimääräisessä lukumäärässä ikäryhmässä 1+ (ANOVA: $F = 0,001$, $df = 1$, $p = 0,983$) eikä ikäryhmässä 2+ (ANOVA: $F = 0,042$, $df = 1$, $p = 0,838$). Näyteryhmien välillä oli tilastollisesti merkitsevä ero viimeisellä kasvukaudella syntyneiden kasvurenkaiden keskimääräisessä lukumäärässä ikäryhmässä 1+ (ANOVA: $F = 75,752$, $df = 6$, $p < 0,001$) sekä ikäryhmässä 2+ (ANOVA: $F = 24,062$, $df = 9$, $p < 0,001$).

Suomun ulkoreunan ja edellisen vuosirenkkaan välinen keskimääräinen etäisyys (ΔS) eli suomun kasvu vuonna 2013 kasvoi kesän edetessä (Kuva 7). Näyteryhmällä ja ikäryhmällä oli tilastollisesti merkitsevä yhdysvaikutus suomun kasvuun (2-ANOVA: $F = 1,609$, $df = 6$, $p < 0,001$). Ikäryhmään 1+ kuuluvien kalojen suomun kasvoi tilastollisesti merkitsevästi enemmän kuin ikäryhmään 2+ kuuluvien kalojen somu (ANOVA: $F = 254,805$, $df = 1$, $p < 0,001$). Näyteryhmien välillä oli tilastollisesti merkitsevä ero suomun kasvussa ikäryhmässä 1+ (ANOVA: $F = 34,327$, $df = 6$, $p < 0,001$) sekä ikäryhmässä 2+ (ANOVA: $F = 18,953$, $df = 9$, $p < 0,001$).



Kuva 7. Ikäryhmiin 1+ ja 2+ kuuluvien naaras- (N) ja koirasmuikkujen (K) suomun ulkoreunan ja edellisen vuosirenkkaan välinen keskimääräinen etäisyys (mm) ($\pm s.d$) eli suomun kasvu vuonna 2013 (ΔS) (38-kertainen suurennos) eri näyteryhmissä (pyyntipäivä) sekä veden lämpötila (°C) 5 m syvyydessä Konnevedellä avovesikaudella 2013.

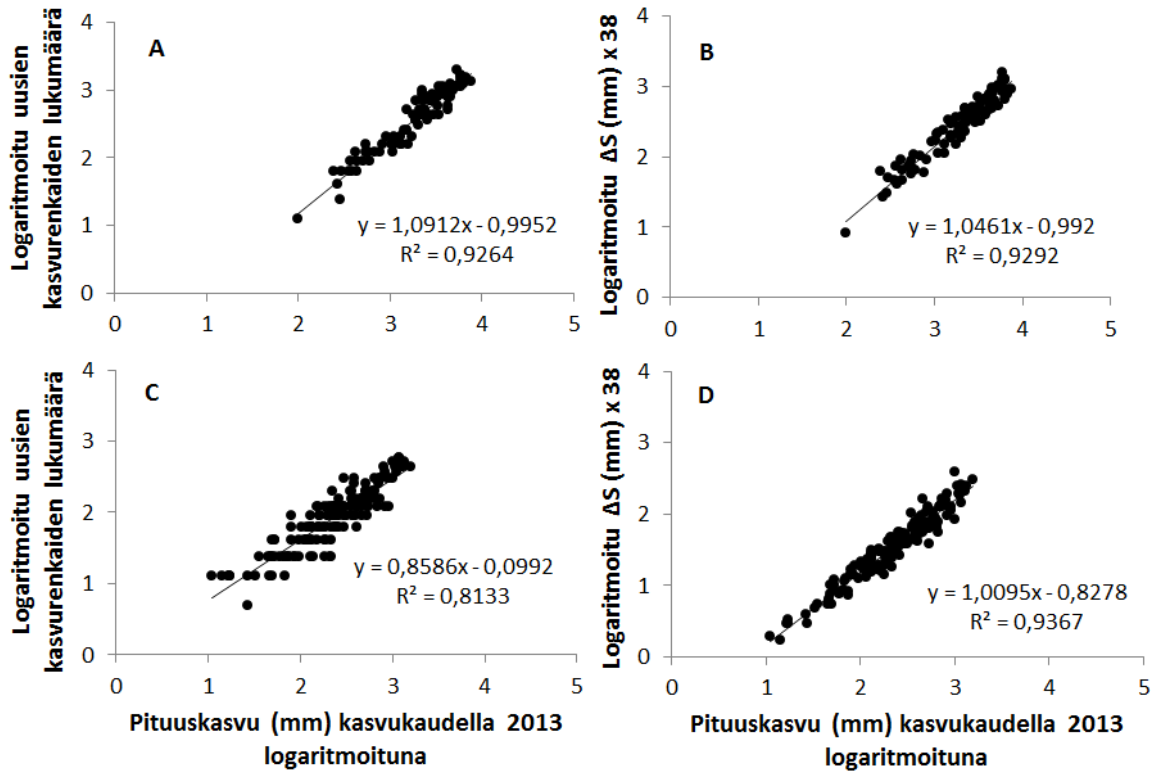
Ikäryhmässä 2+ näyteryhmällä ja sukupuolella oli tilastollisesti merkitsevä yhdysvaikutus suomun kasvuun vuonna 2013 (2-ANOVA: $F = 3,581$, $df = 9$, $p < 0,001$). Näyteryhmien välillä oli tilastollisesti merkitsevä ero suomun kasvussa ikäryhmässä 2+ (ANOVA: $F = 18,953$, $df = 9$, $p < 0,001$). Sukupuolten välillä ei ollut tilastollisesti merkitsevä eroa suomun kasvussa ikäryhmässä 2+ (ANOVA: $F = 0,245$, $df = 1$, $p = 0,621$). Ikäryhmässä 1+ ainoastaan näyteryhmien välillä oli tilastollisesti merkitsevä ero suomun kasvussa (2-ANOVA: $F = 32,021$, $df = 6$, $p < 0,001$) eikä yhdysvaikutusta näyteryhmällä ja sukupuolella ollut (2-ANOVA: $F = 0,967$, $df = 6$, $p = 0,454$). Sukupuolten välillä ei ollut eroa suomun kasvussa ikäryhmässä 1+ (ANOVA: $F = 0,904$, $df = 1$, $p = 0,345$).

Kasvurenkaiden tihentymisen alkaminen ajoittui kesäkuun ja elokuun välille (Taulukko 3). Yksilöllistä vaihtelua esiintyi paljon. Enemmistöllä ikäryhmän 1+ kaloista tihentyminen oli jo alkanut heinäkuun aikana. Suurimmalla osalla ikäryhmän 2+ kaloista tihentyminen alkoi vasta elokuussa. Kasvurenkaiden tihentyminen oli alkanut kaikilla syyskuussa pyydettyillä kaloilla.

Taulukko 3. Niiden Konnevedeltä avovesikaudella 2013 pyydettyjen muikkujen osuus, joilla kasvurenkaiden tihentymisen alkaminen voitiin havaita. Aineisto jaoteltu näyteryhmien sisällä naaraisiin (N) ja koiraisiin (K) sekä ikäryhmiin 1+ ja 2+.

Näyteryhmä (pyyntiajankohta)	N(1+)	K(1+)	N(2+)	K(2+)	Kaikki
1 (19.5.)	-	0 %	0 %	0 %	0 %
2 (13.6.)	-	0 %	0 %	0 %	0 %
3 (17.6.)	0 %	0 %	0 %	0 %	0 %
4 (25.6.)	0 %	0 %	0 %	0 %	0 %
5 (30.6.)	0 %	0 %	0 %	9 %	3 %
6 (30.7.)	86 %	80 %	17 %	18 %	45 %
7 (22.8.)	100 %	100 %	100 %	80 %	93 %
8 (27.8.)	100 %	100 %	63 %	100 %	82 %
9 (4.9.)	100 %	100 %	100 %	100 %	100 %
10 (18.9.)	100 %	100 %	100 %	100 %	100 %
11 (10.10.)	-	100 %	-	100 %	100 %
12 (14.10.)	100 %	100 %	-	100 %	100 %

Viimeisellä kasvukaudella syntyneiden kasvurenkaiden lukumäärän ja kalan pituuskasvun sekä suomun kasvun vuonna 2013 ja kalan pituuskasvun välillä oli lineaarinen riippuvuus (Kuva 8). Lineaarinen malli oli tilastollisesti merkitsevä ikäryhmässä 1+ kasvurenkaiden lukumäärän (ANOVA: $F = 1069,242$, $df = 1$, $p < 0,001$) sekä suomun säteen (ANOVA: $F = 1115,747$, $df = 1$, $p < 0,001$) suhteen. Malli oli tilastollisesti merkitsevä myös ikäryhmässä 2+ kasvurenkaiden lukumäärän (ANOVA: $F = 662,053$, $df = 1$, $p < 0,001$) sekä suomun säteen (ANOVA: $F = 2249,256$, $df = 1$, $p < 0,001$) suhteen. Kulmakerroin b ei poikennut tilastollisesti merkitsevästi arvosta 1 ikäryhmässä 1+ kasvurenkaiden lukumäärän (T-testi: $t = 32,699$, $p < 0,001$) eikä suomun kasvun (T-testi: $t = 33,403$, $p < 0,001$) suhteen. Kulmakerroin b ei poikennut merkitsevästi arvosta 1 myöskään ikäryhmässä 2+ kasvurenkaiden lukumäärän (T-testi: $t = 25,730$, $p < 0,001$) eikä suomun kasvun (T-testi: $t = 47,426$, $p < 0,001$) suhteen. Näin ollen kasvurenkaiden lukumäärän lisäys sekä suomun säteen kasvu suhteessa kalan kasvuun pysyy vakiona.

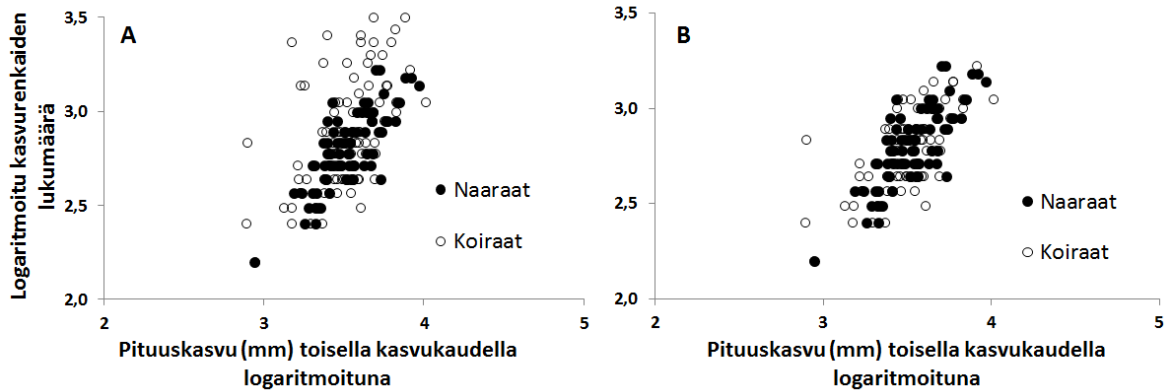


Kuva 8. Ikäryhmiin 1+ (A) ja 2+ (C) kuuluvien Konneveden muikkujen viimeisen kasvukauden pituuskasvun (mm) ja uusien kasvurenkaiden lukumäärän välinen riippuvuus. Lisäksi ikäryhmiin 1+ (B) ja 2+ (D) kuuluvien muikkujen viimeisen kasvukauden pituuskasvun (mm) ja suomun kasvun (ΔS) (mm) (38-kertainen suurennos) välinen riippuvuus. Muuttujat logaritmoitiin. Aineistoihin sovitettu lineaariset regressiomallit ja näkyvillä on myös mallin selityssaste R^2 .

Lineaarisen regressiomallin kulmakertoimen perusteella voitiin laskea, että ikäryhmässä 2+ jokaista kasvettua 10 mm kohden syntyi noin 6 uutta kasvurengasta ja suomun kasvu oli noin 0,45 mm. Ikäryhmässä 1+ jokaista kasvettua 10 mm kohden syntyi noin 5,5 uutta kasvurengasta ja suomun kasvu oli noin 0,46 mm. Ikäryhmän 2+ kaloilla yhden viimeisellä kasvukaudella syntyneen kasvurenkaan keskimääräinen leveys oli siis 0,075 mm ja ikäryhmän 1+ kaloilla 0,084 mm. Yksilöllistä vaihtelua esiintyi paljon. Toisilla kaloilla oli vähemmän ja leveämpiä kasvurenkaita kuin toisilla. Toisilla taas oli enemmän ja kapeampia kasvurenkaita, vaikka somu oli samankokoinen.

4.3. Ikäryhmän 2+ toinen kasvukausi

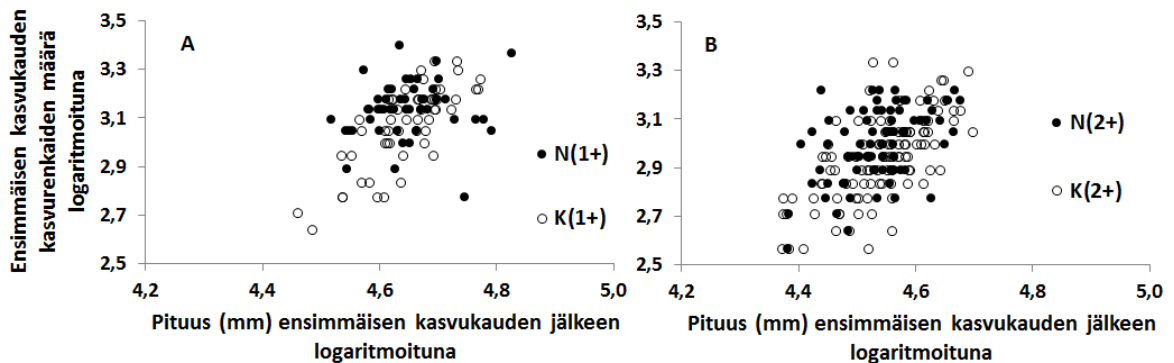
Kun kovariaattina oli kalan pituus, koiraille oli syntynyt toisella kasvukaudella tilastollisesti merkitsevästi enemmän kasvurenkaita kuin naaraille (ANCOVA: $F = 14,151$, $df = 1$, $p < 0,001$) (Kuva 9). Suomun kasvussa toisella kasvukaudella ei kuitenkaan ollut tilastollisesti merkitsevää eroa sukupuolten välillä (ANCOVA: $F = 2,063$, $df = 1$, $p = 0,153$). Koirilla kasvurenkaat olivat siis tiheämmässä kuin naarilla. Sukupuolten välillä ei myöskään ollut tilastollisesti merkitsevää eroa pituuskasvussa toisella kasvukaudella (ANOVA: $F = 0,302$, $df = 1$, $p = 0,583$). Kun kahta lokakuussa pyydettyä näyteryhmää ei otettu huomioon, tilastollisesti merkitseviä eroja ei voitu havaita toisella kasvukaudella syntyneiden kasvurenkaiden lukumäärissä eikä suomun kasvussa.



Kuva 9. Ikäryhmään 2+ kuuluvien Konneveden naaras- ja koirasmuikkujen toisen kasvukauden pituuskasvun (mm) ja toisella kasvukaudella syntyneiden kasvurenkaiden lukumäärän välinen riippuvuus kaikissa näyteryhmissä (A) sekä kymmenessä ensimmäisessä näyteryhmässä (B) (pyydetty aikavälillä 19.5.–18.9.2013). Muuttujat logaritmoitiin.

4.4. Ensimmäinen kasvukausi

Kun kovariaattina oli kalan pituus, ensimmäisen kasvukauden kasvurenkaiden lukumäärässä oli tilastollisesti merkitsevä ero sukupuolten välillä ikäryhmässä 1+ (ANCOVA: $F = 6,853$, $df = 1$, $p = 0,010$) sekä ikäryhmässä 2+ (ANCOVA: $F = 11,107$, $df = 1$, $p = 0,001$) (Kuva 10). Naarilla oli enemmän kasvurenkaita kuin koirilla. Ensimmäisen kasvukauden jälkeen suomun säteessä ei kuitenkaan ollut eroa sukupuolten välillä ikäryhmässä 1+ (ANCOVA: $F = 0,368$, $df = 1$, $p = 0,545$) eikä ikäryhmässä 2+ (ANCOVA: $F = 1,919$, $df = 1$, $p = 0,168$). Naarilla kasvurenkaat olivat siis tiheämmässä kuin koiralla. Sukupuolten välillä ei ollut eroa pituudessa ensimmäisen kasvukauden jälkeen ikäryhmässä 2+ (ANOVA: $F = 0,079$, $df = 1$, $p = 0,779$) eikä ikäryhmässä 1+ (ANOVA: $F = 0,002$, $df = 1$, $p = 0,986$).

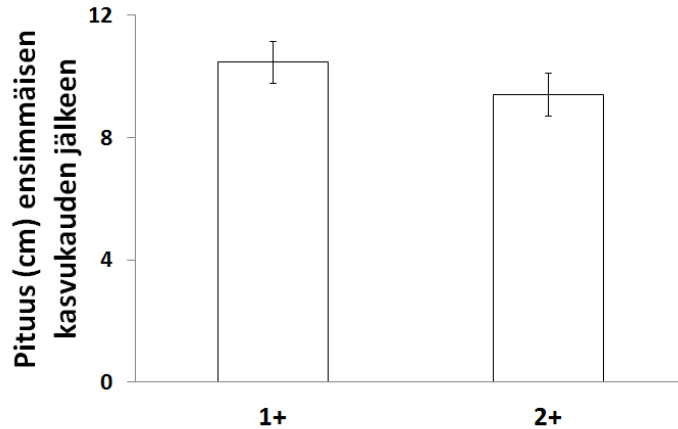


Kuva 10. Konnevedeltä avovesikaudella 2013 pyydettyjen naaras- (N) ja koirasmuikkujen (K) kasvurenkaiden lukumäärän sekä kalan pituuden (mm) välinen riippuvuus ikäryhmässä 1+ (A) sekä ikäryhmässä 2+ (B) ensimmäisen kasvukauden jälkeen. Muuttujat logaritmoitiin.

Kun lokakuussa pyydetty näyteryhmät jätettiin pois analyysistä, ensimmäisen kasvukauden kasvurenkaiden keskimääräisissä lukumäärissä oli silti tilastollisesti merkitsevä ero sukupuolten välillä ikäryhmässä 2+ (ANCOVA: $F = 4,815$, $df = 1$, $p = 0,030$) mutta ei ikäryhmässä 1+ (ANCOVA: $F = 0,001$, $df = 1$, $p = 0,117$). Suomun säteen suhteen tilanne pysyi samana.

Ikäryhmän 1+ kalat olivat tilastollisesti merkitsevästi pidempiä ensimmäisen kasvukauden jälkeen kuin ikäryhmän 2+ kalat (ANOVA: $F = 154,678$, $df = 1$, $p < 0,001$)

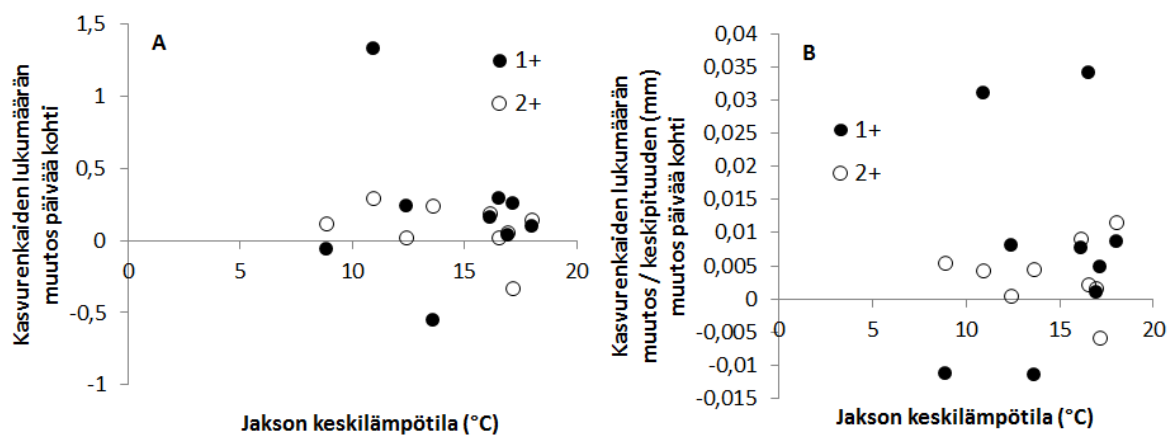
(Kuva 11). Ikäryhmän 2+ kaloilla oli vähemmän kasvurenkaita ensimmäisen kasvukauden jälkeen kuin ikäryhmän 1+ kaloilla (ANOVA: $F = 51,234$, $df = 1$, $p < 0,001$). Ikäryhmässä 1+ myös suomun säde oli suurempi ensimmäisen kasvukauden jälkeen kuin ikäryhmässä 2+ (ANOVA: $F = 109,679$, $df = 1$, $p < 0,001$). Ikäryhmän 1+ kaloilla oli myös enemmän kasvurenkaita suhteessa kalan kasvuun kuin ikäryhmän 2+ kaloilla (ANOVA: $F = 4,046$, $df = 1$, $p = 0,045$). Sen sijaan ikäryhmän 2+ kaloilla suomun säteen kasvu suhteessa kalan kasvuun oli suurempaa kuin ikäryhmän 1+ kaloilla (ANOVA: $F = 17,828$, $df = 1$, $p < 0,001$).



Kuva 11. Ikäryhmiin 1+ ja 2+ kuuluvien Konnevedeltä avovesikaudella 2013 pyydettyjen muikkujen takautuvasti lasketut keskipituudet (cm) (\pm s.d) ensimmäisen kasvukauden jälkeen.

4.5. Lämpötila

Jakson keskilämpötila ei korreloinut merkittävästi kasvurenkaiden lukumäärän päiväkohtaisen muutoksen kanssa ikäryhmässä 1+ (Spearman: $r_s = 0,050$, $p = 0,898$) eikä ikäryhmässä 2+ (Spearman: $r_s = -0,350$, $p = 0,356$) (Kuva 12). Kasvurenkaiden päiväkohtainen muutos suhteessa keskipituuden päiväkohtaiseen muutokseen ei myöskään korreloinut jakson keskilämpötilan kanssa ikäryhmässä 1+ (Spearman: $r_s = 0,167$, $p = 0,668$) eikä ikäryhmässä 2+ (Spearman: $r_s = -0,067$, $p = 0,865$).



Kuva 12. Konnevedeltä avovesikaudella 2013 pyydettyjen muikkujen kasvurenkaiden lukumäärän päiväkohtainen muutos ja jakson keskilämpötila (°C) ikäryhmittäin (A) sekä kasvurenkaiden lukumäärän päiväkohtainen muutos suhteessa keskipituuden (mm) päiväkohtaiseen muutokseen ja jakson keskilämpötila (°C) ikäryhmittäin (B).

5. TULOSTEN TARKASTELU

5.1. Lämpötilan ja ravinnon vaikutus suomun kasvurytmiikkaan

Matuurien muikkujen hakeutumislämpötila eli se lämpötila, jossa kalat pyrkivät olemaan, on kesällä korkeintaan 12 °C (Jurvelius ym. 1988). Immatuurit muikut viihtyvät kuitenkin korkeammassa lämpötilassa (Tapaninen ym. 1995). Etelä-Konnevedellä veden lämpötila pysyi koko avovesikauden ajan alle 20 °C:ssa, mikä oli muikun kannalta hyvä asia. Vasta lämpötilan ylittäessä pitkäaikaisesti 24 °C muikku ei enää selviydy hengissä (Lehtonen 2006).

Jakson keskilämpötila ei korreloinut kasvurenkaiden lukumäärän päiväkohtaisen muutoksen kanssa. Lämpötila oli mitattu 5 m syvyydeltä. Yöllä muikut ovat tiheissä parvissa järven pohjaosissa ja nousevat illalla ylöspäin kohti pintaa, missä ravintoa on enemmän saatavilla (Jurvelius ym. 1988). Lämpötilaerot oleskelualueiden välillä voivat olla suuria, joten mitattu lämpötila ei kerro todenmukaisesti sitä lämpötilaa, jossa muikut olivat olleet. Tämän takia lämpötilan vaikutus kasvurenkaisiin saattoi jäädä huomaamatta. Kasvurenkaita ei todennäköisesti häviä suomusta, kun lämpötila laskee, vaan lämpötilan nousun tai alenemisen voidaan olettaa hidastavan kasvurenkaiden muodostumista esimerkiksi epäsuorasti ravinnonoton vähenemisen kautta. Kalan kasvunopeus hidastuu lämpötilan laskiessa optimin alapuolelle (Jobling 1994), mikä voi vaikeuttaa lämpötilavaikutuksen havainnointia. Lisäksi on otettava huomioon ravinnon saatavuus. Jos ravintomäärä vaihtelee paljon, voi lämpötilan vaikutus peittyä ja jäädä huomaamatta (Hakkari & Bibiceanu 1995). Lämpötila saattaa vaikuttaa epäsuorasti kasvurenkaiden muodostumiseen, mutta ilmiön tarkempaan tutkimiseen tarvitaan erikseen tehtävä koejärjestely. Luonnonkaloilla ilmiön tutkiminen on vaikeaa, sillä ravinto, lämpötila ja kasvu ovat hyvin kytköksissä toisiinsa.

Useissa tutkimuksissa on epäilty, ettei lämpötila vaikuta suoraan kasvurenkaiden muodostumiseen (Bhatia 1932, Kimura & Sakagawa 1972, Fisher & Percy 1990), mutta sillä voi olla epäsuoria vaikutuksia. Kimura & Sakagawa (1972) havaitsivat, että sardiineilla (*Sardinops caerulea*) kasvurenkaiden muodostumisnopeus ei ollut suoraan yhteydessä lämpötilaan. Greyn & Setnan (1930) sekä Bhatian (1932) mukaan ravinnonsaannin säännöllisyys vaikuttaa kasvurenkaiden muodostumisnopeuteen ja ravinnon määrä kasvurenkaiden leveyteen sekä kasvunopeuteen. Lämpötila ei näissä tutkimuksissa vaikuttanut ainakaan suoraan kasvurenkaiden muodostumiseen. Ravinnonotto sekä veden lämpötila ovat kytköksissä kasvuun (Jobling 1994), joten havaitut tulokset ovatkin saattaneet olla kasvunopeuden muutoksista johtuvia epäsuoria vaikutuksia. Sen sijaan Cutler (1918) havaitsi, että kampilalla ja punakampilalla lämpötilan nousu kasvatti kasvurenkaiden leveyttä, mutta ei vaikuttanut kasvunopeuteen tai kasvurenkaiden lukumäärään. Suomut kasvoivatkin siis nopeammin suhteessa kalan pituuteen lämpimässä vedessä. Runsas ruokinta sen sijaan nosti kasvunopeutta ja kasvurenkaiden määrää, mutta ei vaikuttanut kasvurenkaiden leveyteen. Cutlerin (1918) tutkimuksen perusteella lämpötila vaikuttaa kasvurenkaiden leveyteen ja ravinto vaikuttaa kasvunopeuteen sekä kasvurenkaiden lukumäärään. Muissa tutkimuksissa kasvunopeus oli yhteydessä kasvurenkaiden leveyteen (Grey & Setna 1930, Bhatia 1932, Fisher & Percy 1990, 2005). On kuitenkin otettava huomioon, että tutkimukset on tehty hyvin erilaisille kalalajeille, joten kasvurenkaiden muodostuminenkin voi olla erilaista.

Konneveden muikkujen kasvurenkaiden tihentymisen alkamisen perusteella voidaan päätellä, että muikkujen ravinnonotto mahdollisesti joko väheni tai muuttui epäsäännöllisemmäksi pääasiassa heinä-elokuun aikana. Muikun suomussa olevat kasvurenkaat eivät pysyneet koko ajan vakiolevyisinä, mikä voi johtua siitä, että

muikkujen ravinnonoton säännöllisyys vaihtelee vuodenaajasta riippuen. Tämä on myös havaittu muikun ravinnonkäyttöä mallintavissa tutkimuksissa (Helminen ym. 1990, Alanne 2004). Kalat saattavat passivoitua liian korkeassa lämpötilassa (Wootton 1990, Jobling 1994), joten on mahdollista, että elokuun korkea lämpötila vähensi muikkujen ravinnonottoa. Kasvurenkaiden tihentymisen alkaminen saattaa johtua kasvun hidastumisesta, ravinnon saatavuuden tai määrän vähenemisestä, liian korkeasta lämpötilasta tai kutemiseen valmistautumisesta. Todennäköisintä on näiden tekijöiden aiheuttama yhteisvaikutus.

5.2. Kalan koon ja iän vaikutus suomun kasvurytmiikkaan

Ikäryhmän 2+ kalat olivat pidempiä ja painavampia kuin ikäryhmän 1+ kalat. Lisäksi ikäryhmässä 2+ kalojen suomut olivat suurempia ja niissä oli enemmän kasvurenkaita. Suuremmilla kaloilla tiedetäänkin olevan yleensä enemmän kasvurenkaita ja isommat suomut kuin pienemmillä kaloilla (Raitaniemi ym. 2000, Fisher & Percy 2005). Myös esimerkiksi taimenella (*Salmo trutta*) kasvurenkaiden lukumäärä kasvoi kalan pituuden lisääntyessä (Skurdal & Andersen 1985).

Viimeisellä kasvukaudella syntyneiden kasvurenkaiden lukumäärän ja kalan pituuskasvun välillä oli lineaarinen riippuvuus. Myös viimeisen kasvukauden suomun kasvun ja kalan pituuskasvun välillä oli lineaarinen riippuvuus. Näin ollen kasvurenkaiden lukumäärän lisäys sekä suomun säteen kasvu suhteessa kalan kasvuun pysyi vakiona. Viimeisen kasvukauden kasvurenkaat olivat ikäryhmän 1+ kaloilla leveämpiä kuin ikäryhmän 2+ kaloilla. Tiedetään, että pienet kalat kasvavat suhteellisesti nopeammin kuin suuret kalat (Wootton 1990), ja että kasvurenkaiden leveys korreloi positiivisesti kalan kasvunopeuden kanssa (Fisher & Percy 1990, 2005). Tämän vuoksi nuorille kaloille syntyy leveämpiä kasvurenkaita suhteessa kalan kasvuun kuin vanhoille kaloille. Absoluuttisesti ikäryhmän 1+ kaloille syntyi kuitenkin enemmän uusia kasvurenkaita viimeisellä kasvukaudella kuin ikäryhmän 2+ kaloille. Vanhoilla ja sukukypsyys saavuttaneilla kaloilla kasvurenkaiden muodostumisnopeus hidastuu (Skurdal ym. 1985). Yksilöllinen vaihtelu kasvurenkaiden lukumäärässä ja suomun koossa on varmasti osittain perimän aiheuttamaa.

Ikäryhmään 1+ kuuluvilla kaloilla oli enemmän kasvurenkaita ja suurempi suomun säde ensimmäisen kasvukauden jälkeen kuin ikäryhmään 2+ kuuluvilla kaloilla. Ikäryhmän 1+ kalat olivat myös pidempiä ensimmäisen kasvukauden jälkeen kuin ikäryhmän 2+ kalat. Ikäryhmään 2+ kuuluvia kaloja oli näyteryhmissä eniten, joten niiden voidaan olettaa olleen enemmistönä Etelä-Konnevedellä vuonna 2013. Ikäryhmässä 2+ kasvunopeus on luultavasti ollut suuremman populaatiotiheyden vuoksi hitaampi kuin ikäryhmässä 1+. Tämä voi selittää osittain ikäryhmien väliset erot suomun kasvurytmiikassa ensimmäisen kasvukauden jälkeen, sillä muikun kasvun tiedetään olevan sitä hitaampaa, mitä tiheämpi kanta on (Järvi 1919, Helminen & Sarvala 1994a). Ikäryhmien vertailussa on kuitenkin huomioitava, että ravinnon saatavuus, lämpötilaolot tai muut ympäristölliset tekijät ovat voineet olla erilaisia eri vuosina, joten suoria päätelmiä ei voida tehdä.

Ikäryhmään 1+ kuuluvilla kaloilla oli enemmän kasvurenkaita suhteessa kalan pituuskasvuun ensimmäisen kasvukauden jälkeen kuin ikäryhmään 2+ kuuluvilla kaloilla, mutta ikäryhmässä 1+ suomun säde suhteessa kalan pituuskasvuun oli pienempi. Toisin sanoen ikäryhmän 2+ kaloille oli syntynyt kapeampia renkaita kuin ikäryhmän 1+ kaloille niiden ensimmäisellä kasvukaudella. Ikäryhmän 1+ kalat olivat myös pidempiä ensimmäisen kasvukauden jälkeen kuin ikäryhmän 2+ kalat. Koska riittämättömästi ravintoa saaneiden kalojen suomuihin syntyy kapeita renkaita (Grey & Setna 1931, Bhatia 1932), tukee tämä ajatusta, että ikäryhmän 1+ kaloilla olisi ollut heikompi ravintotilanne

ensimmäisellä kasvukaudella kuin ikäryhmän 2+ kaloilla. Tämä on kuitenkin ristiriidassa ajatuksen kanssa, että ikäryhmän 2+ kanta olisi ollut ensimmäisellä kasvukaudella tiheämpi. Cutlerin (1918) tutkimuksen perusteella lämpötila vaikuttaa kasvurenkaiden leveyteen, mikä viittaisi siihen, että vesi oli kylmempää silloin, kun ikäryhmän 1+ kalat olivat ensimmäisellä kasvukaudellaan.

Näyteryhmien välillä oli tilastollisesti merkitsevä ero viimeisen kasvukauden kasvurenkaiden lukumäärissä sekä suomun säteessä molemmissa ikäryhmissä. Aiemmin jo todettiin, että suuremmilla kaloilla on enemmän kasvurenkaita ja isompi suomun säde (Raitaniemi ym. 2000, Fisher & Percy 2005). Koska kalat kasvoivat kesän edetessä, on ymmärrettävää, että myös eri aikaan pyydettyjen kalojen välillä oli eroa viimeisen kasvukauden kasvurenkaiden lukumäärässä sekä suomun kasvussa.

5.3. Sukupuolen vaikutus kalan kokoon ja suomun kasvurytmiikkaan

Kalojen keskipituuksissa ei ollut eroa sukupuolten välillä kummassakaan ikäryhmässä. Kuitenkin ikäryhmässä 2+ keskimassa ja keskipuntokerroin erosivat sukupuolten välillä. Erot selittyvät sillä, että syksyllä naaraan massasta mätiä on suurempi osa kuin koiraan massasta maitia (Lahti & Muje 1991). Kutemiseen valmistautumisen tiedetään olevan suurempi stressi naaraille kuin koiraille (Lahti & Muje 1991), ja stressi heikentää kalan kasvua (Jobling 1994, Svobodová ym. 2003). Lokakuussa pyydytyissä näyteryhmissä ei kuitenkaan ollut naaraita kuin muutama yksilö, joten vertailu sukupuolten välillä lähellä kutemisajankohtaa ei onnistunut. Naaraiden puuttuminen näistä näyteryhmistä viittaisi siihen, että naaraat olivat silloin eri kohdassa järveä kuin koiraat. Jo Airaksinen (1967) havaitsi, että kutuaikana koiraat pysyttelivät kutupaikalla pidempään kuin naaraat, ja siksi niiden suhteellinen osuus saaliissa oli loppusyksyllä isompi kuin kesällä.

Naaraila oli enemmän kasvurenkaita kuin koiraila ensimmäisen kasvukauden jälkeen molemmissa ikäryhmissä. Suomun säteessä ja kalan pituudessa ensimmäisen kasvukauden jälkeen ei ollut eroa sukupuolten välillä kummassakaan ikäryhmässä. Toisin sanoen naaraila kasvurenkaat olivat tiheämmässä kuin koiraila. Ensimmäisellä kasvukaudellaan muikut eivät kuitenkaan lisäänty, joten ilmenneiden erojen täytyi johtua jostain muusta. Ravinnoton säännöllisyys vaikuttaa kasvurenkaiden muodostumisnopeuteen ja ravinnon määrä kasvurenkaiden leveyteen (Grey & Setna 1931, Bhatia 1932). Onkin mahdollista, että naaraat ovat saaneet vähemmän ravintoa ensimmäisellä kasvukaudella kuin koiraat, sillä niiden kasvurenkaat olivat tiheämmässä. Sen sijaan Cutlerin (1918) tutkimuksen perusteella lämpötila vaikuttaa kasvurenkaiden leveyteen, mikä voisi viitata siihen, että immatuurit naarasmuikut pysyttelevät syvemmällä kylmemmässä vedessä kuin koiraat.

Kun lokakuussa pyydytyt näyteryhmät jätettiin pois analyyseistä, ensimmäisen kasvukauden kasvurenkaiden keskimääräisissä lukumäärissä oli silti tilastollisesti merkitsevä ero sukupuolten välillä ikäryhmässä 2+ mutta ei ikäryhmässä 1+. Myöskään toisella kasvukaudella syntyneiden kasvurenkaiden lukumäärissä ei voitu havaita eroja, kun kaksi lokakuussa pyydettyä näyteryhmää jätettiin pois analyyseistä. Kahdessa lokakuussa pyydytyssä näyteryhmässä saattoi olla mukana kutualueille muista osista järveä tulleita koiraita. Kasvunopeus saattaa olla hyvinkin erilainen eri osissa järveä (Marjomäki & Huolila 2001), mikä on voinut vaikuttaa tuloksiin. Olisi ollut mielenkiintoista tutkia, olisiko sukupuolten välillä ollut eroja kasvurenkaissa viimeisellä kasvukaudella, jos lokakuussa pyydytyissä näyteryhmissä olisi ollut mukana enemmän naaraita. Nyt tutkimustulokset ovat epävarmoja, sillä ei voida tarkalleen tietää, olivatko lokakuussa pyydytyt koiraat peräisin muista osista järveä.

Sukupuolten välillä ei ollut eroa kasvurenkaiden lukumäärissä eikä suomun säteessä viimeisellä kasvukaudella. Joissain näyteryhmissä oli melko vähän havaintoja ja kaikkia näyteryhmiä ei edes voitu ottaa analyysseihin mukaan, sillä sukupuoli- tai ikäjakauma ei ollut tarpeeksi kattava. Voi olla, että sukupuolten väliset erot eivät vielä näkyneet suomuissa, sillä koko kasvukauden kasvu ei ollut vielä ehtinyt syntyä suomuun. Erot olisivat saattaneet syntyä ehkä vasta kutemisen jälkeen. On myös mahdollista, että sukupuolten välillä ei ole eroa kasvurenkaiden lukumäärässä eikä suomun säteessä matuurien muikkujen kohdalla. Sukupuolten välisiä eroja kasvurenkaissa ei ole aikaisemmin tutkittu.

5.4. Tutkimustulosten hyödyntäminen ja luotettavuus

Tutkimustuloksia ei voida varmuudella yleistää muihin lajeihin, eikä välttämättä myöskään muiden järvien muikkukantoihin, sillä kasvunopeus voi olla hyvin erilainen eri järvissä (Viljanen 1986, Czerniejewski ym. 2007). Tutkimustulokset voivat silti antaa viitteitä kasvurenkaiden muodostumiseen vaikuttavista tekijöistä. Useilla muikuilla uuden kasvukauden aikana syntyneitä kasvurenkaita ei välttämättä voida havaita vielä kesäkuussakaan. Tätä tietoa voidaan hyödyntää iänmäärittämissä tehtävissä, ja näin välttää kalojen iän arvioiminen systemaattisesti liian nuoreksi. Naaraiden ja koiraiden välisiä eroja voitaisiin havaita lisää tutkimalla yli 3-vuotiaita kaloja, sillä sukupuolten väliset erot luutumissa saattaisivat näkyä paremmin vanhemmissa ja useaan kertaan kuteneissa kaloissa. Samasta järvestä olisi hyvä tehdä tutkimuksia useampanakin vuotena, sillä kannan tiheys vaihtelee eri vuosien välillä. Myös usean eri järven muikkukannat kannattaisi ottaa tutkimukseen mukaan yhtä aikaa, jotta voitaisiin havaita populaatioiden välisiä eroja. Jokaisessa näyteryhmässä olisi pitänyt olla saman verran naaraita ja koiraita molemmista ikäryhmistä, jolloin satunnaisvaihtelun määrä olisi saatu minimiin. Vaikka pyydystyspaikat olivatkin lähellä toisiaan, eri näyteryhmien välillä on voinut silti olla eroja. Kasvunopeus saattaa olla hyvinkin erilainen eri osissa järveä (Marjomäki & Huolila 2001), ja ei voida tarkalleen tietää, kuinka paljon muikut olivat liikkuneet.

Iänmäärittämissä käytettiin suomujen lisäksi otoliitteja, mikä luultavasti vähensi virhearviointeja. Tutkimukseen valittiin ensisijaisesti muikkuja, joiden ikä oli määritetty samaksi sekä otoliitista että suomusta. Konneveden muikuilla oli muiden järvien muikkukantoihin verrattuna suurin ero ikäarvioissa otoliitin ja suomun välillä (Honkanen 2006). Ikä saatettiin yliarvioida vaikeasti tulkittavien ylimääräisten rengaskuvioiden vuoksi. Analyysseihin valittiin kuitenkin pääasiassa yksilöitä, joiden ikä oli määritetty samaksi otoliitista sekä suomusta. Myös valerenkaat, kasvurenkaiden syöpymät ja katkeilemiset ovat voineet aiheuttaa virheitä iänmäärittämissä tehtävissä. Jotta virheellisten ikäarvioiden määrä saatiin minimoitua, jätettiin epäselvimmät tapaukset kokonaan aineistosta pois.

Kiitokset

Kiitos erityisesti ohjaajilleni Timo Marjomäelle ja Tapio Keskiselle. Lisäksi kiitos Onni Pakariselle, jolta sain tutkimukseeni tarvittavat kalat. Kiitos myös apurahoista Jyväskylän yliopistolle sekä Kalatalouden ja merenkulun koulutuksen edistämissäätiölle. Kaikesta avusta tutkimuksessa kiitän Jyrki Kalliokoskea, Jari Airaksista ja Ville Anttilaa.

Kirjallisuus

Airaksinen K. 1967. Varmavirran muikku (The vendace (*Coregonus albula* L.) of Varmavirta in the northern part of Lake Saimaa (SE-Finland)). *Suomen kalatalous* 30: 1–32.

- Alanne M. 2004. *Iso-Venejärven muikun kasvu ja ravinnonkulutuksen arviointi bioenergeettisen mallin avulla*. Kalabiologian ja kalatalouden Pro gradu -tutkielma. Jyväskylän yliopisto.
- Amundsen P.A., Staldvik F.J., Reshetnikov Y.S., Kashulin N., Lukin A., Bøhn T., Sandlund O.T. & Popova O.A. 1998. Invasion of vendace *Coregonus albula* in a subarctic watercourse. *Biol. Conserv.* 88: 405–413.
- Anderson J.T. 1988. A review of size dependent survival during pre-recruit stages of fishes in relation to recruitment. *J. Northw. Atl. Fish. Sci.* 8: 55–66.
- Anonyymi 2013. http://www.jarviwiki.fi/wiki/Konnevesi_%2814.711.1.001%29 Luettu 11.4.2016.
- Anwand, K. 1998. Comparisons of annual gonad cycle and fecundity between nominate and deepwater forms of vendace (*Coregonus albula* L.) in Lake Stechlin (State of Brandenburg, Germany). *J. Appl. Ichthyol.* 14: 97–100.
- Auvinen H., Kolari I., Pesonen A. & Jurvelius J. 2004. Mortality of 0+ vendace (*Coregonus albula*) caused by predation and trawling. *Ann. Zool. Fenn.* 41: 339–350.
- Barrera-Oro E., Alescio N., Moreira E. & Marschoff E. 2010. Using scales to clarify the transition from blue-phase to brown-phase fingerling in *Notothenia rossii* from the South Shetland Islands. *Polar Biol.* 33: 877–884.
- Beier U. 2001. Habitat distribution and size structure in freshwater fish communities: effects of vendace on interactions between perch and roach. *J. Fish Biol.* 59: 1437–1454.
- Bhatia D. 1932. Factors involved in the production of annual zones on the scales of the rainbow trout (*Salmo Irideus*). *J. Exp. Biol.* 9: 6–11.
- Boeuf G. & Le Bail P. 1999. Does light have an influence on fish growth? *Aquaculture* 177: 129–152.
- Busch S. & Mehner T. Size-dependent patterns on diel vertical migration: smaller fish may benefit from faster ascent. *Behav. Ecol.* 23: 210–217.
- Cheung C.H.Y., Chaillé P.M., Randall D.J., Gray J.S. & Au D.W.T. 2007. The use of scale increment as a means of indicating fish growth and growth impairment. *Aquaculture* 266: 102–111.
- Cutler D.W. 1918. A preliminary account of the production of annual rings in the scales of plaice and flounders. *Journ. Mar. Biol. Assoc.* 2: 470–496.
- Czerniejewski P., Wawrzyniak W. & Stepanowska K. 2007. Variability of length and weight growth rates in the vendace *Coregonus albula* (L.) from some western Pomeranian lakes. *Acta Sci. Pol., Piscaria* 6: 13–32.
- Eckman R. 2000. The influence of photoperiod and feeding frequency on the distinctness of daily otolith increments in larval whitefish (*Coregonus lavaretus* L.). *Limnologica* 30: 102–105.
- Fisher J. & Percy W. 1990. Spacing of scale circuli versus growth rate in young coho salmon. *Fish. Bull.* 88: 637–643.
- Fisher J. & Percy W. 2005. Seasonal changes in growth of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) off Oregon and Washington and concurrent changes in the spacing of scale circuli. *Fish. Bull.* 103: 34–51.
- Gregersen F., Vøllestad L.A., Østbye K., Aass, P. & Hegge O. 2011. Temperature and food-level effects on reproductive investment and egg mass in vendace, *Coregonus albula*. *Fisheries Manag. Ecol.* 18: 263–269.
- Grey J. & Setna S.B. 1930. The effect of food supply on the scales of *Salmo Irrideus*. *J. Exp. Biol.* 8: 55–62.
- Haakana H. & Huuskonen H. 2009. Predation of smelt on vendace larvae: experimental and field studies. *Ecol. Freshw. Fish* 18: 226–233.

- Haakana H., Huuskonen H. & Karjalainen J. 2007. Predation of perch on vendace larvae: diet composition in an oligotrophic lake and digestion time of the larvae. *J. Fish Biol.* 70: 1171–1184.
- Hakkari, L. & Bibiceanu, S. 1995. Kalakantojen muutosten vaikutuksista Konneveden eläinplanktoniin vuosina 1970–1992. *Kalatutkimuksia – fiskundersökningar* 100: 77–86.
- Helland I.P., Freyhof J., Kasprzak P. & Mehner T. 2007. Temperature sensitivity of vertical distributions of zooplankton and planktivorous fish in a stratified lake. *Oecologia* 151: 322–330.
- Helminen H. & Sarvala J. 1994a. Changes in zooplanktivory by vendace (*Coregonus albula*) in Lake Pyhäjärvi (SW Finland) due to variable recruitment. *Verh. Int. Ver. Limnol.* 25: 2128–2131.
- Helminen H. & Sarvala J. 1994b. Population regulation of vendace (*Coregonus albula*) in Lake Pyhäjärvi, southwest Finland. *J. Fish Biol.* 45: 387–400.
- Helminen H. & Sarvala J. 1997. Responses of Lake Pyhäjärvi (southwestern Finland) to variable recruitment of the major planktivorous fish, vendace (*Coregonus albula*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 54: 32–40.
- Helminen H., Sarvala J. & Hirvonen A. 1990. Growth and food consumption of vendace (*Coregonus albula* (L.)) in Lake Pyhäjärvi, SW Finland: a bioenergetic modeling analysis. *Hydrobiologia* 200/201: 511–522.
- Helminen H., Sarvala J. & Karjalainen J. 1997. Patterns in vendace recruitment in Lake Pyhäjärvi, south-west Finland. *J. Fish Biol.* 51: 303–316.
- Herczeg G., Gonda A. & Merilä J. 2009. The social cost of shoaling covaries with predation risk in ninespine stickleback, *Pungitius pungitius*, populations. *Anim. Behav.* 77: 575–580.
- Hoare D.J., Couzin I.D., Godin G.J. & Krause J. 2004. Context-dependent group size choice in fish. *Anim. Behav.* 67: 155–164.
- Honkanen V. 2006. *Suomu ja otoliitti siikakalojen iänmäärittämisessä*. Kalabiologian ja kalatalouden Pro gradu -tutkielma. Jyväskylän yliopisto.
- Howland K.L., Gendron M., Tonn W.M. & Tallman R.F. 2004. Age determination of a long-lived coregonid from the Canadian North: comparison of otoliths, fin rays and scales in inconnu (*Stenodus leucichthys*). *Ann. Zool. Fenn.* 41: 205–214.
- Huusko A. & Sutela T. 1997. Minnow predation on vendace larvae: intersection of alternative prey phenologies and size-based vulnerability. *J. Fish Biol.* 50: 965–977.
- Huusko A. & Sutela T. 1998. Diel feeding periodicity in larvae of the vendace (*Coregonus albula* L.) and influence of food availability and environmental factors on food intake. *Ecol. Freshw. Fish* 7: 69–77.
- Huuskonen H. & Karjalainen J. 1993. Growth and daily increments in otoliths of experimentally reared vendace, *Coregonus albula* (L), larvae. *Aqua Fennica* 23: 101–109.
- Huuskonen H. & Karjalainen J. 1997. Predator-induced respiratory responses in juveniles of vendace *Coregonus albula*, whitefish *C. lavaretus*, perch *Perca fluviatilis* and roach *Rutilus rutilus*. *Environ. Biol. Fish.* 49: 265–269.
- Hwang S., Lee T. & Hwang S. 2008. Age, growth and life history of gunnel, *Pholis fangi*, in the yellow sea. *Fish. Res.* 93: 72–76.
- Häkkinen J., Vehniäinen E., Ylönen O., Heikkilä J., Soimasuo M., Kaurola J., Oikari A. & Karjalainen J. 2002. The effects of increasing UV-B radiation on pigmentation, growth and survival of coregonid embryos and larvae. *Environ. Biol. Fish.* 64: 451–459.

- Ibáñez A.L., Britton J. R. & Cowx I. G. 2008. Relationship between scale growth checks, circuli formation and somatic growth in *Rutilus rutilus* (L.) a fish farm-reared cyprinid. *J. Fish Biol.* 72: 1023–1034.
- Jensen H., Bøhn T., Amundsen P.-A. & Aspholm P.E. 2004. Feeding ecology of piscivorous brown trout (*Salmo trutta* L.) in a subarctic watercourse. *Ann. Zool. Fenn.* 41: 319–328.
- Jobling M. 1981. Temperature tolerance and the final preferendum – rapid methods for the assessment of optimum growth temperatures. *J. Fish Biol.* 19: 439–455.
- Jobling M. 1994. *Fish Bioenergetics*. Chapman & Hall, London.
- Jurvelius J., Lindem T. & Heikkinen T. 1988. The size of a vendace, *Coregonus albula* L., stock in a deep lake basin monitored by hydroacoustic methods. *J. Fish Biol.* 32: 679–687.
- Järvi T.H. 1919. Muikku ja muikkukannat (*Coregonus albula* L.) eräissä Suomen järvissä 1. Keitele. *Suomen kalatalous* 5: 1–284.
- Karjalainen J. 1992. Food ingestion, density-dependent feeding and growth of vendace (*Coregonus albula* (L.)) larvae. *Ann. Zool. Fenn.* 29: 93–103.
- Karjalainen J., Auvinen H., Helminen H., Marjomäki T.J., Niva T., Sarvala J. & Viljanen M. 2000. Unpredictability of fish recruitment: interannual variation in young-of-the-year abundance. *J. Fish Biol.* 56: 837–857.
- Karjalainen J., Turunen T., Helminen H., Sarvala J. & Huuskonen H. 1997. Food selection and consumption of 0+ smelt (*Osmerus eperlanus* (L.)) and vendace (*Coregonus albula* (L.)) in pelagial zone of Finnish lakes. *Arch. Hydrobiol. Spec. Issues Advanc. Limnol.* 49: 37–49.
- Karjalainen J., Urpanen O., Keskinen T., Huuskonen H., Sarvala J., Valkeajärvi P. & Marjomäki T.J. 2016. Phenotypic plasticity in growth and fecundity induced by strong population fluctuations affects reproductive traits of female fish. *Ecology and Evolution* 6: 779–790.
- Kaur R. & Dua A. 2012. Fish scales as indicators of wastewater toxicity from an international water channel Tung Dhab drain. *Environ. Monit. Assess.* 184: 2729–2740.
- Kimura M. & Sakagawa G.T. 1972. Observations on scale patterns and growth of the pacific sardine reared in the laboratory. *Fish. Bull.* 70: 1043–1052.
- Koli L. 1996. *Otavan kalakirja*. Otavan Kirjapaino Oy, Keuruu.
- Lahti E. & Muje P. 1991. Egg quality and female condition in vendace (*Coregonus albula* L.) before and during spawning. *Hydrobiologia* 209: 175–182.
- Lehtonen H. 2006. *Kalavesillä*. Weilin+Göös Oy, Porvoo.
- Lester N.P., Shuter B.J. & Abrams P.A. 2004. Interpreting the von Bertalanffy model of somatic growth in fishes: the cost of reproduction. *P. Roy. Soc. Lond. B Bio.* 271:1625–1631.
- Machias A., Tsimenides N., Kokokiris L. & Divanach P. 1998. Ring formation on otoliths and scales of *Pagrus pagrus*: a comparative study. *J. Fish Biol.* 52: 350–361.
- Marjomäki T.J. 2003. *Recruitment variability in vendace, Coregonus albula* (L.), and its consequences for vendace harvesting. Väitöskirja. Jyväskylän yliopisto, Bio- ja ympäristötieteiden laitos.
- Marjomäki T.J. 2004. Analysis of the spawning stock-recruitment relationship of vendace (*Coregonus albula* (L.)) with evaluation of alternative models, additional variables, biases and errors. *Ecol. Freshw. Fish* 13: 46–60.
- Marjomäki T.J. & Huolila M. 2001. Long-term dynamics of pelagic fish density and vendace (*Coregonus albula* (L.)) stocks in four zones of a lake differing in trawling intensity. *Ecol. Freshw. Fish* 10: 65–74.

- Marjomäki T.J. & Kirjasniemi J. 1995. Density dependent growth of vendace (*Coregonus albula* (L.)) in Lake Puulavesi: a modeling analysis. *Arch. Hydrobiol. Spec. Issues Advanc. Limnol.* 46: 89–96.
- Marjomäki T.J., Urpanen O. & Karjalainen J. 2014. Two-year cyclicality in recruitment of a fish population is driven by an inter-stage effect. *Popul. Ecol.* 56: 513–526.
- McCormick S.D., Shrimpton J.M., Carey J.B., O’Dea M.F., Sloan K.E., Moriyama S. & Björnsson B.Th. 1998. Repeated acute stress reduces growth rate of Atlantic salmon parr and alters plasma levels of growth hormone. *Aquaculture* 168: 221–235.
- Miranda R. & Escala M.C. 2007. On the use of cyprinid scales in the diet analysis of piscivorous species: how much information is hidden in a fish scale? *Trans. Am. Fish. Soc.* 136: 1008–1017.
- Muir A.M., Ebener M.P., He J.X. & Johnson J.E. 2008. A comparison of the scale and otolith methods of age estimation for lake whitefish in Lake Huron. *N. Am. J. Fish. Managem.* 28: 625–635.
- Myers R.A. & Barrowman N.J. 1996. Is fish recruitment related to spawner abundance? *Fish. Bull.* 94: 707–724.
- Northcote T.G. & Hammar J. 2006. Feeding ecology of *Coregonus albula* and *Osmerus eperlanus* in the limnetic waters of Lake Mälaren, Sweden. *Boreal Environ. Res.* 11: 229–246.
- Pierce C.L., Rasmussen J.B. & Leggett W.C. 1996. Back-calculation of fish length from scales: empirical comparison of proportional methods. *Trans. Am. Fish. Soc.* 125: 889–898.
- Raitaniemi J., Nyberg K. & Torvi I. 2000. *Kalojen iän ja kasvun määrittäminen*. F. G. Lönnberg Oy, Helsinki.
- Richards R.A. & Esteves C. 1997. Use of scale morphology for discriminating wild stocks of Atlantic striped bass. *Trans. Am. Fish. Soc.* 126: 919–925.
- Roff D.A. 1983. An allocation model of growth and reproduction in fish. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 40: 1395–1404.
- Salojärvi, K. 1988. Effect of stocking density of whitefish (*Coregonus lavaretus*) fingerlings on the yield in Lake Peranka, northern Finland. *Finnish Fisheries Research* 9: 407–416.
- Sandlund O.T., Jonsson B., Naesje T.F. & Aass P. 1991. Year-class fluctuations in vendace, *Coregonus albula* (Linnaeus): Who’s got the upper hand in intraspecific competition? *J. Fish Biol.* 38: 873–885.
- Sandström O., Abrahamsson I., Andersson J. & Vetemaa M. 1997. Temperature effects on spawning and egg development in Eurasian perch. *J. Fish Biol.* 51: 1015–1024.
- Seppälä O., Karvonen A. & Valtonen E.T. 2008. Shoaling behaviour of fish under parasitism and predation risk. *Anim. Behav.* 75: 145–150.
- Simmons B.R. & Beckman D.W. 2012. Age determination, growth, and population structure of the striped shiner and dusky stripe shiner. *Trans. Am. Fish. Soc.* 141: 846–854.
- Skurdal J. & Andersen R. 1985. Influence of temperature on number of circuli of first year scales of brown trout, *Salmo trutta* L. *J. Fish Biol.* 26: 363–366.
- Skurdal J., Vøllestad L.A. & Qvenild T. 1985. Comparison of scales and otoliths for age determination of whitefish *Coregonus lavaretus*. *Fish. Res.* 3: 237–243.
- Sogard S. 1997. Size-selective mortality in the juvenile stage of teleost fishes: a review. *B. Mar. Sci.* 60: 1129–1157.
- Svobodová, Z., Lloyd, R., Máchová, J., Vykusová, B. 1993. *Water quality and fish health*. Food and Agriculture Organization of the United Nations Rome.

- Tapaninen M., Marjomäki T.J. & Keskinen T. 1995. The seasonal final temperature preferenda of immature vendace *Coregonus albula* (L.). *Arch. Hydrobiol. Spec. Issues Advanc. Limnol.* 50: 131–141.
- Urpanen O., Huuskonen H., Marjomäki T.J. & Karjalainen J. 2005. Growth and size-selective mortality of vendace (*Coregonus albula* (L.)) and whitefish (*C. lavaretus* L.) larvae. *Boreal Environ. Res.* 10: 225–238.
- Urpanen O., Marjomäki T.J., Keskinen T. & Karjalainen J. 2012. Features of intercohort cannibalism of vendace (*Coregonus albula* (L.)) under laboratory conditions. *Mar. Freshw. Behav. Phy.* 45: 177–184.
- Valkeajärvi, P. & Marjomäki T.J. 2004. Perch (*Perca fluviatilis*) as a factor in recruitment variations of vendace (*Coregonus albula*) in lake Konnevesi, Finland. *Ann. Zool. Fenn.* 41: 329–338.
- Viljanen M. 1983. Food and food selection of cisco (*Coregonus albula* L.) in a dysoligotrophic lake. *Hydrobiologia* 101: 129–138.
- Viljanen M. 1986. Biology, propagation, exploitation and management of vendace (*Coregonus albula* L.) in Finland. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* 22: 73–97.
- Viljanen M., Turunen T. & Väisänen P. 2004. Fluctuations in year-class strength and growth of the vendace (*Coregonus albula* (L.)) in the small, mesohumic, oligotrophic Suomunjärvi, a lake in eastern Finland. *Ann. Zool. Fenn.* 41: 241–248.
- Vuorinen J., Himberg M.K.-J., & Lankinen P. 1981. Genetic differentiation in *Coregonus albula* (L.) (*Salmonidae*) populations in Finland. *Hereditas* 94: 113–121.
- Vuorinen P., Keinänen M., Peuranen S. & Tigerstedt C. 1999. Effects of iron, aluminium, dissolved humic material and acidity on grayling (*Thymallus thymallus*) in laboratory exposures, and a comparison of sensitivity with brown trout (*Salmo trutta*). *Boreal Environ. Res.* 3: 405–419.
- Vuorinen P., Keinänen M., Peuranen S. & Tigerstedt C. 2003. Reproduction, blood and plasma parameters and gill histology of vendace (*Coregonus albula* L.) in long-term exposure to acidity and aluminum. *Ecotox. Environ. Safe.* 54: 255–276.
- Wetzel R. 2001. *Limnology: Lake and river ecosystems*. Academic Press, San Diego, California.
- Wootton R.J. 1990. *Ecology of teleost fishes*. Chapman and Hall, London.
- Ylönen O., Huuskonen H. & Karjalainen J. 2005. Effects of UV radiation on the vertical distribution of vendace [*Coregonus albula* (L.)] larvae in Finnish lakes. *Ecol. Freshw. Fish* 14: 161–167.