

Pro gradu -tutkielma

**Muikun (*Coregonus albula*) munien
hautoutumisenaikainen lämpötila Etelä-Konnevedellä:
vuosien väliset vaihtelut ja vaikutus kuoriutumisjaksoon**

Salla Taskinen



Jyväskylän yliopisto

Bio- ja ympäristötieteiden laitos

Akvaattiset tieteet

19.02.2020

JYVÄSKYLÄN YLIOPISTO, Matemaattis-luonnontieteellinen tiedekunta
Bio- ja ympäristötieteiden laitos
Akvaattiset tieteet

Salla Taskinen: Muikun (*Coregonus albula*) munien hautoutumisenaikainen lämpötila Etelä-Konnevedellä: vuosienväliset vaihtelut ja vaikutus kuoriutumisjaksoon
Pro gradu -tutkielma: 25 s., 4 liitettä
Työn ohjaajat: Prof. Juha Karjalainen ja FM Kristiina Nyholm
Tarkastajat: Dos. Timo J. Marjomäki ja prof. Juha Karjalainen
Helmikuu 2020

Hakusanat: hautoutumisjakso, kuoriutumismalli, kutujakso, päiväastesumma

Muikku (*Coregonus albula*) on laajalle levinnyt, pienikokoinen syyskutuinen parvikala, jonka poikaset kuoriutuvat keväällä pitkän hautoutumisjakson jälkeen. Muikun hedelmöitettyjen munien hautoutumisajan pituuteen vaikuttavat useat tekijät, joista suurin vaikutus on lämpötilalla. Mitä korkeampi hautoutumislämpötila, sitä aiemmin, pienempikokoisina ja vähemmän kehittyneinä poikaset kuoriutuvat. Suomen oloissa muikun kutu tapahtuu lokamarraskuussa, ja alkioiden kehittyminen alkaa syksyllä veden lämpötilan ollessa 3–6 °C, ja poikaset kuoriutuvat keväällä jäidenlähdön aikaan. Syksyn kutujakson keston ja ajoittumisen vaikutusta kevään kuoriutumisajankohtaan ei ole aiemmin tutkittu. Tässä työssä hyödynnetään Etelä-Konneveden Kotilahdesta viiden vuoden aikana kerättyä lämpötila-aineistoa. Aineiston pohjalta tarkastellaan vuosienvälistä vaihtelua muikun hautoutumisoloissa, päivästemallin ennustaman kevään kuoriutumisjakson kestoja ja ajoitusta sekä sitä, kuinka syksyn kutujakso vaikuttaa seuraavan kevään kuoriutumiseen. Veden lämpötilan ja päiväastesumman (jokaisen hautoutumisvuorokauden veden keskimääräisen lämpötilan summa) vaihteluita eri vuosina tarkasteltiin koko hautoutumisjakson sekä lämpötilan perusteella määriteltyjen syksy-, talvi- ja kevätjakson osalta. Päivittäiset veden lämpötilat sijoitettiin todennäköisimmät kuoriutumispäivät ennustavaan päivästemalliin, ja mallin ennusteiden avulla arvioitiin syksyn kutujakson vaikutusta kuoriutumiseen. Vuosien välillä syksyt ja kevät erosivat eniten toisistaan sekä jakson kestossa että päiväastesummakertymässä. Päivästemallin ennusteen mukaan suurin osa poikasista kuoriutuu jäiden lähdön jälkeen, kun veden lämpeneminen lisääntymisalueilla kiihtyy.

UNIVERSITY OF JYVÄSKYLÄ, Faculty of Mathematics and Science
Department of Biological and Environmental Science
Aquatic Sciences

Salla Taskinen: The incubation temperature of vendace (*Coregonus albula*) eggs in Lake Etelä-Konnevesi: inter-annual variations and effects on the hatching period
MS thesis: 25 p., 4 appendices
Supervisors: Prof. Juha Karjalainen, M.Sc. Kristiina Nyholm
Inspectors: Dos. Timo J. Marjomäki, Prof. Juha Karjalainen
February 2020

Key words: degree-day sum, hatching model, incubation period, spawning period

Vendace (*Coregonus albula*) is a widely spread small-sized cold-adapted schooling fish. Temperature is the most important single factor determining the length of the incubation period of vendace larvae. High temperatures during the incubation period lead to early hatching and small-sized, less developed larvae. In Finland, the spawning of vendace occurs in the autumn (October-November) when water temperature is 3–6 °C, and the larvae hatch in the following spring during ice-out. The effect of autumnal spawning period on the hatching period in the following spring has remained unstudied so far. In this thesis, temperature data collected over five years from the Kotilahti bay in the Lake Etelä-Konnevesi was used to study the inter-annual variations in water temperatures during the incubation period of vendace eggs and larvae, the length and timing of a degree-day-modelled hatching period as well as the effect of the autumnal spawning period to the hatching period in the following spring. Inter-annual variations in water temperatures and degree-day sums (sum of mean water temperatures on each incubation day) were studied by comparing the entire incubation period and the temperature-based autumn, winter and spring periods in different years. The daily water temperatures were set to a degree-day model, which predicts to most probable hatching dates. Inter-annual variations in both the length of the period as well as the degree-day sum were greatest during autumns and springs. According to the predictions of the degree-day model, majority of the eggs hatch after ice-out when water temperatures start to rise rapidly.

SISÄLLYSLUETTELO

1 JOHDANTO	1
1.1. Kuoriutumisen ajoituksen vaikutus selviytymiseen	2
1.2 Työn tarkoitus, hypoteesit ja oletukset	3
2 AINEISTO JA MENETELMÄT	5
2.1 Tutkimuslaji	5
2.2 Lämpötila-aineiston käsittely	5
2.3 Mallinnus.....	6
3 TULOKSET	8
3.1 Vuosien välinen vaihtelu hautoutumisjakson veden lämpötilassa ja kertyneessä päiväastesummassa	8
3.2 Kuoriutumisajankohdan mallinnus	14
4 TULOSTEN TARKASTELU	16
4.1 Hautoutumislämpötilan vuosivälinen vaihtelu	16
4.2 Syksyn kutujakson vaikutus kevään kuoriutumisikkunaan	17
4.3 Virhelähteitä ja lisätutkimuksen tarve	20
4.4 Johtopäätökset	22
KIITOKSET	23
KIRJALLISUUS	23
LIITE 1. KOKO HAUTOUTUMISJAKSON VEDEN LÄMPÖTILA JA PÄIVÄASTESUMMA	26
LIITE 2. SYKSYJAKSON VEDEN LÄMPÖTILA JA PÄIVÄASTESUMMA	31
LIITE 3. TALVIJAKSON VEDEN LÄMPÖTILA JA PÄIVÄASTESUMMA	32
LIITE 4. KEVÄTJAKSON VEDEN LÄMPÖTILA JA PÄIVÄASTESUMMA	36

1 JOHDANTO

Muikun (*Coregonus albula*) poikasten on havaittu olevan hyvin joustavia kuoriutumisaikojensa suhteen. Hautoutumisajan keston ja kuoriutumisaikojensa vaikuttavia tekijöitä on tunnistettu useampia. Ympäristötekijöistä suurin vaikutus on lämpötilalla (mm. Luczynski ja Kirklewska 1984, Kamler 2002). Alhaisessa lämpötilassa poikasten kehitys hidastuu ja kuoriutuminen viivästyy. Korkeissa lämpötiloissa kehitys on vastaavasti nopeampaa ja kuoriutuminen tapahtuu aiemmin. Kuoriutuminen tapahtuu, kun poikasen pyrstönliikkeet rikkovat kuoriutumisentsyymien pehmittämän munankuoren. Hautoutumislämpötilan noustessa kuoriutumisentsyymien erityisesti kiihtyy ja aktiivisuus lisääntyy (Luczynski ja Kirklewska 1984). Myös poikasen pyrstönliikkeet voimistuvat lämpötilan noustessa (Kupren ym. 2011). Kullakin lajilla on oma optimilämpötila-alueensa, jonka sisällä kehitys on nopeinta. Sekä optimilämpötiloja matalammat että korkeammat lämpötilat johtavat poikasten kehityksen hidastumiseen (Luczynski ja Kirklewska 1984) ja lisäävät kehitysvaurioiden sekä epämuodostumien riskiä (Teletchea ja Fontaine 2010, Kupren ym. 2011).

Veden happipitoisuus vaikuttaa hautoutumisajan pituuteen hautoutumisjakson eri vaiheissa eri tavalla (Kamler 2002). Hautoutumisen alku- ja keskivaiheilla matala happipitoisuus hidastaa kehitystä ja pidentää hautoutumisaikaa, ja vastaavasti korkea happipitoisuus nopeuttaa kehitystä. Hautoutumisen loppuvaiheessa matala happipitoisuus kuitenkin johtaa nopeaan massakuoriutumiseen, kun taas korkea happipitoisuus hidastaa kuoriutumista (Luczynski & Kirklewska 1984, Kamler 2002).

Myös perintötekijät vaikuttavat munien hautoutumisajan pituuteen. Karjalaisen ym. (2016) kokeessa eri koiras-naarasparien munien kuoriutumisaikakohta vaihteli jopa kolme viikkoa samoissa olosuhteissa. Yksi mahdollinen selitys on mätimunien koko. Suuremmat mätimunat hautoutuvat pidempään kuin pienemmät mätimunat (Kamler 2002). Mätimunien keskimääräinen koko kasvaa kutevan naaraan koon ja kunnan kasvaessa sekä naaraan ikääntyessä (Chambers 1997, Trippel ym. 1997). Lämpötila kuitenkin vaikuttaa

hautoutumisajan pituuteen voimakkaammin kuin perinnölliset tekijät: saman naaras-koirasparin munat voivat eri lämpötiloissa haudotettuina kuoriutua jopa kolmen kuukauden päässä toisistaan (Karjalainen ym. 2015). Perimä vaikuttaa yksilötason lisäksi myös populaatiotasolla. Saman lajin eri populaatiot ovat sopeutuneet paikallisiin ympäristöoloihin, ja siten hautoutumisjakson pituus voi vaihdella suurestikin eri populaatioiden välillä (Sandlund 1992).

Suomessa muikkujen kuoriutuminen on synkronoitunut jäidenlähdön kanssa. Urpasen ym. (2005) tekemässä takautuvassa otoliittien iänmäärittämisessä havaittiin, että muikunpoikasten kuoriutuminen alkaa jäidenlähdön jälkeen. Kuoriutumiskauden havaittiin kestävän kokonaisuudessaan noin 3 viikkoa, mutta suurin osa poikasista kuoriutui muutaman päivän kuluessa jäiden lähdöstä. Havainto voidaan selittää kahdella tavalla. Ensimmäisen selityksen mukaan muikun kuoriutuminen todellakin on hyvin vahvasti synkronoitunut jäidenlähtöön, ja jäidenlähtöä seuraavat veden muuttunut lämpötila, happipitoisuus ja valaistus toimivat kuoriutumiseen johtavana ärsykkeinä. Toinenkin selitys on mahdollinen: muikkuja kyllä kuoriutuu jo ennen jäidenlähtöä, mutta liian aikaisin kuoriutuneet poikaset kuolevat pois ennen näytteenottoa, eikä niitä siksi enää jäidenlähdön jälkeen näytsi päädy. Etelä-Konneveden Kotilahdella tehtiin keväällä 2019 kokeiluluontoisia testihaavintoja jään alta Bongo-haaveilla, jolloin havaittiin, että pieni määrä poikasia oli kuoriutunut noin 2 viikkoa ennen jäiden lähtöä jään alle (J. Karjalainen ja T. Marjomäki, Jyväskylän yliopisto, julkaisematon aineisto).

1.1. Kuoriutumisen ajoituksen vaikutus selviytymiseen

Kuoriutumisen ajoittuminen on kriittinen tekijä poikasten selviytymistaistelussa. Cushingin (1969) match-mismatch -hypoteesin mukaan poikasten selviytyminen selittyy pitkälti sillä, kuoriutuvatko ne samaan aikaan saalispartikkeleiden esiintymishuipun kanssa. Suomen oloissa muikkujen kuoriutuminen on synkronoitunut jäidenlähdön kanssa (Urpanen ym. 2005). Kun järvi vapautuu jäästä, valon määrä lisääntyy huomattavasti, mikä edistää kasviplanktonin kasvua. Samoin myös kasviplanktonia ravinnokseen käyttävän eläinplanktonin määrä lisääntyy pohjasedimentissä talvehtivien eliöiden herätessä ruokailemaan (Karjalainen 1991, Haberman ja Haldna 2017). Eläinplankton on

muikunpoikasten pääasiallista ravintoa (Dabrowski 1976, Dabrowski 1985). Muikunpoikasten ensimmäiset ravintokohteet ovat pienikokoisia hankajalkaisten nauplius- ja kopepodiittivaiheita sekä rataseläimiä, joita esiintyy järvessä heti jäidenlähdön jälkeen ja jotka ovat poikasille sopivankokoisia saaliita. Poikasten kasvaessa vesikirppujen sekä hankajalkaisten osuus ravinnosta kasvaa (Karjalainen 1991, Karjalainen 1992). Siten jäidenlähdön kanssa synkronoitunut kuoriutuminen on yhteensopiva match-mismatch -hypoteesin kanssa.

Toisaalta jään alla kuoriutuneet poikaset voivat teoriassa selvitä. Salmi & Salonen (2016) havaitsivat, että kasviplanktonin määrä voi kasvaa moninkertaiseksi järven vielä ollessa jäässä, kun jään päällä oleva lumi sulaa ja siten valoa pääsee jääkannen alle huomattavasti aiempaa enemmän. Kasviplanktontuotanto ylläpitää myös eläinplanktonia, ja siten jo ennen jäidenlähtöä kuoriutuneilla muikunpoikasillakin on jään alla ravintoa tarjolla. Dabrowski (1985) tutki valaistusoloja jään alla ja havaitsi, että aurinkoisina kevättalven päivinä jään ja lumen läpi pääsee niin paljon valoa, että muikunpoikasten ravinnonhankinta on mahdollista. Tutkimusten mukaan poikasilla voi siis olla jään allakin sekä valaistuksen kannalta sopivat olosuhteet ravinnonhankintaa varten että riittävästi ravintokohteita tarjolla saalistuksen aloittamiseksi. Aikaisin keväällä vesi on vielä kylmää, jolloin poikasten aineenvaihdunta ja saaliin käsittely on hidasta (Dabrowski 1989, Karjalainen 1992).

1.2 Työn tarkoitus, hypoteesit ja oletukset

Muikkujen lisääntymisbiologiaa ja kannanvaihteluita on tutkittu jo aiemmin monesta eri näkökulmasta (Marjomäki 2003). Hautoutumisjakson pituuden tiedetään vaihtelevan yksilötasolla ympäristö- ja perintötekijöistä johtuen, sekä myös populaatiotasolla eri alueiden välillä. Hautoutumisajan vaihtelun kesto kertoo muikkujen olevan melko sopeutuvaisia erilaisiin ympäristöoloihin. Tärkein kuoriutumisaikakohtaa määrittävistä tekijöistä on lämpötila. Kevään nopean lämmön nousun on havaittu aiheuttavan massakuoriutumista, mikä osittain selittänee kuoriutumisen vahvan synkronoitumisen jäidenlähdön kanssa. Syksyn kutujakson ajoittumisen ja lämpötilojen vaikutusta kuoriutumisaikakohtaan sekä kuoriutumisaikojen pituuteen ei kuitenkaan ole aiemmissa tutkimuksissa huomioitu. Aiemmissä kokeissa hedelmöittyminen on tapahtunut kaikilla

munilla samanaikaisesti, mutta luonnonpopulaatioissa tilanne on toinen. Karjalaisen ja Marjomäen (2017) allaskokeessa muikut aloittivat kudun veden lämpötilan alittaessa 6 °C, ja kutu jatkui 10 päivän ajan, kunnes veden lämpötila oli noin 3,5 °C.

Tässä työssä käytettiin Luczynskin ja Kirklewskan (1984) lämpösummamallia arvioimaan kutujakson vaikutusta seuraavan kevään kuoriutumiskauden. Mallilaskelmissa kuoriutumiskaus määritettiin alkavaksi, kun 10 % poikasista on kuoriutunut ja päättyväksi, kun 90 % poikasista on kuoriutunut. Kutujakso käsitti sekä ensimmäisenä, jo 6 °C vedessä, että viimeisenä, 3-4 °C vedessä hedelmöityt munat. Haudonta mallinnettiin siis alkamaan syksyllä kolmena eri ajankohtana, kun veden lämpötila oli 6, 4 tai 3 °C. Tämän työn avulla selvitettiin kutujakson eli syysjaksojen ja sitä kautta kutuolojen vaihtelevuutta eri vuosina tärkeänä osana muikkujen lisääntymisbiologiaa.

Muiden kylmään ilmastoon sopeutuneiden kalalajien tapaan myös muikkujen elinolosuhteet tulevat muuttumaan ilmastonmuutoksen myötä. Kansainvälisen ilmastopaneelin IPCC:n raportin (2014) mukaan tulevien vuosikymmenten aikana Suomen keskimääräinen lämpötila nousee ja sademäärä kasvaa. Muikunpoikasten hautoutumiskaus lyhenee. Syksyisin vesi jäähtyy kudulle sopivaan lämpötilaan entistä myöhemmin, talven jääpeitteinen aika lyhenee ja kevään kuoriutumiskaus aikaistuu.

Tämän työn tarkoituksena oli 1) kartoittaa vuotuista vaihtelua muikun hautoutumisololoissa ja 2) selvittää hautoutumislämpötilan ja erityisesti syksyn kutujakson vaikutusta kevään kuoriutumiskauden lämpösummamallin avulla. Oletuksena on, että hautoutumisolot vaihtelevat vuosien välillä, ja että tämä vaihtelu heijastuu mallin ennustamaan kuoriutumiskauden. Suurin osa poikasista kuoriutuu jäidenlähdön aikaan. Lämpimän hautoutumiskauden seurauksena poikaset oletettavasti kuoriutuvat aikaisemmin kuin viileän hautoutumiskauden seurauksena.

2 AINEISTO JA MENETELMÄT

2.1 Tutkimuslaji

Muikku on Suomessa laajalle levinnyt, kylmiin vesiin sopeutunut siikakala, joka kutee Suomen oloissa loka-marraskuussa. Mätimunat hautoutuvat kutualueiden hiekka- ja sorapohjilla talven yli, ja ne kuoriutuvat keväällä jäidenlähdön aikaan huhti-toukokuussa (Marjomäki 2003). Muikku on Suomen sisävesien tärkein saalislaji. Vuonna 2014 sisävesien muikkusaalis oli 2,8 miljoonaa kiloa, ja saaliin arvo oli noin 6,2 miljoonaa euroa (SVT 2015). Valtavat, jopa satakertaiset kannanvaihtelut eri vuosien välillä ovat muikkupopulaatioille ominaisia (Marjomäki 2003). Suuria kannanvaihteluita selittävät muikun elinkierron ominaispiirteet: lyhytikäisyys, pienikokoisuus, suuri fekunditeetti, pitkä hautoutumisaika sekä se, että kalastettavassa kannassa on vain 1–2 ikäluokkaa kerrallaan (Marjomäki 2003). Poikasten kuolleisuutta selittävillä kevään sääolosuhteilla, predaatiolla ja vuosiluokkien välisellä ravintokilpailulla on havaittu olevan vaikutusta kannanvaihteluihin (Sandlund ym. 1991, Helminen ym. 1993, Helminen ja Sarvala 1994, Marjomäki 2003).

2.2 Lämpötila-aineiston käsittely

Tässä työssä tarkastellaan koko hautoutumisajan lämpötiloja syksystä keväeseen vuosina 2009–2010, 2010–2011, 2011–2012, 2013–2014 sekä hautoutumisen loppuvaiheen lämpötiloja keväällä 2016. Lämpötila-aineisto oli kerätty Konneveden Kotilahdessa (62°37'34"N, 26°33'29"E) sijainneiden tallentavien automaattisten lämpömittareiden avulla. Kotilahti on tunnettu muikun kutupaikka, jossa kudun on koekalastusten perusteella arvioitu tapahtuvan 1,5–13,5 m syvyydessä vedessä rantavyöhykkeellä (Heikkilä ym. 2006) Vuosina 2009–2014 käytettiin mallia ThermoChron DS1922L ja vuosina 2015–2016 mallia Hobo Pendant UA-001-08. Molempien mittareiden mittaustarkkuus on $\pm 0,5$ °C Lämpömittarit mittasivat veden lämpötilan vuodesta riippuen 1–24 kertaa vuorokaudessa. Mittareita oli vuodesta riippuen 2–5 kappaletta 1–13 metrin syvyydessä. Kullekin vuorokaudelle laskettiin matalimmista vyöhykkeistä (1–6 m) keskiarvo kuvaamaan veden lämpötilaa lahdessa potentiaalisilla muikun munien hautoutumisalueilla kyseisenä päivänä.

Mittausjakso jaettiin syys-, talvi- ja kevätjaksoon veden lämpötilan perusteella. Syysjakson katsottiin alkavan sinä päivänä, kun veden lämpötila ensimmäisen kerran alittaa 6 °C. Syysjakson katsottiin kestävän talven alkuun saakka. Talvijakso alkoi sinä päivänä, kun veden lämpötila ensimmäisen kerran alitti 2 °C. Talvijakso vaihtui kevätjaksoksi sinä päivänä, kun veden lämpötila ensimmäisen kerran ylitti 3 °C. Kevään kuoriutumisyksikön katsottiin päättyneen sinä päivänä, kun veden lämpötila saavutti 10 °C. Syys-, talvi- ja kevätjaksolle sekä koko lisääntymisyksikölle syksystä kevääseen laskettiin kumulatiivinen päiväastesumma (°d) summaamalla yhteen kunkin vuorokauden keskimääräinen veden lämpötila. Vuosienvälistä vaihtelua tarkasteltiin vertaamalla veden lämpötiloja sekä päiväastesummia ja niiden kertymistä eri vuosina toisiinsa.

2.3 Mallinnus

Kuoriutumisyksikön ajankohdan ja keston mallintamiseen käytettiin päiväastemallia (Luczynski ja Kirklewska 1984), joka ennustaa poikasen kehitystä vuorokausina lämpötilasta riippuen seuraavan yhtälön mukaisesti

$$DS_j = a * b^x * c^{x^2} * d^{x^3} * f^{x^4}$$

jossa DS on kehitysnopeus vuorokausina hedelmöitymisestä halutun kehitystason j saavuttamiseen, x on lämpötila ja a, b, c, d, f ovat mallin koetulosten perusteella estimoituja parametrejä. Tietyn kehitysvaiheen saavuttaminen saadaan arvioitua summaamalla kehitysjakson päivittäisiä kehitysnopeuksia. Tässä tutkimuksessa käytettiin mallisovituksia, jotka ennustavat kehitysvaiheet DS14 (10 % kuoriutuminen), DS15 (50 % kuoriutuminen) ja DS16 (90 % kuoriutuminen) (Luczynski ja Kirklewska 1984):

$$DS14 = 0,005212 * 1,1624^x * 1,0012^{x^2}$$

$$DS15 = 0,0049717 * 1,1616^x * 1,0010^{x^2}$$

$$DS16 = 0,0048094 * 1,1516^x * 1,0015^{x^2}$$

Koska Luczynskin ja Kirklewskan (1984) kokeet tehtiin puolalaisilla muikuilla ja havaittiin, etteivät alkuperäiset yhtälöt tuota kovin tarkkaa kuoriutumisenennustetta Konneveden muikuille, korjattiin päivittäistä kehitysnopeutta korjausyhtälöllä:

$$DSkorjattu = 0,0019 * e^{160,3*DSj}$$

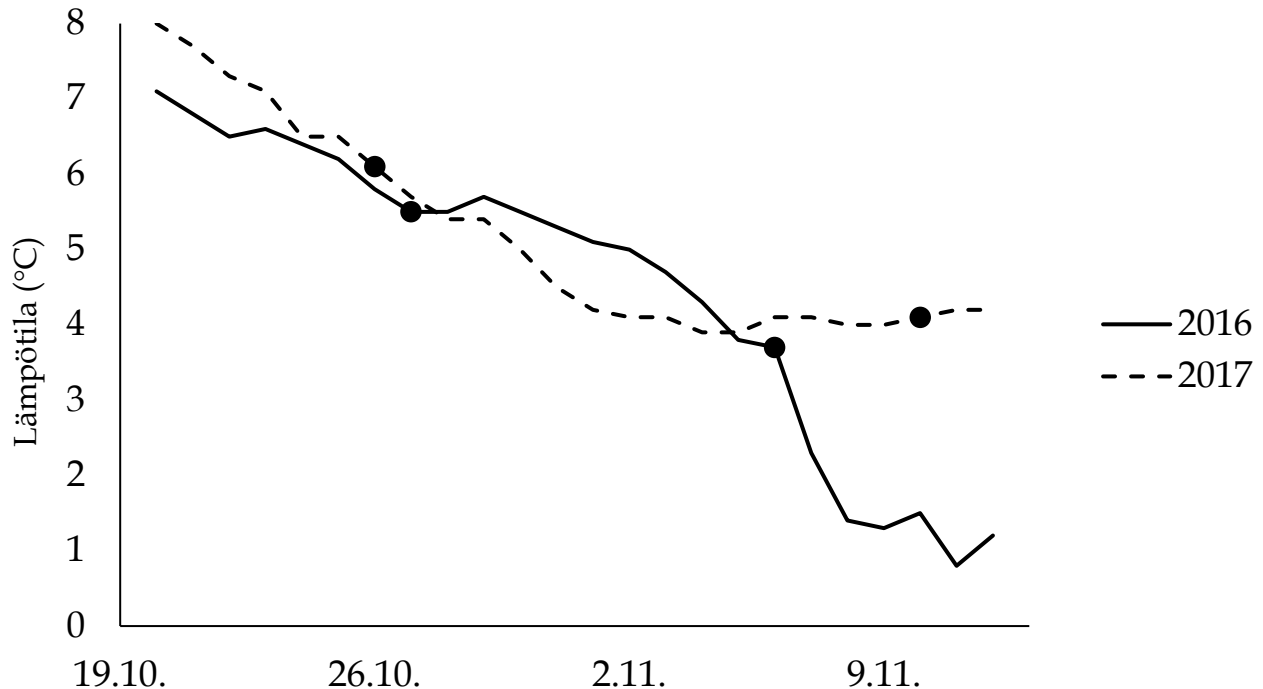
Korjaus perustui Viljasen ja Kohon (1991) koeaineistoon. Mallin ennusteiden arvioinnissa hyödynnettiin hautoutumisjaksoilla 2009-2010 (Karjalainen ym. 2015) 2011-2012 sekä 2013-2014 Konneveden tutkimusasemalla tehdyissä muikun hautoutumiskokeissa havaittuja kuoriutumispäiviä (Karjalainen ym. 2015, 2016).

Kevään kuoriutumiskauden ajankohta ja kesto mallinnettiin sijoittamalla jokaisen vuorokauden keskimääräinen mitattu lämpötila malliin. Malli tuottaa veden lämpötilan perusteella kertyneen päiväastesumman perusteella ennusteet niistä päivistä, jolloin 10, 50 ja 90 % poikasista kuoriutuu. Mallin ennusteiden todenmukaisuutta arvioitiin vertaamalla mallin ennustamia päivämääriä Suomen ympäristökeskuksen tietokantaan vuosittain tilastoituun jäidenlähtöpäivään, sillä muikunpoikasten kuoriutumisen tiedetään synkronoituvan jäidenlähdön kanssa Suomen oloissa (Karjalainen ym. 2002, Urpanen ym. 2005, Heikkilä ym. 2006). Tilastoitu jäidenlähtöpäivä on se päivä, jolloin jää on kokonaan kadonnut tarkkailijan näköpiiristä. Rantavyöhykkeillä avovettä voi kuitenkin olla jo huomattavasti aiemmin.

Tarkasteltuina vuosina ensimmäiset havainnot muikunpoikasista on tehty 1-2 päivää tilastoidun jäidenlähdön jälkeen. Poikasnäytteitä kerättiin rannasta työnnettävillä putkihaaveilla 0-30 cm syvyydeltä, ja avoveden aikaan putkihaavien lisäksi käytettiin veneellä työnnettäviä Bongo-haaveja, joilla näytteitä kerättiin 0-60 cm syvyydeltä (Urpanen ym. 2009).

Muikun on aiemmin allaskokeissa (Karjalainen ja Marjomäki 2017, Juha Karjalainen, Jyväskylän yliopisto, 2018, julkaisematon aineisto) havaittu aloittavan kudun, kun veden lämpötila laskee alle 6 °C. Kutu jatkuu, kunnes veden lämpötila on 3,5-4 °C (Kuva 1). Veden lämpötila näissä kokeissa noudatti Konneveden ranta-alueiden luontaista lämpötilakehitystä kyseisinä vuosina. Tässä työssä syksyn kutujakson vaikutusta seuraavan

kevään kuoriutumisjaksoon tarkasteltiin mallintamalla hautoutuminen alkamaan niinä päivinä, kun veden lämpötila ensi kerran alittaa 6, 4 ja 3 °C. Eri kutupäivinä aloitetun mallinnuksen tuottamia kuoriutumispäiviä vertailtiin keskenään.



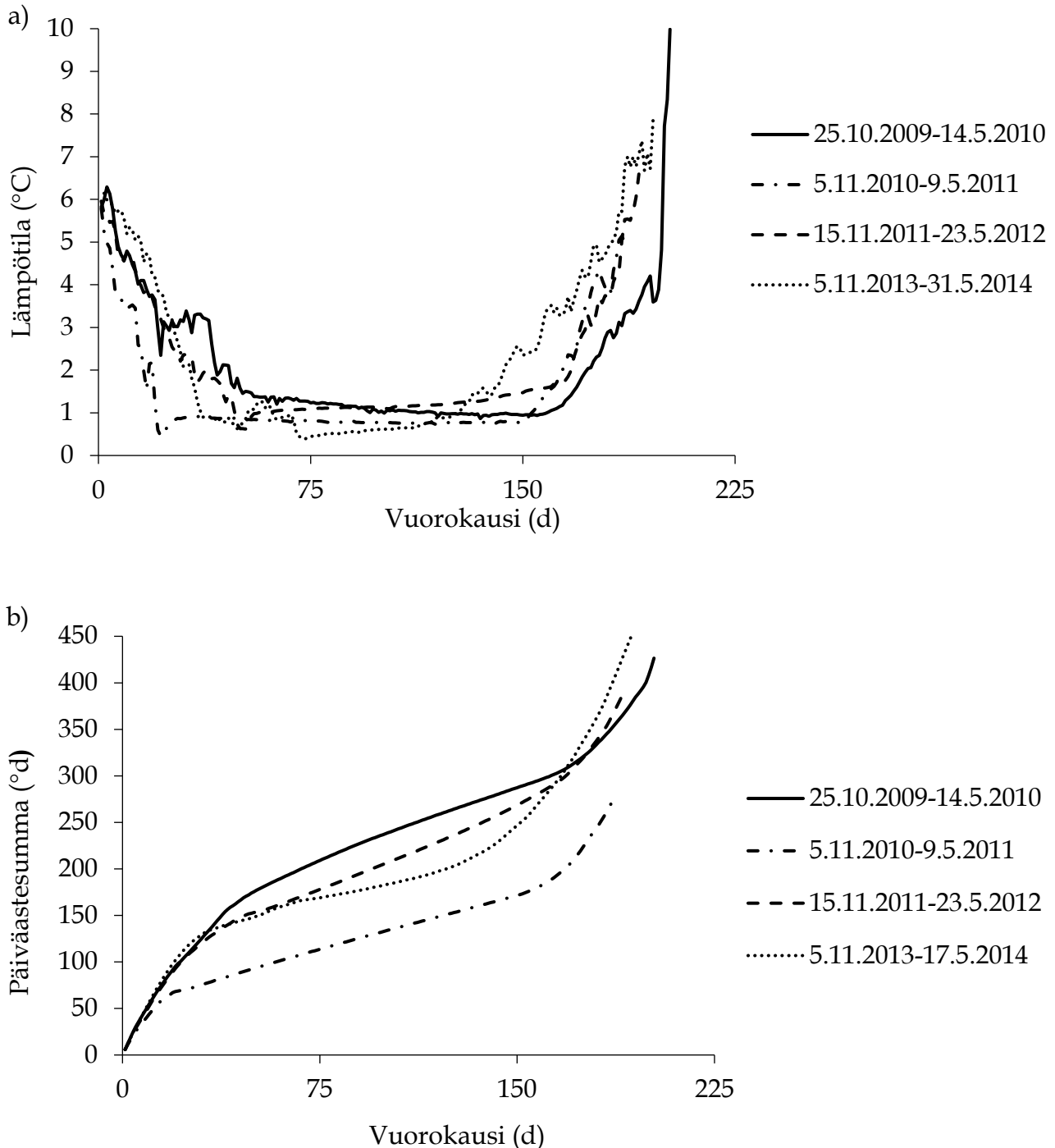
Kuva 1. Konneveden tutkimusasemalla tehtyjen muikun allaskokeiden veden lämpötila ja kutujakson alku- ja loppupäivä (musta ympyrä) syksyllä 2016 (Karjalainen ja Marjomäki 2017) ja syksyllä 2017 (Juha Karjalainen, Jyväskylän yliopisto, 2018, julkaisematon aineisto).

3 TULOKSET

3.1 Vuosien välinen vaihtelu hautoutumisjakson veden lämpötilassa ja kertyneessä päiväastesummassa

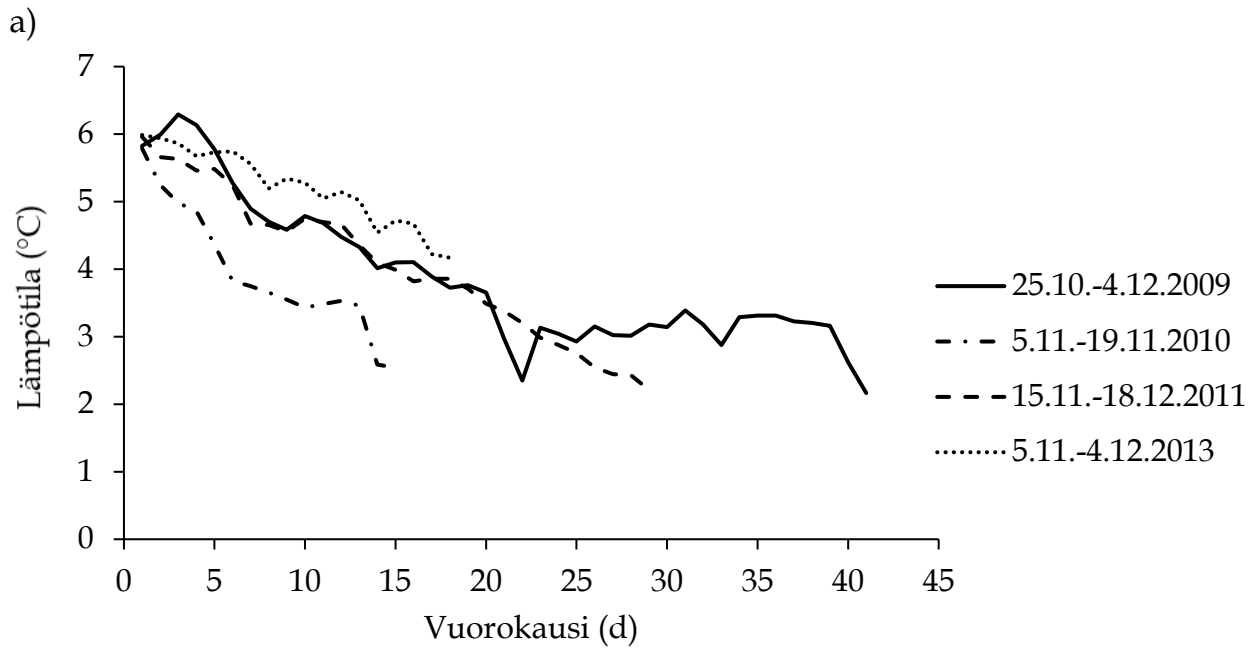
Koko hautoutumisjakso syysjaksosta, joka alkoi veden lämpötila ollessa alle 6 °C, kevätjaksoon, joka loppui kun veden lämpötila saavuttaessa 10 °C, kesti eri vuosina 189–202 vuorokautta (Liite 1). Lämpötiloissa eniten toisistaan erosivat syys- ja kevätjaksot. Koko jakson tarkastelussa talven ajan veden lämpötila oli hyvin samankaltainen vuosien välillä (Kuva 2a). Päiväastesummakertymässä erottui kaksi lämmintä (2009–2010 ja 2011–2012) ja kaksi viileää (2010–2011 ja 2013–2014) hautoutumisjaksoa (Kuva 2b). Päiväasteita kertyi koko

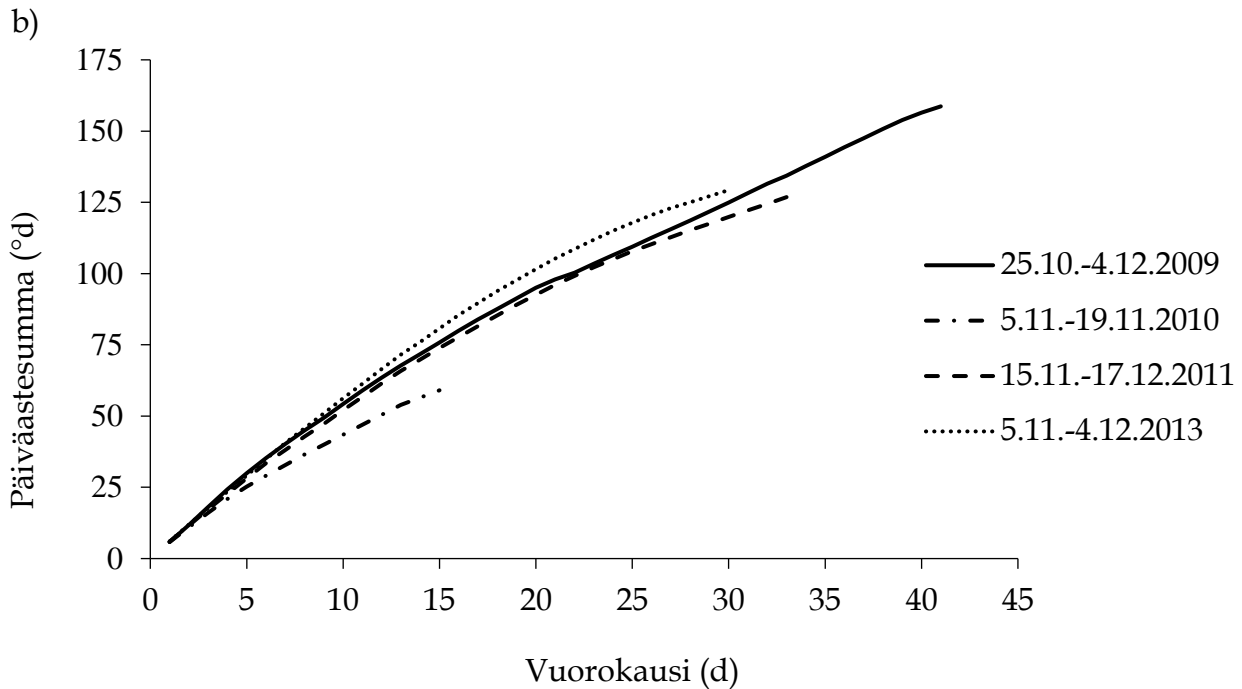
jaksolla noin 380-450. Kokonaispäiväastesumman tarkastelussa ei huomioitu hautoutumisjaksoa 2010-2011, koska kevään 2011 lämpötila-aineisto loppuu ennen kuin veden lämpötila saavutti 10 °C.



Kuva 2. Veden lämpötila (a) ja kertynyt päiväastesumma (b) koko hautoutumisjaksolla Etelä-Konneveden Kotilahdessa. Kevään 2011 lämpötilamittaus on loppunut ennen kuin veden lämpötila saavutti 10 °C.

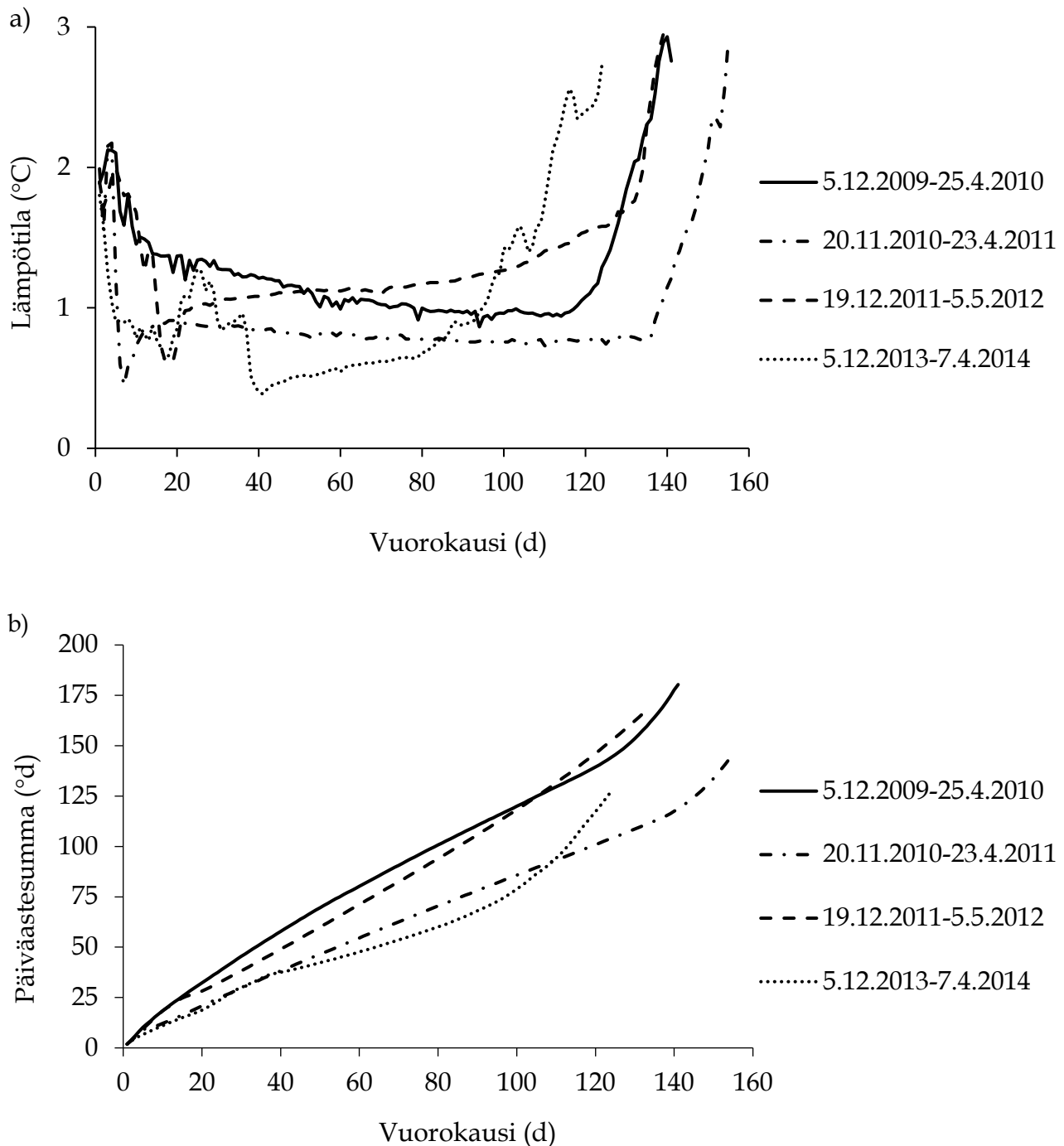
Syysjakson kestossa ja päiväastesummakertymässä oli vuosien välillä suurta vaihtelua (Liite 2). Lyhimmän syysjakson aikana (2010) veden lämpötila laski jyrkemmin kuin muina syysjaksoina (Kuva 3a). Pisin syysjakso (2009) kesti 41 vuorokautta. Lyhin syysjakso oli vain 15 vuorokauden mittainen, ja päiväasteita silloin ehti kertyä noin 60. Pisimmän syysjakson aikana päiväasteita kertyi noin 160, eli lähes kolme kertaa enemmän kuin lyhimmän syysjakson aikana (Kuva 3b).





Kuva 3. Veden lämpötila (a) ja kertynyt päiväastesumma (b) syysjaksolla Etelä-Konneveden Kotilahdessa.

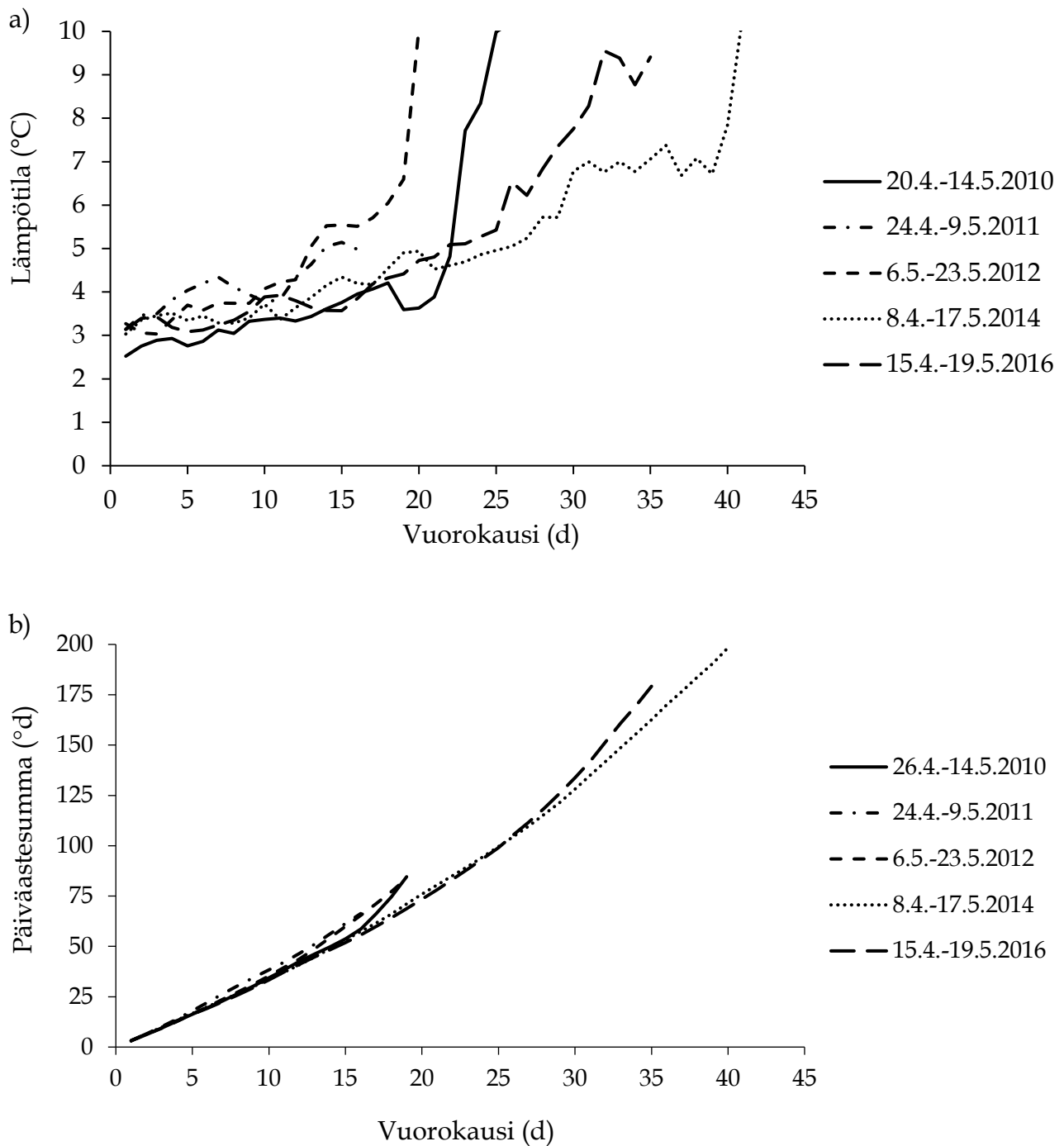
Pisin talvijakso kesti 155 ja lyhin 124 vuorokautta (Liite 3). Talvijakson alussa veden viilenemisnopeudessa oli vuosien välistä eroa, samoin jakson lopussa veden lämpenemisessä. Keskitalven lämpötilat pysyttelevät melko samanlaisina 1 °C tuntumassa vuodesta toiseen (Kuva 4a). Ero lämpimien ja kylmien vuosien päiväastesummakertymässä näkyi erityisesti talvijakson päiväastesummakertymässä, jolloin kaksi lämmintä jaksoa (2009-2010 sekä 2011-2012) olivat päiväastekertymässä jatkuvasti edellä viileämpiä jaksoja (2010-2011 ja 2013-2014) (Kuva 4b).



Kuva 4. Veden lämpötila (a) ja kertynyt päiväastesumma (b) talvijaksolla Etelä-Konneveden Kotilahdessa.

Kevätjaksojen kestossa oli syysjaksojen tapaan paljon vaihtelua (Liite 4). Nopeimmin vesi lämpeni keväinä 2010 sekä 2012 saavuttaen 10 °C lämpötilan noin 20 vuorokaudessa, kun taas viileämpinä keväinä 2014 ja 2016 kevätjakso kesti kaksi kertaa kauemmin (Kuva 5a). Keston lisäksi sama vaihtelu oli havaittavissa myös kevätjaksojen päiväastesummassa. Lyhimpänä keväänä päiväasteita kertyi noin 85, pisimpänä keväänä lähes 200 eli yli kaksi kertaa enemmän (Kuva 5b). Kevään keston ja päiväastesummakertymän tarkastelussa ei

otettu huomioon kevättä 2011, jolloin lämpötila-aineisto loppuu ennen kuin veden lämpötila saavutti 10 °C.



Kuva 5. Veden lämpötila (a) ja kertynyt päiväastesumma (b) kevätjaksolla Etelä-Konneveden Kotilahdessa. Kevään 2011 lämpötilamittaus on loppunut ennen kuin veden lämpötila saavutti 10 °C.

3.2 Kuoriutumisaikojen mallinnus

Syksyn kutujakso eli se aika, jolloin veden lämpötila oli 3–6 °C, vaihtelu vuosina 2009, 2011 ja 2013 21–25 vuorokauden välillä (Taulukko 1). Jakson ajoittumisessa oli suurta vaihtelua. Syksy 2011 oli leuto, ja kutujakso mallinnusehtojen mukaan ajoittui hyvin myöhään.

Taulukko 1. Syksyn kutujakson (jakso jolloin veden lämpötila oli 3–6°C) sekä päivästemallin ennustaman kevään kuoriutumisyksikön ajankohta sekä kesto eri hautoutumisyksiköinä.

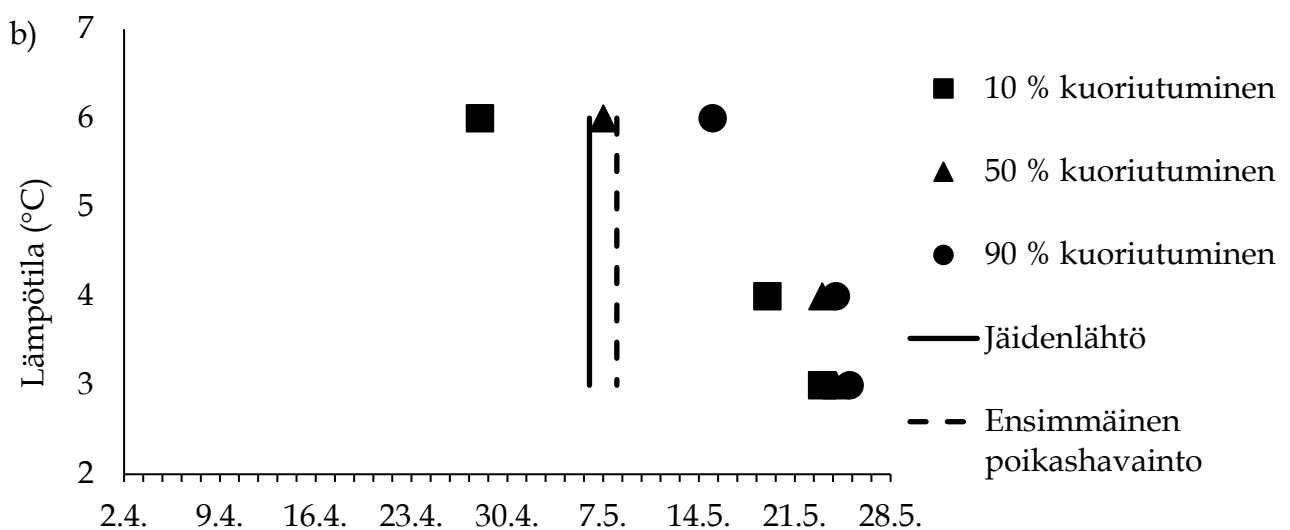
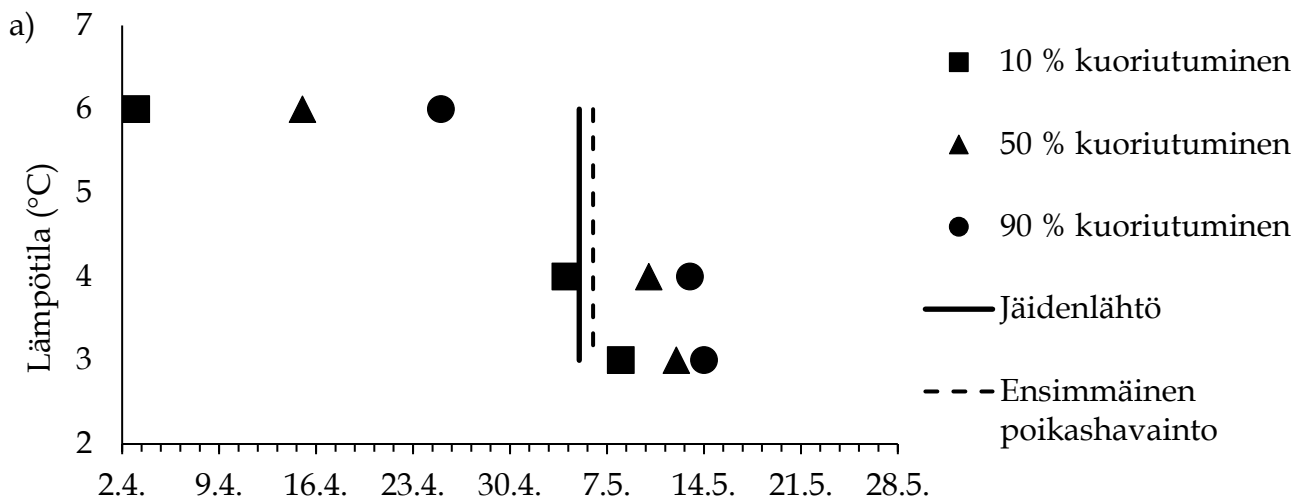
Hautoutumisyksikö	Syksyn kutujakso			Kevään kuoriutumisyksikö		
	Alku (pvm)	Loppu (pvm)	Kesto (vrk)	Alku (pvm)	Loppu (pvm)	Kesto (vrk)
2009-2010	25.10.	14.11.	21	3.4.	14.5.	41
2011-2012	15.11.	7.12.	23	28.4.	25.5.	27
2013-2014	5.11.	29.11.	25	14.4.	15.5.	31

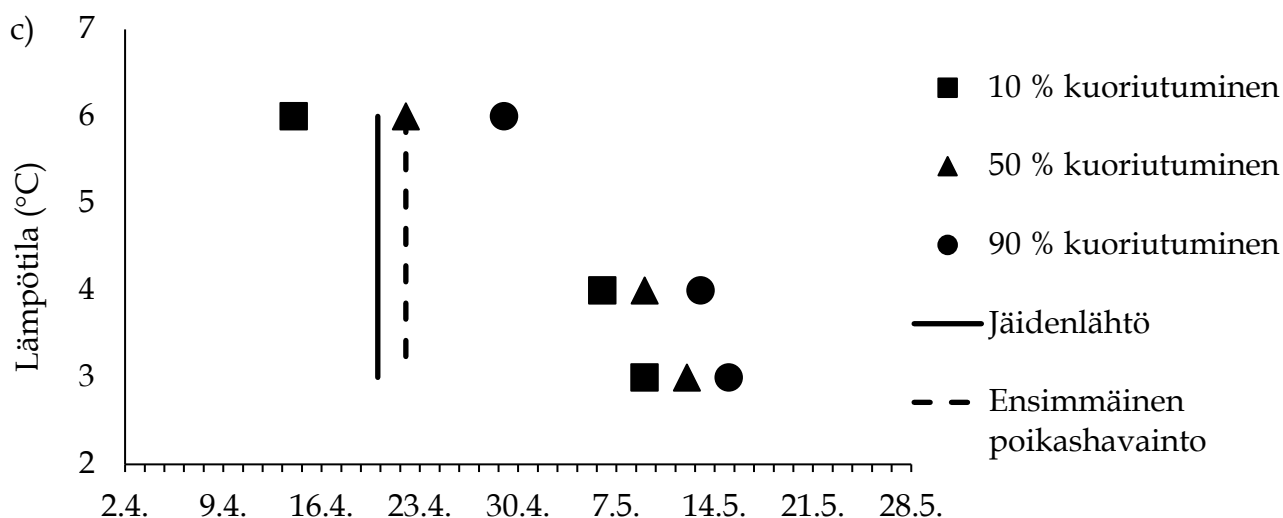
Keväällä 2010 ne poikaset, joiden hautoutuminen oli mallinnettu alkamaan edellisenä syksynä veden lämpötilan ollessa 6 °C, alkoivat kuoriutua päivästemallin mukaan jo 3.4., ja kuoriutuminen jatkui 25.4. saakka. 6 °C:ssa hautoutumisyksikön aloittaneiden poikasten kuoriutumisyksikö oli 22 vuorokauden mittainen, kun taas 4 °C:ssa ja 3 °C:ssa vedessä edellissyksynä hautoutumisen aloittaneet poikaset kuoriutuivat mallin mukaan melko samanaikaisesti: 4 °C:ssa hautoutumisyksikön aloittaneiden kuoriutuminen tapahtui 9 vuorokauden aikana 4.-13.5., ja 3 °C:ssa hautoutumisyksikön aloittaneet kuoriutuivat 6 vuorokauden aikana 8.-14.5. Kaiken kaikkiaan kevään kuoriutumisyksikö kesti päivästemallin ennusteen mukaan 41 vuorokautta. Rantasulasta kerättiin poikasnäytteitä työntöhaavilla 28.4., mutta poikashavainnot ei tuolloin vielä tehty. Etelä-Konnevesi vapautui jäistä 5.5., ja ensimmäiset poikashavainnot tehtiin seuraavana päivänä 6.5. (Kuva 5a).

Vuonna 2012 6 °C:ssa vedessä hautoutumisensa aloittaneet poikaset kuoriutuivat mallin ennusteen mukaan 28.4.-15.5. 17 vuorokauden mittaisella kuoriutumisyksiköllä. Hautoutumisyksikönsä 4 °C:ssa aloittaneilla poikasilla kuoriutuminen kesti mallin mukaan 5 vuorokautta välillä 19.-24.5. 3 °C:ssa hautoutumisensa aloittaneet poikaset kuoriutuivat mallin mukaan vain kolmen vuorokauden mittaisen kuoriutumisyksikön aikana 23.-25.5. Kevään kuoriutumisyksikön kokonaiskesto oli 27 vuorokautta. Ensimmäinen putkihaavinta

tehtiin 2.5., mutta tuolloin ei tehty poikashavaintoja. Jäät lähtivät Etelä-Konnevedeltä keväällä 2012 5.5. ja ensimmäiset poikashavainnot tehtiin 8.5. (Kuva 5b).

Keväällä 2014 6 °C:ssa vedessä hautoutumisjakson aloittaneet poikaset alkoivat mallin ennusteen mukaan kuoriutua 14.4., ja kuoriutuminen jatkui 29.4. saakka. Kuoriutumiskausi kesti 15 vuorokautta. 4 °C:ssa vedessä hautoutumisen aloittamaan mallinnetut kuoriutuivat 7 vuorokauden aikana 6.-13.5. 3 °C:ssa vedessä hautoutumisensa aloittaneet kuoriutuivat 6 vuorokauden kuluessa 9.-15.5. Kevään 2014 kuoriutumiskausi oli mallin mukaan 31 vuorokauden mittainen. Jäät lähtivät Etelä-Konnevedeltä 20.4., ja ensimmäiset poikashavainnot tehtiin 22.4. (Kuva 5c)





Kuva 5. Mallin ennustamat 10, 50 ja 90 % kuoriutumispäivät, Etelä-Konneveden jäidenlähtöpäivä sekä ensimmäisten poikashavaintojen päivä keväällä a) 2010, b) 2012 ja c) 2014. Y-akselilla veden lämpötila edellisenä syksynä hautoutumisjakson mallinnettuna alkamispäivänä. Jaksot on mallinnettu alkamaan syksyn niinä päivinä, kun veden lämpötila laskee alle 6, 4 ja 3 °C. Alkuperäinen malli Luczynski ja Kirklewska (1984), sovitettu Suomen oloihin Viljasen ja Kohon (1991) aineiston pohjalta.

4 TULOSTEN TARKASTELU

4.1 Hautoutumislämpötilan vuosienvälinen vaihtelu

Lämpötilan osalta eniten toisistaan erosivat eri vuosien syysjaksot ja eri vuosien kevätjaksot. Lyhimpänä syysjaksona 2010 lämpötila laski 6 °C:sta 2 °C:een vain parissa viikossa, kun pisimpänä syysjaksona 2009 vastaavaan laskuun meni yli kuukausi. Lyhimpänä kevätjaksona 2012 vesi lämpeni 3 °C:sta 10 °C:een vain 20 vuorokaudessa, pisimpänä kevätjaksona 2014 lämpeneminen kesti 40 vuorokautta. Syysjakson lämpösummalla on suuri merkitys alkionkehitykseen, ja syysjakson aikana joulukuun puoleen väliin mennessä alkiot kehittyvät yleensä silmäpisteasteelle asti (Karjalainen ym. 2015, Juha Karjalainen, suullinen tiedonanto).

Koko hautoutumisjakson aikana kertynyt päiväastesumma sekä jakson pituus erosivat eri vuosina vain vähän toisistaan. Lyhin jakso (2013-2014) kesti 180 ja pisin (2009-2010) 196 vuorokautta, ja päiväasteita näinä jaksoina kertyi noin 385 ja 390. Koko hautoutumisjakson kestossa ja päiväastesummakertymässä ei huomioitu jaksoa 2010-2011, jolloin kevään

lämpötilamittaus on loppunut ennen kuin veden lämpötila saavuttaa 10 °C. Vaikka eri hautoutumisjaksojen päiväastesummakertymä ja kokonaiskesto olivat hyvin samanlaiset, oli päiväasteiden kertymistavassa kuitenkin vuosienvälistä eroa. Esimerkiksi syksyllä 2009 veden lämpötila laski hitaasti, joten päiväasteita kertyi paljon jo heti hautoutumisjakson alussa. Hautoutumisjakso 2009-2010 olikin syksystä lähtien päiväastekertymässä muita vuosia edellä noin 100 °d, kunnes kevään lämpeneminen tasoitti tilannetta muiden vuosien osalta. Lämpimän syksyn vaikutus näkyi seuraavan kevään kuoriutumisyksiköissä, joka alkoi mallin ennusteen mukaan vuonna 2010 muita vuosia aiemmin, Hautoutumisjaksolla 2013-2014 viileä syksy ja talvi kasvattivat päiväastesumma hitaasti, mutta aikaisin alkanut, nopeasti lämmennyt kevät nosti hautoutumisjakson päiväastesumman samalle tasolle kahden lämpimän jakson (2009-2010 sekä 2011-2012) kanssa. Kevään 2014 kuoriutumisyksiköiden alkoi kuitenkin myöhemmin kuin lämpimän syksyn hautoutumisjaksolla 2009-2010. Hautoutumisjaksolla 2010-2011 syksy ja talvi olivat vuosien 2013-2014 tapaan viileitä, ja päiväasteita kertyi hitaasti. Keväällä 2014 veden lämpeneminen alkoi huomattavasti aiemmin kuin keväällä 2011, jolloin päiväastesumma kertyi maltillisesti lähes kevään loppuun saakka.

4.2 Syksyn kutujakson vaikutus kevään kuoriutumisyksikköön

Syksyn veden lämpötiloihin perustuvan kutujakson kestossa ei ollut mallinnuksessa mukana olleina hautoutumisjaksoina 2009-2010, 2011-2012 ja 2013-2014 suurta vuosienvälistä vaihtelua. Kutujakso kesti näinä hautoutumisjaksoina 21-25 vuorokautta. Toisin oli syksyllä 2010, kun kutujakso kesti ainoastaan 13 vuorokautta. Hautoutumisjakso 2010-2011 ei kuitenkaan ollut mallinnuksessa mukana kevään 2011 puuttuvien lämpötilatietojen vuoksi. Koeoloissa kutujakson on havaittu kestävän 11 ja 16 vuorokautta (Kuva 1, Karjalainen ja Marjomäki 2017, Juha Karjalainen, Jyväskylän yliopisto, 2018, julkaisematon aineisto). Vaikka kutujakson kestossa oli eri vuosina vain pientä vaihtelua, jakson ajankohta kuitenkin vaihteli vuosien välillä jopa kolme viikkoa. Ilmastonmuutokset myötä kesät pidentyvät ja syksyjen viileneminen myöhästyy (IPCC 2014), joten myös syksyn kutujakso siirtynee tulevaisuudessa myöhempään ajankohtaan. Mallin ennustama kevään kuoriutumisyksiköiden pituus vaihteli 27 vuorokaudesta 41 vuorokauteen. Siten kevään kuoriutumisyksiköiden kesto ei ole selitettävissä ainoastaan syksyn kutujakson pituudella.

Mallin ennusteet kuoriutumispäivistä osuivat jokaisena keväänä yhteen jäidenlähdön kanssa, ja Suomessa poikasten tiedetään kuoriutuvan noin kolmen viikon pituisen jakson aikana jäidenlähdön jälkeen (Urpanen ym. 2005). Jokaisena tarkasteltuna vuonna ensimmäiset poikashavainnot Konneveden Kotilahdesta tehtiin välittömästi jäidenlähdön jälkeen: 6.5.2010, 8.5.2012 ja 22.4.2014. Jäidenlähtö osui jokaisena vuonna mallin ennustamaan kuoriutumissikkunaan. Lisäksi hautoutumisjaksoilla 2009-2010, 2011-2012 ja 2013-2014 Konneveden tutkimusasemalla tehtiin muikun haudontakokeet, joissa veden lämpötila noudatti Konneveden luontaista rytmiä (Taulukko 2).

Taulukko 2. Konneveden tutkimusasemalla käynnissä olleiden haudontakokeiden hedelmöityspäivät, veden lämpötila hedelmöityksen aikaan, jäidenlähdön ajankohta seuraavana keväänä sekä 10, 50 ja 90 % kuoriutumispäivät hautoutumisjaksoilla 2009-2010, 2011-2012 sekä 2013-2014 (Karjalainen ym. 2015, J. Karjalainen, julkaisematon aineisto).

Hedelmöitys	Lämpötila (°C)	Jäidenlähtö	10% kuoriutuminen	50% kuoriutuminen	90% kuoriutuminen
28.10.2009	5,2	5.5.2010	29.4.2010	6.5.2010	14.5.2010
2.11.2011	7,7	6.5.2012	4.5.2012	7.5.2012	12.5.2012
24.10.2013	5,6	20.4.2014	18.4.2014	23.4.2014	26.4.2014

Haudontakokeiden kuoriutumispäiviin verrattuna mallin kuoriutumisennusteet olivat osittain yhteneväisiä, mutta erojakin oli. Hautoutumisjakson 2009-2010 osalta malli ennusti ainoastaan kaksi ensimmäistä kuoriutumispäivää, 6 °C:ssa vedessä hedelmöitettyjen poikasten 10 ja 50 % kuoriutumispäivät, liian aikaisiksi haudontakokeeseen verrattuna. Alhaisempien kutulämpötilojen kuoriutumisyksöt malli ennusti tapahtuvaksi suunnilleen samaan aikaan haudontakokeessa havaitun kuoriutumisyksön kanssa. Mallin tuottamat kuoriutumisennusteet osuivat siis keväällä 2010 samaan ajankohtaan sekä jäidenlähdön ja sitä seuranneiden Kotilahdesta tehtyjen poikashavaintojen että haudontakokeen tuloksien kanssa. Hautoutumisjaksoilla 2011-2012 ja 2013-2014 päiväastemalli ennusti ensimmäisenä syksyllä hedelmöittyneiden munien kuoriutumisen tapahtuneen samaan aikaan ensimmäisten Kotilahden poikashavaintojen sekä haudontakokeen tuloksien kanssa, mutta myöhemmin syksyllä, 4 °C:ssa ja 3 °C:ssa vedessä hedelmöittyneiden munien kuoriutuminen tapahtui mallin mukaan vasta noin 10-20 vuorokautta haudontakokeen kuoriutumisen ja 2-3 viikkoa jäidenlähdön jälkeen.

Muikunpoikasten kuoriutuminen on Suomen oloissa synkronoitunut jäidenlähdön kanssa. Kasviplanktonin määrä vedessä kasvaa nopeasti, kun jää alkaa sulaa ja valon määrä lisääntyy (Salmi ja Salonen 2016). Samoin myös muikunpoikasten ravinnon, eläinplanktonin, määrä kasvaa voimakkaasti keväällä veden lämmitessä (Karjalainen 1991, Haberman ja Haldna 2017). Match-mismatch -hypoteesin (Cushing 1962) mukaan kuoriutumisen ajoittuminen samaan aikaan ravintopartikkelien runsaimman tarjonnan kanssa tarjoaa poikasille parhaat selviytymismahdollisuudet. Kevättä 2010 edelsi päiväastekertymältä tarkasteltuna hyvin lämmin hautoutumisjakso, ja silloin kuoriutuminen alkoikin mallin mukaan jo noin kuukautta ennen jäidenlähtöä, huhtikuun alussa. Tällöin kuoriutuivat mallin mukaan ensimmäisinä, jo 6 °C:ssa vedessä hedelmöitetty poikaset. Myöhemmin syksyllä hautoutumisen aloittaneiden poikasten kuoriutuminen osui paremmin jäidenlähdön aikaan, jolloin vesi alkoi nopeasti lämmitä. Keväinä 2012 ja 2014 taas kuoriutuminen synkronoitui tarkemmin jäidenlähdön kanssa niillä poikasilla, joiden hautoutuminen oli alkanut jo alkusyksystä veden lämpötilan ollessa 6 °C. Myöhemmin syksyllä hedelmöitetty poikaset kuoriutuivat molempina vuosina mallin ennusteen mukaan 2-3 viikkoa jäidenlähdön jälkeen veden lämpötilan noustessa nopeasti.

Aiemmissa tutkimuksissa muikunpoikasten on havaittu olevan usein valmiita kuoriutumaan melko pitkän aikaa, ja lämpötilan nopea nosto kuoriutumisen loppuvaiheessa johtaa massakuoriutumiseen (Luczynski 1985, Luczynski 1991, Mamcarz ym. 1995, Karjalainen ym. 2015). Odotusten mukaisesti aiemmin eli 6 °C:ssa vedessä hautoutumisjakson aloittaneet poikaset alkoivat kuoriutua mallin mukaan aiemmin kuin 4 °C:ssa ja 3 °C:ssa vedessä hedelmöitetty poikaset. Jokaisena vuonna 4 °C:ssa ja 3 °C:ssa vedessä hedelmöitetty poikaset kuoriutuvat mallin mukaan yhdessä ryppäessä kevään kuoriutumisyksikön lopussa, ja niiden kuoriutumisyksikkuna oli kaikkina keväinä huomattavasti lyhyempi kuin 6 °C:ssa vedessä hedelmöitettyillä. Myöhemmin hautoutumisensa aloittaneiden poikasten lyhyt kuoriutumisyksikkuna voidaan selittää veden lämpötilan nopealla nousulla ja sitä seuranneella massakuoriutumisyksiköllä. Ilmiö on havaittavissa kaikkina tarkasteltuina vuosina kevään lämpötilakehitystä ja kuoriutumisyksiköitä vertaamalla. Keväällä 2010 veden lämpötila nousi nopeasti pian 5.5. tapahtuneen jäidenlähdön jälkeen. Mallin ennusteen mukaan valtaosa poikasista kuoriutui vain vajaan viikon kuluessa lämpötilan noustessa jyrkästi. Lyhimpänä kevätjaksona 2012

lämpötila lähti jyrkkään nousuun noin kaksi viikkoa 6.5. tapahtuneen jäidenlähdön jälkeen, ja mallin ennusteen mukaan valtaosa poikasista kuoriutui noin viikon sisällä lämpötilan jyrkän nousun alkamisesta. Kevätjaksolla 2014 veden lämpötilan nousu alkoi reilu kaksi viikkoa jäidenlähdön jälkeen. Vaikka lämpötilan nousu ei ollut yhtä jyrkkä kuin keväänä 2010 ja 2012, on poikasten massakuoriutumislmiö silti havaittavissa myös tämän kevään ennusteissa. Kyseisenä keväänä valtaosa poikasista kuoriutui mallin mukaan aiempien vuosien tapaan lämpötilan nousua seuranneella lyhyellä jaksolla.

Bigger-is-better -hypoteesin (Miller ym. 1988) mukaan suurikokoisten poikasten kuolleisuus on pienikokoisia pienempää. Hypoteesin mukaan suuremmat poikaset menestyvät pienikokoisia paremmin ravintokilpailussa eivätkä ne nälkiinny niin helposti, ja myös saaliiksi jäämisen todennäköisyys on suurilla poikasilla pienempi. Ravintokilpailun on esitetty olevan yksi suurta poikaskuolleisuutta selittävistä tekijöistä (Helminen ym. 1993, Helminen ja Sarvala 1994). Tässä työssä käytetty päivästemalli ennusti valtaosan poikasista kuoriutuvan kahtena vuotena kolmesta vasta 2-3 viikkoa jäidenlähdön jälkeen. Mikäli näin tapahtuu luonnonoloissa, voivat myöhemmin kuoriutuneet poikaset todennäköisesti menestyä ravintokilpailussa huonommin kuin aiemmin kuoriutuneet poikaset, jotka ehtivät kasvaa suuremmiksi.

4.3 Virhelähteitä ja lisätutkimuksen tarve

Kuoriutumisenennusteiden tuottamiseen käytetyn päivästemallin (Luczynski ja Kirklewska 1984) estimoidut parametrit ovat peräisin vakiolämpötilassa tehtyjen haudontakokeiden aineistosta. Näiden haudontakokeiden perusteella malli laskee poikasen saavuttavan tietyn kehitysvaiheen, ja sitä kautta kuoriutumisen, kun tietty päivästekertymä saavutetaan. Haudontakokeissa, joissa veden lämpötila on vaihdellut joko luontaisen vuodenaikaisrytmin tai lyhyempien lämpötilamuutosten mukaan, poikasten kehitys ja kasvu ovat kuitenkin poikenneet merkittävästi vakiolämpötiloissa haudotettujen poikasten kasvusta ja kehityksestä (Lim ym. 2017). Kuoriutuvien poikasten on myös havaittu olevan eri kehitysvaiheissa kuoriutumisen aikaan, ja tämä kehitysvaihe riippuu haudonnan aikaisesta lämpötilasta (Mitz ym. 2019). Tässä työssä käytetty päivästemalli ei osaa ottaa huomioon vaihtelevan haudontalämpötilan vaikutusta poikasten kehitykseen, ja malli

olettaa kaikkien kuoriutuvien poikasten olevan samassa kehitysvaiheessa. Päiväastemallia voisikin kehittää ottamaan paremmin huomioon haudonnan aikaiset lyhyen ja pitkän aikavälin lämpötilamuutokset ja niiden vaikutuksen poikasten kehitykseen sekä kuoriutumisen aikaiseen kehitysvaiheeseen.

Epävarmuutta tämän työn tuloksien tarkasteluun ja soveltamiseen luonnon olosuhteisiin syntyy siitä, ettei tarkkoja havaintoja poikasten kuoriutumisen ajoittumisesta ja kuoriutumisjakaumista luonnossa ole. Tutkimusmenetelmiä jäänalaiseen poikasnäytteenottoon on kehitetty, ja Etelä-Konneveden Kotilahdella keväällä 2019 tehdyt testihaavinnat osoittivat joitakin poikasia löytyvän jo jään alta (J. Karjalainen ja T. Marjomäki, Jyväskylän yliopisto, julkaisematon aineisto). Laajamittaiseen näytteenottoon testatut menetelmät ovat kuitenkin liian työläitä. Vaikka jäänalaiseen poikasnäytteenottoon saataisiinkin kehitettyä toimivia rutiinimenetelmiä, ei silti voida tietää sitä, mihin aikaan syksystä tietty poikanen on hedelmöitetty, ja siten syksyn vaikutus kuoriutumisaikankohtaan jää joka tapauksessa kenttänäytteenotossa vain arvailun varaan.

Syksyn kutuajan vaikutusta kevään kuoriutumisikkunaan voisi tarkastella laboratorio-oloissa, jolloin saataisiin selville se, milloin poikaset todellisuudessa kuoriutuvat. Kokeessa voitaisiin hedelmöittää poikaset samaan aikaan luonnollisen kudun kanssa veden lämpötilan laskiessa syksyllä 6 °C:sta 3 °C:een ja seurata keväällä sitä, milloin eri aikaan hedelmöitetty poikaset kuoriutuvat. Allaskokeissa järven talvenaikaisen jää- ja lumipeitteen pimentävää vaikutusta simuloidaan usein styrox-levyllä (mm. Karjalainen ym. 2016). Luonnonoloissa lumipeite kuitenkin ohenee ja jää heikkenee ja siten valoa pääsee jään alle jo ennen jäidenlähtöä (Dubrowski 1985, Salmi ja Salonen 2016). Siksi myös allaskokeisiin jää- ja lumipeitteen korvaamiseen voisi kehittää vaihtoehtoisia menetelmiä, jotka mahdollistaisivat valon määrän vaiheittaisen lisääntymisen altaassa jo ennen peitteen poistamista.

Tietynlaisilla mesokosmoskokeilla, joissa poikaset hedelmöitettäisiin tiettyinä päivinä ja haudotettaisiin sopivissa astioissa *in situ* -menetelmällä järvessä, voitaisiin myös seurata sitä, milloin tiettyyn aikaan hedelmöitetty poikaset kuoriutuvat. Tällaisella koejärjestelyllä poikaset altistuisivat luonnollisille valo- ja ravinto-olosuhteille, joita ei allaskokeissa yleensä kyetä tuottamaan. Mesokosmoskokeiden haittapuolena on laboratorioissa tehtäviin

allaskokeisiin verrattuna se, ettei kaikkia olosuhteita pystytä vakioimaan eikä kevään kuoriutumisen edistymistä olisi mahdollista seurata yhtä tarkasti kuin laboratoriossa. Yhtä aikaa tehtynä laboratorio- ja mesokosmoskokeet voisivat tuottaa eniten tietoa.

Menetelmäkehitystyö muikunpoikasten havainnoimiseen ja näytteenottoon jään alta olisi tärkeää. Muikun lisääntymisbiologiassa kuoriutumisen tarkka ajankohta on edelleen osittain kysymysmerkki, eikä yksimielisyyttä siitä, selviävätkö poikaset jään alla, ole saavutettu. Osa havainnoista puoltaa käsitystä siitä, että suurin osa poikasista kuoriutuu jäidenlähden jälkeen (Urpanen ym. 2005), mutta toisaalta poikasilla on havaittu olevan riittävästi ravintokohteita tarjolla jo ennen jäidenlähtöä (Salmi ja Salonen 2016) ja myös valoa ravintopartikkelien saalistamiseksi (Dubrowski 1985, Salmi ja Salonen 2016). Muikunpoikaset sietävät myös nälkiintymistä useita vuorokausia (Karjalainen ym. 2015). Jään alla alhaisissa lämpötiloissa poikasten aineenvaihdunta ja kehittyminen ovat hitaita ja ravinnonhankinnan opetteluun ennen nälkiintymistä on aikaa, mikä voi myös mahdollistaa selviytymisen aikaisesta kuoriutumisesta huolimatta. Näytteenotto jäiden alta vastaisi tähän kysymykseen, ja samoin poikasnäytteet jään alta voisivat tarjota lisätietoa poikasten kuoriutumiskoosta ja myös kasvusta ja selviytymisestä kuoriutumisen jälkeen.

Tässä työssä käytetyn päivästemallin kuoriutumisenusteet viittaavat siihen, että poikasten kuoriutuminen on synkronoitunut keväisen veden nopean lämpenemisen eikä niinkään jäidenlähden kanssa. Kenttätutkimusta voisi suorittaa varsinkin sellaisina keväinä, kun jäät lähtevät melko aikaisin mutta veden nopea lämpeneminen tapahtuu vasta myöhemmin. Tällaisina keväinä poikasnäytteitä voisi kerätä sekä heti jäidenlähden jälkeen että myös myöhemmin, kun vesi alkaa lämmitä nopeasti. Tällainen koejärjestely vaatisi samalla jatkuvaa ajantasaista tietoa veden lämpötilasta.

4.4 Johtopäätökset

Muikun syksystä kevääseen kestävän koko hautoutumisjakson pituus ja jakson aikana kertynyt kokonaispäiväastesumma olivat eri vuosina samankaltaiset. Silti jaksojen välillä oli myös vaihtelua. Erityisesti syys- ja kevätjaksojen pituus sekä niiden aikana kertynyt päiväastesumma vaihtelevat vuosien välillä suuresti. Lyhimpien ja pisimpien syys- ja

kevätjaksojen keston sekä kokonaispäiväastesumman ero voikin pohjoisille alueille tyypillisten epävakaiden ja vaihtelevien sääolojen myötä olla kaksin- tai jopa kolminkertainen. Tähän suureen vuodenaikaisvaihteluun syyskutuisten kalojen on sopeuduttava.

Päiväästemallin ennusteen mukaan ensimmäisenä syksyllä hautoutumisensa aloittaneiden poikasten kuoriutuminen jakautuu pidemmälle ajalle kuin myöhemmin hautoutumisensa aloittaneiden poikasten, jotka kuoriutuvat mallin ennusteen mukaan yhdessä ryppäessä. Mallin ennusteissa poikasten kuoriutumisen synkronoituminen jäidenlähdön kanssa vaihtelee vuosien välillä. Yhtenä tarkasteltuna vuonna synkronoituminen oli voimakkainta myöhään syksyllä hautoutumisensa aloittaneiden poikasten kohdalla, kahtena vuonna taas aiemmin syksyllä hedelmöitettyt poikaset kuoriutuivat mallin ennusteen mukaan lähimpänä jäidenlähtöä. Keväistä nopeaa veden lämpötilan nousua seuraa mallin ennusteissa massakuoriutuminen kaikkina tarkasteltuina vuosina. Luontaista veden lämpötilaa noudattaneissa allaskokeissa taas suurin osa poikasista kuoriutuu nopeasti jäidenlähdön jälkeen. Poikasten kuoriutumisen ajankohtaa ennustavan malliin tulisi sisällyttää myös jäidenlähdön vaikutus, jotta tuloksista saataisiin tarkempia.

KIITOKSET

Lämpimät kiitokset ohjaajilleni Juha Karjalaiselle ja Kristiina Nyholmille hyvästä ohjauksesta ja tuesta pitkän prosessin aikana. Kiitän myös jatkuvatoimisia lämpömittareita hoitaneita Jyväskylän yliopiston ja Konneveden tutkimusaseman henkilökuntaa.

KIRJALLISUUS

Chambers R.C. 1997. Environmental influences on egg and propagule sizes in marine fishes. Teoksessa: Chambers R.C. & Trippel E.A. (toim.) *Early life history and recruitment in fish populations*, Chapman & Hall, London, pp. 63–102.

- Cushing D.H. 1969. The regularity of spawning season of some fishes. *J. Cons. Int. Explor. Mer.* 33: 81–92.
- Dabrowski K.R. 1976. How to calculate the optimal density of food for fish larvae? *Env. Biol. Fish.* 1: 87–89.
- Dabrowski K. 1985. Can coregonid fish larvae feed under the ice? *Arch. Hydrobiol.* 104: 427–432.
- Dabrowski K., Takashima F. & Law Y.K. 1989. Bioenergetic model for the analysis of the ontogenical aspects of coregonid fish growth. *Ecol. Modell.* 44: 195–208.
- Haberman J. & Haldna M. 2017. How are spring zooplankton and autumn zooplankton influenced by water temperature in a polymictic lake? *Proc. Est. Acad. Sci. Limnol.* 66: 264–278.
- Heikkilä J.J., Huuskonen H. & Karjalainen J. 2006. Location of spawning grounds of vendace (*Coregonus albula* (L.)): implication for dispersion of newly-hatched larvae. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 29: 1725–1728.
- Helminen H., Auvinen H., Hirvonen A., Sarvala J. & Toivonen J. 1993. Year-class fluctuations of Vendace (*Coregonus albula*) in Lake Pyhäjärvi, Southwest Finland, during 1971–90. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 50: 925–931.
- Helminen H. & Sarvala J. 1994. Population regulation of vendace (*Coregonus albula*) in Lake Pyhäjärvi, southwest Finland. *J. Fish Biol.* 45: 387–400.
- IPCC 2014. *Climate Change 2014: Synthesis Report*. The Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Geneva, Switzerland, 151 pp.
- Kamler E. 2002. Ontogeny of yolk-feeding fish: an ecological perspective. *Rev. Fish Biol. Fish.* 12: 79–103.
- Karjalainen J. 1991. Survival, growth and feeding of vendace, *Coregonus albula* (L.), larvae in net enclosures. *J. Fish Biol.* 38: 905–919.
- Karjalainen J. 1992. Food ingestion, density-dependent feeding and growth of vendace (*Coregonus albula* (L.)) larvae. *Ann. Zool. Fennici* 29: 93–103.
- Karjalainen J., Helminen H., Huusko A., Huuskonen H., Marjomäki T.J., Pääkkönen J-P., Sarvala J. & Viljanen M. 2002. Littoral-pelagic distribution of newly-hatched vendace and European whitefish larvae in Finnish lakes. *Arch. Hydrobiol. Spec. Issues Advanc. Limnol.* 57: 376–382.
- Karjalainen J., Keskinen T., Pulkkinen M. & Marjomäki T.J. 2015. Climate change alters the egg development dynamics in cold-water adapted coregonids. *Environ. Biol. Fish.* 98: 979–991.
- Karjalainen J., Jokinen L., Keskinen T. & Marjomäki T.J. 2016. Environmental and genetic effects on larval hatching time in two coregonids. *Hydrobiologia* 780: 135–143.
- Karjalainen, J. & Marjomäki T. 2017. Communal pair spawning behaviour of vendace (*Coregonus albula*) in the dark. *Ecol. Freshw. Fish.* 0: 1–7.
- Kupren K., Mamcarz A. & Kucharczyk D. 2011. Effect of variable and constant thermal conditions on embryonic and early larval development of fish from the genus *Leuciscus* (Cyprinidae, Teleostei). *Czech J. Anim. Sci.* 56: 70–80.
- Lim M.Y.-T., Manzon R.G., Somers C.M., Boreham D.R. & Wilson J.Y. 2017. The effects of fluctuating temperature regimes on the embryonic development of lake whitefish (*Coregonus clupeaformis*). *Comp. Biochem. Physiol. A.* 214: 19–29.

- Luczynski M. 1985. Survival of *Coregonus albula* (L.) (Teleostei) embryos incubated at different thermal conditions. *Hydrobiologia* 121: 51–58.
- Luczynski M. 1991. Temperature requirements for growth and survival of larval vendace, *Coregonus albula* (L.). *J. Fish Biol.* 38: 29–35.
- Luczynski M. & Kirklewska A. 1984. Dependence of *Coregonus albula* embryogenesis rate on the incubation temperature. *Aquaculture* 42: 43–55.
- Marjomäki T. 2003. Recruitment variability in vendace, *Coregonus albula* (L.), and its consequences for vendace harvesting. *Jyväskylä studies in biological and environmental science*. 127
- Mamcarz A., Kozłowski J., Poczyczynski P., Chybowski & Dostatni D. 1995. Polish experiments on stimulated hatching and large-scale rearing of European coregonid larvae (Coregonidae) on dry diets. *ICES mar. Sci. Symp.* 201: 143–147.
- Miller T.J., Crowder L.B., Rice J.A. & Marschall E.A. 1988. Larval size and recruitment mechanisms in fishes: toward a conceptual framework. *Can. J. Fish Aquat. Sci.* 45: 1657–1670.
- Mitz C., Thome C., Cybulski M.E., Somers C.M., Manzon R.G., Wilson J.Y. & Boreham D.R. 2019. Thermal dependence of size-at-hatch in the lake whitefish (*Coregonus clupeaformis*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 76: 2069–2079.
- Salmi P. & Salonen K. 2016. Regular build-up of the spring phytoplankton maximum before ice-break in a boreal lake. *Limnol. Oceanogr.* 61: 240–253.
- Sandlund O.T. 1992. Differences in the Ecology of two Vendace Populations separated in 1895. *Nordic J. Freshw. Res.* 67: 52–60.
- 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.
- Suomen virallinen tilasto (SVT): Luonnonvarakeskus, Kaupallinen kalastus sisävesillä 2014. Verkkojulkaisu, luettu 31.3.2018.
- Teletchea F. & Fontaine P. 2010. Comparison of early life-stage strategies in temperate freshwater fish species: trade-offs are directed towards first feeding larvae in spring and early summer. *J. Fish Biol.* 77: 257–278.
- Trippel E.A., Kjesbu O.S. & Solemial P. 1997. Effects of adult age and size structure on reproductive output in marine fishes. Teoksessa: Chambers R.C. & Trippel E.A. (toim.) *Early life history and recruitment in fish populations*, Chapman & Hall, London, pp. 31–61.
- Urpanen O., Huuskonen H., Marjomäki T.J. & Karjalainen J. 2005. Growth and size-selective mortality of vendace (*Coregonus albula* (L.)) and whitefish (*Coregonus lavaretus* L.) larvae. *Boreal Environ. Res.* 10: 225–238.
- Urpanen O., Marjomäki T.J., Viljanen M., Huuskonen H. & Karjalainen J. 2009. Population size estimation of larval coregonids in large lakes: Stratified sampling design with a simple prediction model for vertical distribution. *Fish. Res.* 96: 109–117.
- Viljanen M. & Koho J. 1991. The effects of egg size and incubation conditions on life history of vendace (*Coregonus albula* L.). *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 24: 2418–2423.

LIITE 1. KOKO HAUTOUMISJAKSON VEDEN LÄMPÖTILA JA PÄIVÄASTESUMMA

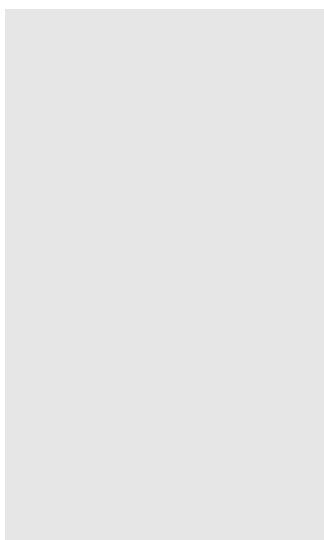
25.10.2009-14.5.2010		5.11.2010-9.5.2011		15.11.2011-23.5.2012		5.11.2013-31.5.2014	
Lämpötila (°C)	Päiväastesumma (°d)	Lämpötila (°C)	Päiväastesumma (°d)	Lämpötila (°C)	Päiväastesumma (°d)	Lämpötila (°C)	Päiväastesumma (°d)
5,8	5,8	5,8	5,8	6,0	6,0	6,0	6,0
6,0	11,8	5,2	11,0	5,7	11,6	5,9	11,9
6,3	18,1	5,0	16,0	5,6	17,3	5,9	17,8
6,1	24,2	4,9	20,9	5,5	22,7	5,7	23,5
5,8	30,0	4,4	25,2	5,5	28,2	5,7	29,2
5,3	35,3	3,8	29,1	5,2	33,4	5,7	34,9
4,9	40,2	3,8	32,8	4,7	38,1	5,6	40,5
4,7	44,9	3,7	36,5	4,7	42,8	5,2	45,7
4,6	49,5	3,6	40,0	4,6	47,3	5,3	51,0
4,8	54,3	3,4	43,4	4,7	52,1	5,3	56,3
4,7	59,0	3,5	46,9	4,7	56,8	5,0	61,4
4,5	63,4	3,5	50,5	4,7	61,4	5,1	66,5
4,3	67,8	3,5	53,9	4,4	65,8	5,0	71,5
4,0	71,8	2,6	56,5	4,1	69,9	4,5	76,1
4,1	75,9	2,5	59,0	4,0	73,9	4,7	80,8
4,1	80,0	2,0	61,0	3,8	77,7	4,7	85,5
3,9	83,9	1,5	62,6	3,9	81,6	4,2	89,7
3,7	87,6	2,2	64,7	3,9	85,4	4,2	93,8
3,8	91,4	2,2	66,9	3,7	89,1	3,9	97,7
3,7	95,0	1,2	68,1	3,5	92,6	3,8	101,5
3,0	98,0	0,6	68,7	3,4	96,0	3,7	105,3
2,3	100,3	0,4	69,2	3,2	99,2	3,4	108,6
3,1	103,5	0,6	69,8	3,0	102,2	3,2	111,8
3,0	106,5	0,6	70,4	2,9	105,0	3,2	115,0
2,9	109,4	0,7	71,1	2,8	107,8	2,9	117,9
3,2	112,6	0,8	71,9	2,5	110,4	2,7	120,5
3,0	115,6	0,8	72,8	2,4	112,8	2,4	123,0
3,0	118,6	0,9	73,6	2,4	115,2	2,1	125,1
3,2	121,8	0,9	74,5	2,2	117,4	2,1	127,2
3,1	124,9	0,9	75,4	2,4	119,8	2,1	129,3
3,4	128,3	0,9	76,3	2,4	122,2	1,8	131,1
3,2	131,5	0,9	77,2	2,3	124,5	1,6	132,7
2,9	134,4	0,9	78,1	2,3	126,8	1,2	133,9
3,3	137,7	0,9	79,0	1,9	128,7	1,0	135,0
3,3	141,0	0,9	79,9	1,7	130,4	0,9	135,9
3,3	144,3	0,9	80,8	1,8	132,3	0,9	136,8
3,2	147,5	0,9	81,7	1,9	134,2	0,9	137,7

3,2	150,7	0,9	82,6	2,0	136,2	0,9	138,6
3,2	153,9	0,9	83,5	1,9	138,1	0,9	139,5
2,6	156,5	0,9	84,3	1,8	139,9	0,8	140,3
2,2	158,7	0,9	85,2	1,8	141,7	0,9	141,1
1,9	160,6	0,9	86,1	1,8	143,4	0,8	141,9
2,0	162,5	0,9	87,0	1,7	145,1	0,8	142,7
2,1	164,7	0,9	87,8	1,4	146,6	0,9	143,6
2,1	166,8	0,9	88,7	1,3	147,8	0,8	144,3
2,1	168,9	0,9	89,6	1,4	149,2	0,7	145,1
1,7	170,6	0,9	90,4	1,4	150,6	0,6	145,7
1,6	172,2	0,9	91,3	1,1	151,7	0,7	146,4
1,8	174,0	0,9	92,2	0,7	152,4	0,8	147,1
1,6	175,5	0,9	93,0	0,6	153,0	0,9	148,0
1,5	177,0	0,9	93,9	0,6	153,6	1,0	149,0
1,5	178,5	0,8	94,7	0,6	154,3	1,1	150,1
1,5	180,0	0,8	95,6	0,7	155,0	1,1	151,2
1,5	181,5	0,8	96,4	0,9	155,9	1,2	152,4
1,4	182,8	0,8	97,3	1,0	156,9	1,3	153,7
1,4	184,2	0,8	98,1	1,0	157,9	1,3	154,9
1,4	185,6	0,8	98,9	1,0	158,9	1,1	156,1
1,4	187,0	0,9	99,8	1,0	159,9	1,2	157,3
1,4	188,3	0,8	100,6	1,0	160,9	1,1	158,4
1,3	189,6	0,8	101,5	1,0	162,0	0,9	159,3
1,4	191,0	0,8	102,3	1,0	163,0	0,8	160,1
1,4	192,3	0,8	103,1	1,0	164,0	0,9	161,0
1,2	193,5	0,8	103,9	1,0	165,1	0,9	161,9
1,3	194,9	0,8	104,7	1,1	166,1	0,9	162,8
1,3	196,1	0,8	105,5	1,1	167,2	0,9	163,7
1,3	197,5	0,8	106,4	1,1	168,3	1,0	164,7
1,3	198,8	0,8	107,2	1,1	169,3	0,8	165,5
1,3	200,2	0,8	107,9	1,1	170,4	0,5	166,0
1,3	201,4	0,8	108,8	1,1	171,5	0,4	166,5
1,3	202,8	0,8	109,6	1,1	172,5	0,4	166,9
1,3	204,1	0,8	110,4	1,1	173,6	0,4	167,3
1,3	205,3	0,8	111,2	1,1	174,7	0,4	167,7
1,3	206,6	0,8	112,0	1,1	175,8	0,4	168,1
1,3	207,9	0,8	112,8	1,1	176,9	0,5	168,6
1,2	209,1	0,8	113,6	1,1	178,0	0,5	169,0
1,2	210,4	0,8	114,5	1,1	179,0	0,5	169,5
1,2	211,6	0,8	115,3	1,1	180,1	0,5	170,0
1,2	212,8	0,8	116,1	1,1	181,3	0,5	170,5
1,2	214,0	0,8	116,9	1,1	182,4	0,5	171,0
1,2	215,3	0,8	117,7	1,1	183,5	0,5	171,5
1,2	216,5	0,8	118,4	1,1	184,6	0,5	172,1
1,2	217,7	0,8	119,2	1,1	185,7	0,5	172,6
1,2	218,9	0,8	120,0	1,1	186,8	0,5	173,1
1,2	220,1	0,8	120,8	1,1	187,9	0,5	173,6
1,2	221,3	0,8	121,6	1,1	189,0	0,5	174,1
1,2	222,5	0,8	122,4	1,1	190,2	0,5	174,7

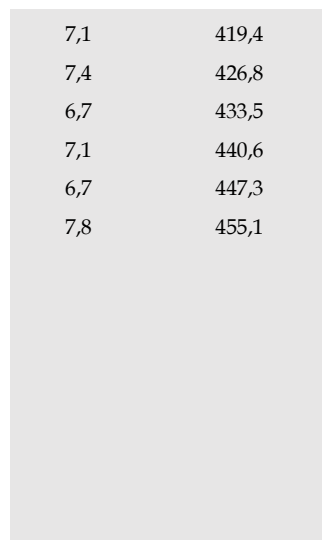
1,1	223,6	0,8	123,2	1,1	191,3	0,5	175,2
1,2	224,8	0,8	124,0	1,1	192,4	0,6	175,8
1,2	226,0	0,8	124,8	1,1	193,5	0,6	176,4
1,2	227,1	0,8	125,6	1,1	194,7	0,5	176,9
1,2	228,3	0,8	126,4	1,1	195,8	0,6	177,5
1,1	229,4	0,8	127,1	1,1	196,9	0,6	178,1
1,1	230,5	0,8	127,9	1,1	198,0	0,6	178,7
1,1	231,6	0,8	128,7	1,1	199,2	0,6	179,3
1,0	232,7	0,8	129,5	1,1	200,3	0,6	179,8
1,0	233,7	0,8	130,2	1,1	201,4	0,6	180,5
1,1	234,7	0,8	131,0	1,1	202,6	0,6	181,1
1,1	235,8	0,8	131,8	1,1	203,7	0,6	181,7
1,0	236,8	0,8	132,6	1,1	204,8	0,6	182,3
1,0	237,9	0,8	133,3	1,1	205,9	0,6	182,9
1,0	238,9	0,8	134,1	1,1	207,1	0,6	183,5
1,1	239,9	0,8	134,9	1,1	208,2	0,6	184,1
1,0	241,0	0,8	135,6	1,1	209,2	0,6	184,8
1,1	242,0	0,8	136,4	1,1	210,4	0,6	185,4
1,0	243,1	0,8	137,2	1,1	211,5	0,6	186,1
1,1	244,1	0,8	137,9	1,1	212,7	0,6	186,7
1,1	245,2	0,8	138,7	1,1	213,8	0,7	187,4
1,1	246,2	0,8	139,4	1,1	215,0	0,6	188,0
1,0	247,3	0,8	140,2	1,1	216,1	0,7	188,6
1,0	248,3	0,8	141,0	1,2	217,3	0,7	189,3
1,0	249,3	0,8	141,7	1,2	218,4	0,7	190,0
1,0	250,4	0,8	142,5	1,2	219,6	0,7	190,7
1,0	251,4	0,8	143,3	1,2	220,8	0,7	191,5
1,0	252,4	0,8	144,0	1,2	221,9	0,8	192,2
1,0	253,4	0,8	144,8	1,2	223,1	0,8	193,0
1,0	254,4	0,8	145,5	1,2	224,3	0,8	193,8
1,0	255,4	0,8	146,3	1,2	225,5	0,9	194,7
1,0	256,5	0,8	147,1	1,2	226,7	0,9	195,6
1,0	257,5	0,7	147,8	1,2	227,9	0,9	196,4
0,9	258,4	0,7	148,5	1,2	229,0	0,9	197,3
1,0	259,4	0,7	149,3	1,2	230,2	0,9	198,2
1,0	260,4	0,8	150,0	1,2	231,4	0,9	199,1
1,0	261,3	0,8	150,8	1,2	232,7	0,9	200,0
1,0	262,3	0,8	151,6	1,2	233,9	1,0	201,0
1,0	263,3	0,7	152,3	1,2	235,1	1,0	202,0
1,0	264,3	0,7	153,0	1,2	236,3	1,1	203,1
1,0	265,2	0,7	153,8	1,2	237,6	1,2	204,2
1,0	266,2	0,8	154,5	1,2	238,8	1,2	205,5
1,0	267,2	0,8	155,3	1,3	240,1	1,2	206,7
1,0	268,2	0,8	156,1	1,3	241,3	1,4	208,1
1,0	269,1	0,8	156,9	1,3	242,6	1,4	209,5
1,0	270,1	0,8	157,6	1,3	243,8	1,5	211,0
1,0	271,1	0,8	158,4	1,3	245,1	1,5	212,5
1,0	272,0	0,8	159,2	1,3	246,4	1,6	214,1
0,9	272,9	0,8	159,9	1,3	247,6	1,5	215,6
0,9	273,8	0,8	160,7	1,3	248,9	1,4	217,0
0,9	274,8	0,8	161,5	1,3	250,2	1,4	218,5

0,9	275,7	0,7	162,2	1,3	251,6	1,6	220,0
1,0	276,7	0,8	163,0	1,3	252,9	1,6	221,6
1,0	277,6	0,7	163,8	1,4	254,2	1,7	223,4
1,0	278,6	0,8	164,5	1,4	255,6	1,9	225,3
1,0	279,6	0,8	165,3	1,4	257,0	2,1	227,5
1,0	280,5	0,8	166,1	1,4	258,4	2,2	229,7
1,0	281,5	0,8	166,9	1,4	259,8	2,3	232,0
1,0	282,5	0,8	167,7	1,4	261,2	2,5	234,4
1,0	283,5	0,8	168,5	1,4	262,7	2,6	237,0
1,0	284,4	0,8	169,3	1,4	264,1	2,5	239,5
1,0	285,4	0,8	170,1	1,5	265,5	2,3	241,9
1,0	286,4	0,8	170,8	1,5	267,0	2,4	244,2
0,9	287,3	0,8	171,6	1,5	268,5	2,4	246,6
1,0	288,3	0,8	172,4	1,5	270,0	2,4	249,1
1,0	289,2	0,9	173,3	1,5	271,5	2,4	251,5
0,9	290,2	1,0	174,3	1,5	273,1	2,5	254,0
1,0	291,1	1,1	175,4	1,6	274,6	2,7	256,7
0,9	292,1	1,1	176,5	1,6	276,2	3,0	259,8
1,0	293,0	1,2	177,7	1,6	277,8	3,4	263,1
1,0	294,0	1,3	179,1	1,6	279,4	3,5	266,6
1,0	295,0	1,4	180,5	1,6	280,9	3,5	270,1
1,0	296,0	1,5	182,0	1,6	282,5	3,3	273,4
1,1	297,0	1,6	183,5	1,6	284,1	3,4	276,9
1,1	298,1	1,6	185,1	1,7	285,8	3,3	280,2
1,1	299,2	1,7	186,9	1,7	287,5	3,3	283,5
1,1	300,4	1,9	188,7	1,7	289,2	3,4	286,9
1,2	301,5	2,0	190,7	1,7	291,0	3,7	290,6
1,3	302,8	2,1	192,9	1,8	292,7	3,4	294,0
1,3	304,2	2,4	195,2	1,8	294,6	3,6	297,6
1,4	305,6	2,3	197,6	2,0	296,6	3,9	301,5
1,5	307,1	2,3	199,9	2,3	298,9	4,2	305,6
1,6	308,7	2,6	202,4	2,5	301,4	4,3	310,0
1,7	310,4	2,9	205,3	2,7	304,1	4,2	314,2
1,8	312,3	3,1	208,5	2,8	306,9	4,2	318,3
1,9	314,2	3,5	211,9	2,9	309,8	4,5	322,9
2,0	316,3	3,5	215,4	3,3	313,1	4,9	327,8
2,1	318,3	3,8	219,3	3,1	316,2	4,9	332,7
2,2	320,5	4,0	223,3	3,0	319,2	4,5	337,2
2,3	322,8	4,2	227,5	3,4	322,6	4,6	341,8
2,3	325,2	4,3	231,8	3,7	326,3	4,7	346,5
2,5	327,7	4,1	235,9	3,6	329,8	4,9	351,4
2,8	330,4	3,9	239,9	3,7	333,6	5,0	356,3
2,9	333,3	3,8	243,7	3,7	337,3	5,0	361,4
2,9	336,3	3,8	247,5	3,7	341,1	5,2	366,6
2,8	339,0	4,3	251,8	4,1	345,1	5,7	372,3
2,9	341,9	4,6	256,4	4,2	349,4	5,7	378,1
3,1	345,0	5,0	261,5	4,3	353,6	6,8	384,8
3,0	348,1	5,1	266,6	5,0	358,7	7,0	391,8
3,3	351,4	5,0	271,6	5,5	364,2	6,8	398,6
3,4	354,7			5,5	369,8	7,0	405,6
3,4	358,1	Mittaus loppunut, ennen kuin veden lämpötila oli 10 °C.		5,5	375,3	6,8	412,4

3,3	361,5
3,4	364,9
3,6	368,5
3,8	372,3
4,0	376,2
4,1	380,3
4,2	384,5
3,6	388,1
3,6	391,7
3,9	395,6
4,8	400,4
7,7	408,2
8,3	416,5
10,0	426,5



5,7	381,0
6,0	387,0
6,6	393,6



7,1	419,4
7,4	426,8
6,7	433,5
7,1	440,6
6,7	447,3
7,8	455,1

LIITE 2. SYKSYJAKSON VEDEN LÄMPÖTILA JA PÄIVÄASTESUMMA

25.10.-4.12.2009		7.11.-19.11.2010		21.11.-18.12.2011		18.11.-4.12.2013	
Lämpötila (°C)	Päiväastesumma (°d)	Lämpötila (°C)	Päiväastesumma (°d)	Lämpötila (°C)	Päiväastesumma (°d)	Lämpötila (°C)	Päiväastesumma (°d)
5,8	5,8	5,8	5,8	6,0	6,0	6,0	6,0
6,0	11,8	5,2	11,0	5,7	11,6	5,9	11,9
6,3	18,1	5,0	16,0	5,6	17,3	5,9	17,8
6,1	24,2	4,9	20,9	5,5	22,7	5,7	23,5
5,8	30,0	4,4	25,2	5,5	28,2	5,7	29,2
5,3	35,3	3,8	29,1	5,2	33,4	5,7	34,9
4,9	40,2	3,8	32,8	4,7	38,1	5,6	40,5
4,7	44,9	3,7	36,5	4,7	42,8	5,2	45,7
4,6	49,5	3,6	40,0	4,6	47,3	5,3	51,0
4,8	54,3	3,4	43,4	4,7	52,1	5,3	56,3
4,7	59,0	3,5	46,9	4,7	56,8	5,0	61,4
4,5	63,4	3,5	50,5	4,7	61,4	5,1	66,5
4,3	67,8	3,5	53,9	4,4	65,8	5,0	71,5
4,0	71,8	2,6	56,5	4,1	69,9	4,5	76,1
4,1	75,9	2,5	59,0	4,0	73,9	4,7	80,8
4,1	80,0			3,8	77,7	4,7	85,5
3,9	83,9			3,9	81,6	4,2	89,7
3,7	87,6			3,9	85,4	4,2	93,8
3,8	91,4			3,7	89,1	3,9	97,7
3,7	95,0			3,5	92,6	3,8	101,5
3,0	98,0			3,4	96,0	3,7	105,3
2,3	100,3			3,2	99,2	3,4	108,6
3,1	103,5			3,0	102,2	3,2	111,8
3,0	106,5			2,9	105,0	3,2	115,0
2,9	109,4			2,8	107,8	2,9	117,9
3,2	112,6			2,5	110,4	2,7	120,5
3,0	115,6			2,4	112,8	2,4	123,0
3,0	118,6			2,4	115,2	2,1	125,1
3,2	121,8			2,2	117,4	2,1	127,2
3,1	124,9			2,4	119,8	2,1	129,3
3,4	128,3			2,4	122,2		
3,2	131,5			2,3	124,5		
2,9	134,4			2,3	126,8		
3,3	137,7						
3,3	141,0						
3,3	144,3						
3,2	147,5						
3,2	150,7						
3,2	153,9						
2,6	156,5						
2,2	158,7						

LIITE 3. TALVIJAKSON VEDEN LÄMPÖTILA JA PÄIVÄASTESUMMA

5.12.2009-25.4.2010		20.11.2010-23.4.2011		19.12.2011-5.5.2012		5.12.2013-7.4.2014	
Lämpötila (°C)	Päiväastesumma (°d)	Lämpötila (°C)	Päiväastesumma (°d)	Lämpötila (°C)	Päiväastesumma (°d)	Lämpötila (°C)	Päiväastesumma (°d)
1,9	1,9	2,0	2,0	1,9	1,9	1,8	1,8
2,0	3,9	1,5	3,5	1,7	3,6	1,6	3,4
2,1	6,0	2,2	5,7	1,8	5,4	1,2	4,6
2,1	8,1	2,2	7,9	1,9	7,4	1,0	5,7
2,1	10,2	1,2	9,1	2,0	9,4	0,9	6,6
1,7	11,9	0,6	9,7	1,9	11,2	0,9	7,5
1,6	13,5	0,4	10,1	1,8	13,0	0,9	8,4
1,8	15,3	0,6	10,7	1,8	14,9	0,9	9,3
1,6	16,9	0,6	11,3	1,8	16,6	0,9	10,2
1,5	18,3	0,7	12,1	1,7	18,3	0,8	11,0
1,5	19,8	0,8	12,9	1,4	19,7	0,9	11,8
1,5	21,3	0,8	13,7	1,3	21,0	0,8	12,6
1,5	22,8	0,9	14,6	1,4	22,4	0,8	13,4
1,4	24,2	0,9	15,4	1,4	23,8	0,9	14,3
1,4	25,6	0,9	16,3	1,1	24,8	0,8	15,1
1,4	26,9	0,9	17,2	0,7	25,6	0,7	15,8
1,4	28,3	0,9	18,1	0,6	26,2	0,6	16,4
1,4	29,7	0,9	19,0	0,6	26,8	0,7	17,1
1,3	30,9	0,9	19,9	0,6	27,4	0,8	17,9
1,4	32,3	0,9	20,8	0,7	28,2	0,9	18,7
1,4	33,7	0,9	21,7	0,9	29,1	1,0	19,8
1,2	34,9	0,9	22,6	1,0	30,1	1,1	20,8
1,3	36,2	0,9	23,5	1,0	31,1	1,1	21,9
1,3	37,5	0,9	24,4	1,0	32,1	1,2	23,1
1,3	38,8	0,9	25,3	1,0	33,1	1,3	24,4
1,3	40,1	0,9	26,2	1,0	34,1	1,3	25,7
1,3	41,5	0,9	27,0	1,0	35,2	1,1	26,8
1,3	42,8	0,9	27,9	1,0	36,2	1,2	28,0
1,3	44,1	0,9	28,8	1,0	37,2	1,1	29,1
1,3	45,4	0,9	29,6	1,0	38,3	0,9	30,0
1,3	46,7	0,9	30,5	1,1	39,3	0,8	30,8
1,3	47,9	0,9	31,4	1,1	40,4	0,9	31,7
1,3	49,2	0,9	32,2	1,1	41,4	0,9	32,6
1,2	50,4	0,9	33,1	1,1	42,5	0,9	33,5
1,2	51,7	0,9	34,0	1,1	43,6	0,9	34,4
1,2	52,9	0,9	34,8	1,1	44,6	1,0	35,4
1,2	54,1	0,8	35,7	1,1	45,7	0,8	36,2
1,2	55,4	0,8	36,5	1,1	46,8	0,5	36,7
1,2	56,6	0,8	37,4	1,1	47,9	0,4	37,2
1,2	57,8	0,8	38,2	1,1	49,0	0,4	37,6

1,2	59,0	0,8	39,1	1,1	50,0	0,4	38,0
1,2	60,2	0,8	39,9	1,1	51,1	0,4	38,4
1,2	61,4	0,9	40,8	1,1	52,2	0,4	38,8
1,2	62,6	0,8	41,6	1,1	53,3	0,5	39,3
1,2	63,8	0,8	42,4	1,1	54,4	0,5	39,8
1,1	65,0	0,8	43,2	1,1	55,5	0,5	40,2
1,2	66,1	0,8	44,0	1,1	56,6	0,5	40,7
1,2	67,3	0,8	44,9	1,1	57,8	0,5	41,2
1,2	68,4	0,8	45,7	1,1	58,9	0,5	41,7
1,2	69,6	0,8	46,5	1,1	60,0	0,5	42,3
1,1	70,7	0,8	47,3	1,1	61,1	0,5	42,8
1,1	71,8	0,8	48,1	1,1	62,2	0,5	43,3
1,1	72,9	0,8	48,9	1,1	63,3	0,5	43,8
1,0	74,0	0,8	49,7	1,1	64,5	0,5	44,3
1,0	75,0	0,8	50,5	1,1	65,6	0,5	44,9
1,1	76,1	0,8	51,3	1,1	66,7	0,5	45,4
1,1	77,1	0,8	52,1	1,1	67,8	0,5	45,9
1,0	78,2	0,8	53,0	1,1	69,0	0,6	46,5
1,0	79,2	0,8	53,8	1,1	70,1	0,6	47,1
1,0	80,2	0,8	54,6	1,1	71,2	0,5	47,6
1,1	81,2	0,8	55,4	1,1	72,3	0,6	48,2
1,0	82,3	0,8	56,2	1,1	73,5	0,6	48,8
1,1	83,4	0,8	57,0	1,1	74,6	0,6	49,4
1,0	84,4	0,8	57,8	1,1	75,7	0,6	50,0
1,1	85,5	0,8	58,6	1,1	76,9	0,6	50,6
1,1	86,5	0,8	59,4	1,1	78,0	0,6	51,2
1,1	87,6	0,8	60,2	1,1	79,1	0,6	51,8
1,0	88,6	0,8	61,0	1,1	80,2	0,6	52,4
1,0	89,7	0,8	61,8	1,1	81,3	0,6	53,0
1,0	90,7	0,8	62,6	1,1	82,4	0,6	53,6
1,0	91,7	0,8	63,3	1,1	83,6	0,6	54,2
1,0	92,7	0,8	64,1	1,1	84,7	0,6	54,9
1,0	93,7	0,8	64,9	1,1	85,8	0,6	55,5
1,0	94,7	0,8	65,7	1,1	87,0	0,6	56,1
1,0	95,7	0,8	66,5	1,1	88,1	0,6	56,8
1,0	96,8	0,8	67,3	1,1	89,3	0,6	57,4
1,0	97,8	0,8	68,1	1,2	90,4	0,7	58,1
1,0	98,8	0,8	68,9	1,2	91,6	0,6	58,7
0,9	99,7	0,8	69,6	1,2	92,8	0,7	59,4
1,0	100,7	0,8	70,4	1,2	93,9	0,7	60,0
1,0	101,7	0,8	71,2	1,2	95,1	0,7	60,7
1,0	102,7	0,8	72,0	1,2	96,3	0,7	61,4
1,0	103,6	0,8	72,7	1,2	97,5	0,7	62,2
1,0	104,6	0,8	73,5	1,2	98,7	0,8	62,9
1,0	105,6	0,8	74,3	1,2	99,8	0,8	63,7
1,0	106,6	0,8	75,1	1,2	101,0	0,8	64,5
1,0	107,6	0,8	75,8	1,2	102,2	0,9	65,4

1,0	108,5	0,8	76,6	1,2	103,4	0,9	66,3
1,0	109,5	0,8	77,3	1,2	104,6	0,9	67,2
1,0	110,5	0,8	78,1	1,2	105,8	0,9	68,0
1,0	111,4	0,8	78,9	1,2	107,1	0,9	68,9
1,0	112,4	0,8	79,6	1,2	108,3	0,9	69,8
1,0	113,4	0,8	80,4	1,2	109,5	0,9	70,7
0,9	114,2	0,8	81,1	1,2	110,7	1,0	71,7
0,9	115,2	0,8	81,9	1,2	112,0	1,0	72,7
0,9	116,1	0,8	82,7	1,3	113,2	1,1	73,8
0,9	117,0	0,8	83,4	1,3	114,5	1,2	74,9
1,0	118,0	0,8	84,2	1,3	115,7	1,2	76,2
1,0	119,0	0,8	85,0	1,3	117,0	1,2	77,4
1,0	119,9	0,8	85,7	1,3	118,3	1,4	78,8
1,0	120,9	0,8	86,5	1,3	119,5	1,4	80,3
1,0	121,9	0,8	87,2	1,3	120,8	1,5	81,7
1,0	122,9	0,8	88,0	1,3	122,1	1,5	83,3
1,0	123,8	0,7	88,7	1,3	123,4	1,6	84,8
1,0	124,8	0,7	89,5	1,3	124,7	1,5	86,3
1,0	125,8	0,7	90,2	1,3	126,1	1,4	87,7
1,0	126,7	0,8	91,0	1,4	127,4	1,4	89,2
1,0	127,7	0,8	91,8	1,4	128,8	1,6	90,8
0,9	128,6	0,8	92,5	1,4	130,2	1,6	92,4
1,0	129,6	0,7	93,3	1,4	131,6	1,7	94,1
1,0	130,5	0,7	94,0	1,4	133,0	1,9	96,0
0,9	131,5	0,7	94,7	1,4	134,4	2,1	98,2
1,0	132,4	0,8	95,5	1,4	135,8	2,2	100,4
0,9	133,4	0,8	96,3	1,4	137,3	2,3	102,7
1,0	134,3	0,8	97,0	1,5	138,7	2,5	105,1
1,0	135,3	0,8	97,8	1,5	140,2	2,6	107,7
1,0	136,3	0,8	98,6	1,5	141,7	2,5	110,2
1,0	137,3	0,8	99,3	1,5	143,2	2,3	112,6
1,1	138,4	0,8	100,1	1,5	144,7	2,4	114,9
1,1	139,4	0,8	100,9	1,5	146,2	2,4	117,3
1,1	140,5	0,8	101,7	1,6	147,8	2,4	119,8
1,1	141,7	0,8	102,4	1,6	149,4	2,4	122,2
1,2	142,9	0,7	103,2	1,6	150,9	2,5	124,7
1,3	144,2	0,8	104,0	1,6	152,5	2,7	127,5
1,3	145,5	0,7	104,7	1,6	154,1		
1,4	146,9	0,8	105,5	1,6	155,7		
1,5	148,4	0,8	106,3	1,6	157,3		
1,6	150,0	0,8	107,1	1,7	159,0		
1,7	151,8	0,8	107,9	1,7	160,7		
1,8	153,6	0,8	108,6	1,7	162,4		
1,9	155,5	0,8	109,4	1,7	164,1		
2,0	157,6	0,8	110,2	1,8	165,9		
2,1	159,6	0,8	111,0	1,8	167,8		
2,2	161,8	0,8	111,8	2,0	169,7		

2,3	164,2	0,8	112,5	2,3	172,0
2,3	166,5	0,8	113,3	2,5	174,5
2,5	169,0	0,9	114,2	2,7	177,2
2,8	171,8	1,0	115,2	2,8	180,1
2,9	174,7	1,1	116,3	2,9	183,0
2,9	177,6	1,1	117,4		
2,8	180,3	1,2	118,7		
2,9	183,2	1,3	120,0		
		1,4	121,4		
		1,5	122,9		
		1,6	124,5		
		1,6	126,1		
		1,7	127,8		
		1,9	129,7		
		2,0	131,7		
		2,1	133,8		
		2,4	136,2		
		2,3	138,5		
		2,3	140,8		
		2,6	143,4		
		2,9	146,3		

LIITE 4. KEVÄTJAKSON VEDEN LÄMPÖTILA JA PÄIVÄASTESUMMA

20.4.-14.5.2010		24.4.-9.5.2011		6.5.-23.5.2012		8.4.-17.5.2014		15.4.-19.5.2016	
Lämpötila (°C)	Päiväaste-summa (°d)	Lämpötila (°C)	Päiväaste-summa (°d)	Lämpötila (°C)	Päiväaste-summa (°d)	Lämpötila (°C)	Päiväaste-summa (°d)	Lämpötila (°C)	Päiväaste-summa (°d)
3,1	3,1	3,1	3,1	3,3	3,3	3,0	3,0	3,1	3,1
3,0	6,2	3,5	6,6	3,1	6,3	3,4	6,4	3,4	6,5
3,3	9,5	3,5	10,1	3,0	9,4	3,5	9,8	3,4	10,0
3,4	12,9	3,8	13,9	3,4	12,7	3,5	13,4	3,2	13,1
3,4	16,3	4,0	18,0	3,7	16,4	3,3	16,7	3,1	16,2
3,3	19,6	4,2	22,2	3,6	20,0	3,4	20,2	3,1	19,4
3,4	23,0	4,3	26,5	3,7	23,7	3,3	23,4	3,2	22,6
3,6	26,6	4,1	30,6	3,7	27,5	3,3	26,7	3,3	25,9
3,8	30,4	3,9	34,6	3,7	31,2	3,4	30,1	3,5	29,5
4,0	34,3	3,8	38,3	4,1	35,3	3,7	33,8	3,9	33,4
4,1	38,4	3,8	42,1	4,2	39,5	3,4	37,2	3,9	37,3
4,2	42,6	4,3	46,5	4,3	43,8	3,6	40,9	3,8	41,1
3,6	46,2	4,6	51,1	5,0	48,9	3,9	44,7	3,6	44,7
3,6	49,8	5,0	56,2	5,5	54,4	4,2	48,9	3,6	48,3
3,9	53,7	5,1	61,3	5,5	59,9	4,3	53,2	3,6	51,9
4,8	58,5	5,0	66,3	5,5	65,4	4,2	57,4	3,8	55,7
7,7	66,3	Mittaus loppunut, ennen kuin veden lämpötila oli 10 °C.		5,7	71,1	4,2	61,6	4,2	59,9
8,3	74,6			6,0	77,2	4,5	66,1	4,3	64,2
10,0	84,6			6,6	83,8	4,9	71,0	4,4	68,7
						4,9	76,0	4,7	73,4
						4,5	80,5	4,8	78,2
						4,6	85,1	5,1	83,3
						4,7	89,8	5,1	88,4
						4,9	94,6	5,3	93,7
						5,0	99,6	5,4	99,1
						5,0	104,7	6,5	105,6
						5,2	109,9	6,2	111,9
						5,7	115,6	6,8	118,7
						5,7	121,3	7,4	126,0
						6,8	128,1	7,8	133,8
						7,0	135,1	8,3	142,1
						6,8	141,9	9,6	151,6
						7,0	148,9	9,4	161,0
						6,8	155,6	8,8	169,8
						7,1	162,7	9,4	179,2
						7,4	170,1		
						6,7	176,7		
						7,1	183,8		
						6,7	190,5		
						7,8	198,4		