

**Pro gradu -tutkielma**

Muikun (*Coregonus albula*) munakeräinmenetelmän  
soveltuvuus munatiheyden ja munien tiheysjakauman  
selvittämiseen Etelä-Konnevedellä

**Markus Tuloisela**



**Jyväskylän yliopisto**

Bio- ja ympäristötieteiden laitos

Akvaattiset tieteet

21.05.2022

JYVÄSKYLÄN YLIOPISTO, Matemaattis-luonnontieteellinen tiedekunta

Bio- ja ympäristötieteiden laitos

Akvaattiset tieteet

Tuloisela, M.: Muikun (*Coregonus albula*)  
munakeräinmenetelmän soveltuvuus munatiheyden ja  
munien tiheysjakauman selvittämiseen Etelä-  
Konnevedellä

Pro gradu -tutkielma: 29 s.

Työn ohjaajat: Prof. Juha Karjalainen ja Dos. Timo Marjomäki

Tarkastajat: Prof. Leena Lindström ja FT Anssi Karvonen

Toukokuu 2022

---

Hakusanat: munakeräin, hedelmöitysaste, paikallinen levinneisyys, kutupaikka,  
muikku

Muikun mätimunien kutu- ja hautomispaikkoja boreaalisissa järvissä ei tarkasti tunneta. Uusi munakeräin kehitettiin vuonna 2018 ja sitä testattiin ensimmäistä kertaa laajemmin syksyllä 2019. Tutkimuksessa kysyttiin ensimmäisenä että, onko syvyydellä vaikutusta munatiheyteen ja hedelmöitysasteeseen. Tutkimuksessa toisena kysyttiin että, onko paikalla vaikutusta munatiheyteen ja hedelmöitysasteeseen. Munakeräinmenetelmän toimivuutta, muikun lisääntymistä ja sen onnistumista mitattiin tämän uuden munakeräinmenetelmän avulla. Ennen muikun kutua 500 munakeräintä asetettiin viiteen eri syvyysvyöhykkeeseen 20:ssä eri paikassa loka-marraskuussa 2019 Etelä-Konnevedellä. Hedelmöittyneitä munia löytyi 18:lta näytteenottoaikalta. Keskimunatiheys oli 74 (SD ± 112) munaa m<sup>-2</sup> ja keskihedelmöitysaste oli 85 % (SD = 24, n = 266). Hedelmöitysprosentti oli kauttaaltaan korkea. Syvyyksien suhteen ei ollut eroja hedelmöitysasteissa, mutta paikkojen välillä oli eroja. Munatiheyksissä erot olivat suuria (nollasta satoihin munaa m<sup>-2</sup>). Munamäärä vaihteli syvyyden suhteen. Eniten munia oli syvyyksissä 3–12 m, matalammalle ja syvemmälle mentäessä munamäärä laski. Munatiheydessä oli eroja näytteenottoaikkojen ja syvyysvyöhykkeiden välillä. Sijainti järven itäpuolella ja alueen korkea keskisyvyys selittivät korkean munatiheyden. Lahdenperukoilta ja syvänteisiin rajoittuvilta rinteiltä löytyivät suurimmat

munatiheydet. Pohjoisempana ja idempänä syvänteisiin rajoittuvilla selkävesien rannoilla munatiheydet olivat pieniä. Selkävesillä ja saarien ympäristössä munatiheydet olivat syvemmillä vyöhykkeillä, kun taas lahdissa ja syvänteisiin rajoittuvilla rinteillä munatiheydet olivat matalammilla vyöhykkeillä.

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

Tuloisela, M.: Applicability of egg sampler in  
estimating vendace (*Coregonus albula*) egg density and  
distribution in Lake Southern Konnevesi  
MSc thesis: 29 p.  
Supervisors: Prof. Juha Karjalainen, Dos. Timo Marjomäki  
Inspectors: Prof. Leena Lindström, PhD Anssi Karvonen  
May 2022

---

Keywords: egg sampler, fertilization rate, spatial distribution, spawning location,  
vendace

Exact vendace spawning and egg incubation locations are unknown in the boreal lakes. New egg sampler method was invented in 2018 and it have been tested first time more widely in autumn 2019. In this thesis firstly it was asked that does depth affect egg density and fertilization rate. Secondly it was asked does place affect egg density and fertilization rate. Sampler efficiency, vendace spawning-, and spawning success was measured via a new sampler method. Before vendace spawning 500 egg samplers were installed in the five depth zones in the 20 sampling plots in autumn 2019 in Southern Konnevesi. Fertilized eggs were found in 18 plots out of 20 plots. The mean density of eggs was 74 (SD  $\pm$  112) eggs m<sup>-2</sup> and the mean fertilization rate 85 % (SD = 24, n = 266). The fertilization rate was quite high overall (zero to hundreds of eggs m<sup>-2</sup>). Fertilization rates in depth zones did not vary, but between places fertilization rate varied. Differences in egg densities varied from zero to hundred. Egg density varied by depth zone and mostly eggs were in 3-12 meters. To shallower and deeper egg density gradually declined. Location on east side of the lake and areas with high mean depth explained high egg densities. Bay areas and slope areas had mostly higher egg densities. Pelagic egg densities were reasonably lower to the north and west side of the lake slope areas. Egg densities were on deeper depth zones in pelagic and isle areas whereas in bay and slope areas egg densities were high in shallower water.

## **SISÄLLYSLUETTELO**

<b>1 JOHDANTO .....</b>	<b>1</b>
<b>2. AINEISTO JA MENETELMÄT .....</b>	<b>3</b>
2.1 Tutkimuspaikka .....	3
2.2 Tutkimusaineiston keruu.....	3
2.2.1 Keräimien valmistus.....	3
2.2.2 Keräinten sijoittaminen .....	4
2.3 Näytteiden käsittely .....	7
2.4 Tilastolliset menetelmät .....	8
<b>3 TULOKSET .....</b>	<b>9</b>
3.1 Keskimääräinen munatiheys ja hedelmöityssaste .....	9
3.2 Syvyyden ja paikan vaikutus munatiheyteen .....	9
3.3 Syvyyden ja paikan vaikutus hedelmöityssasteeseen.....	12
<b>4 TULOSTEN TARKASTELU .....</b>	<b>14</b>
4.1 Syvyyden ja paikan vaikutus munatiheyteen ja hedelmöityssasteeseen .....	14
4.2 Munakeräimen soveltuvuus.....	17
4.3 Virhelähteitä ja lisätutkimuksen tarve.....	17
4.4 Päätelmät.....	18
<b>KIITOKSET.....</b>	<b>19</b>
<b>KIRJALLISUUS.....</b>	<b>19</b>

## SANASTO JA LYHENTEET

### SANASTO

<b>Kutupari</b>	Muikkunaaras ja -koiras
<b>Jata</b>	Viidestä munakeräimestä koostuva joukko, jossa jonossa viiden metrin välein on kiinnitettynä munakeräin yhteen jataan.
<b>Heteroskedastinen</b>	Sarjassa varianssi ei ole vakioinen, tutkittavan perusjoukon keskiarvojen havainnot poikkeavat toisistaan tilastollisesti merkitsevästi normaalijakaumasta
<b>Vesipatsas</b>	Pystysuunnassa yhtäjaksoista vesistön pinnasta pohjasedimenttiin ulottuvaa vesimassaa
<b>Spatiaalinen</b>	Tilaa, sijaintia tai välimatkaa koskeva määre

# 1 JOHDANTO

Muikun (*Coregonus albula*) elinkierron eri vaiheista tarvitaan uutta tietoa. Monien pienten parvikalojen tavoista jatkaa sukua on tietoa niukasti tai ei ollenkaan. Lisääntymisstrategiat vaihtelevat kalalajeittain ja kalalajien lisääntymisen mukaan (Chambers 1997). Tietyt parvikalalajit kutevat isoja määriä laajalle levittäytyviä hedelmöittyneitä munia ilman huolehtimista. Näihin kaloihin lukeutuu muikku. Toiset kalalajit huolehtivat jälkeläisistään ja saavat niitä paljon vähemmän. Monilla makean veden kalalajeilla hedelmöitettyt mätimunat laskeutuvat pohjalle ja hautoutuvat pohjasedimentissä kuoriutumiseen asti (Balon 1975). Näillä lajeilla pohjasedimentin olot voivat vaikuttaa hautoutuvien munien selviytymiseen ja viime kädessä tulevan vuosiluokan menestymiseen (Freeberg ym. 1999). Tieto hedelmöittyneiden munien hautoutumispaikoista auttaa uhanalaisten tai ammattikalastuksessa hyödynnettävien kalalajien ekologisen suojelun kohdentamisessa ja mahdollisesti habitaattien ennallistamisessa (Paufve ym. 2019). Tätä asiaa on tärkeää tutkia, koska puutteellinen tieto munien esiintymispaikoista ja jakautumisesta eri alueille voi antaa virheellisen kuvan kutulueiden sijainnista (Mackenzie ym. 2002, Royle & Dorazio 2008). Tähän oli kehitettävä uusi menetelmä, jotta voidaan tuottaa luotettavaa tietoa.

Siiansukuisten kalalajien munaesiintyvyyksiä oli aiemmin tutkittu kutualueiden sijainnin (Amidon ym. 2019), kutuajan (Irvine ym. 2017), munatiheyden ja munatiheysjakauman (Zuromska 1982, Viljanen 1988, Ventligen-Schwank & Müller 1991, Müller 1992) selittämiseksi. Mätimunat hautoutuivat kutualueiden hiekka- ja sorapohjilla koko talvikauden (Marjomäki 2003). Karjalaisen & Marjomäen (2018) tutkimuksen mukaan muikun kutu on vahvinta lokakuun lopussa tai marraskuun alussa yöaikaan. Muikun kutu ajoittuu veden lämpötilan laskiessa 5-8 asteeseen koko vesipatsaasta. Muikkunaaras ja -koiras muodostavat kutupareja lisääntymisaktin aikana (Karjalainen & Marjomäki 2018). Muikku laskee munat pohjalta veden pintaa kohden tapahtuvan kudun aikana ja hedelmöityksen jälkeen

munat leijailevat laajalle alueelle kohti pohjaa (Karjalainen & Marjomäki 2018). Etelä-Konneveden muikun tiedetään laskevan keskimäärin n. 20 mätimunaa kerralla yhden pystysuuntaisen kutunousunsa aikana ja siten muikkunaaras voi mahdollisesti paritella koko lisääntymisjaksonsa aikana jopa 100 kertaa (Karjalainen & Marjomäki 2018). Aiemmin tutkimuksissa on haluttu selvittää se, miten laajalle naarasmuikku laskee munansa (Heikkilä ym. 2006, Karjalainen & Marjomäki 2018, Karjalainen ym. 2019). Tämän tiedon perusteella syksyn 2019 kutua varten valmistettiin 500 kpl uusia, paranneltuja munakeräimiä, joissa oli irroitettava mädinkeräinpussi. Keräinkorit sijoitettiin lokakuun lopulla Etelä-Konnevedelle 20 lisääntymisalueelle, joista tutkimusryhmällä oli kerättyä yli 20 vuoden poikastiheysaikasarjat (Karjalainen ym. 2019). Menetelmän toimivuutta mitattiin vertaamalla munatiheyksiä ja hedelmöittyneiden munien osuutta kaikista kutupohjille laskeutuneista munista (Karjalainen ym. 2021). Munatiheyksistä laskettiin myös spatiaalijakauma ja mätimunien hedelmöitys- ja kehitysaste (Urpanen ym. 2009, Karjalainen ym. 2021). Tämä on erittäin tärkeä lisätieto ennakoitaessa tulevaa kalastettavaa kantaa ja arvioitaessa elinkierron eri vaiheiden kuolleisuutta (Zuromska 1982, Viljanen 1988, Ventligen-Schwank & Müller 1991, Müller 1992, Urpanen ym. 2005, Heikkilä ym. 2006, Urpanen ym. 2009, 2011, Karjalainen ym. 2016, Karjalainen & Marjomäki 2018, Karjalainen ym. 2019, Karjalainen ym. 2021)

Tutkimuksen tavoitteena oli testata uutta mätimunakeräintä kenttäoloissa muikun mätitiheyksien ja hedelmöittyneiden mätijyvien osuuden arvioimiseksi. Samalla tavoitteena oli tutkia muikun mätimunien esiintymistä Etelä-Konnevedellä ja selvittää koko järven alueella eri syvyyksien ja paikkojen välisiä eroja muikun kutemisessa. Tässä tutkimuksessa lähestyttiin tutkittavaa aihetta kokeellisen kenttätyön kautta. Halusin tutkielmassani selvittää sen, onko munakeräinmenetelmä tehokas kuvaamaan pohjalle laskeutuneiden mätijyvien määrää ja verrata sitä aiemmin käytettyihin menetelmiin. Ensimmäisenä tutkimuskysymyksenä oli se, että onko syvyydellä vaikutusta munatiheyteen ja hedelmöitysasteeseen. Heikkilän (2006) tutkimuksen mukaan kutevien



muikkuyksilöiden määrät vaihtelivat 1,5–13,5 metrin välissä (keskimäärin 7 metrin syvyydessä kutuaikaan). Toisena tutkimuskysymyksenä oli se, että onko kutupaikalla vaikutusta munatiheyteen ja hedelmöitystasoon. Tässä tutkimuksessa munien levinneisyyttä haluttiin mitata myös suhteessa kutupaikkaan, koska muikkujen arveltiin kutevan laajalle alueelle ja monta kertaa.

## 2. AINEISTO JA MENETELMÄT

### 2.1 Tutkimuspaikka

Tutkimuspaikkana toimi Etelä-Konnevesi (14.711.1.001, koordinaatit (N 62°36′26.732 E 26°33′8.659)), joka on tärkeimpiä suomalaisia ammattikalastusjärviä muikun osalta. Järvi on n. 12 000 hehtaaria pinta-alaltaan. Järven suurin syvyys on 56 metriä ja keskisyvyys on 12,5 metriä. Konneveden kokonaisfosforipitoisuus on  $4,7 \mu\text{g}^{-1} \text{ l}^{-1}$  ja veden väriluku  $25 \text{ mg Pt l}^{-1}$  (lähde: Savo-Karjalan Vesiensuojeluyhdistys). Järvi on karu, syvä ja jyrkkärantainen ja monesti hyvin pirstoutunut rantaviivaltaan.

### 2.2 Tutkimusaineiston keruu

#### 2.2.1 Keräimien valmistus

Munakeräinkehän halkaisija oli 28 cm ja kokonaispinta-ala oli  $615,7 \text{ cm}^2$  (Kuva 1). Munakeräinpussin kartion pituus oli n. 50 cm marjasiivilän yläreunasta kartion kärkeen. Keräinpussin silmäkoko  $0,20 \text{ mm}$ . Kivi asetettiin kankaan pohjalle painoksi ja kiinnitettiin nippusiteellä kangaspussissa kiven ala- ja yläpuolelta, jotta kivi ei pääse liikkumaan (Kuva 1). Nippusiteiden tarkoituksena oli estää munien läpäisy keräinpussin pohjalta. Vuoden 2019 syksyn munakeräin menetelmän keräinsiiviläkannen yläosaan kiinnitettiin paksu pultti kahdella  $20 \text{ cm}$  nippusiteellä tasapainoittamaan keräimen järvestä ylösnostoa ja laskemista (Kuva 1).

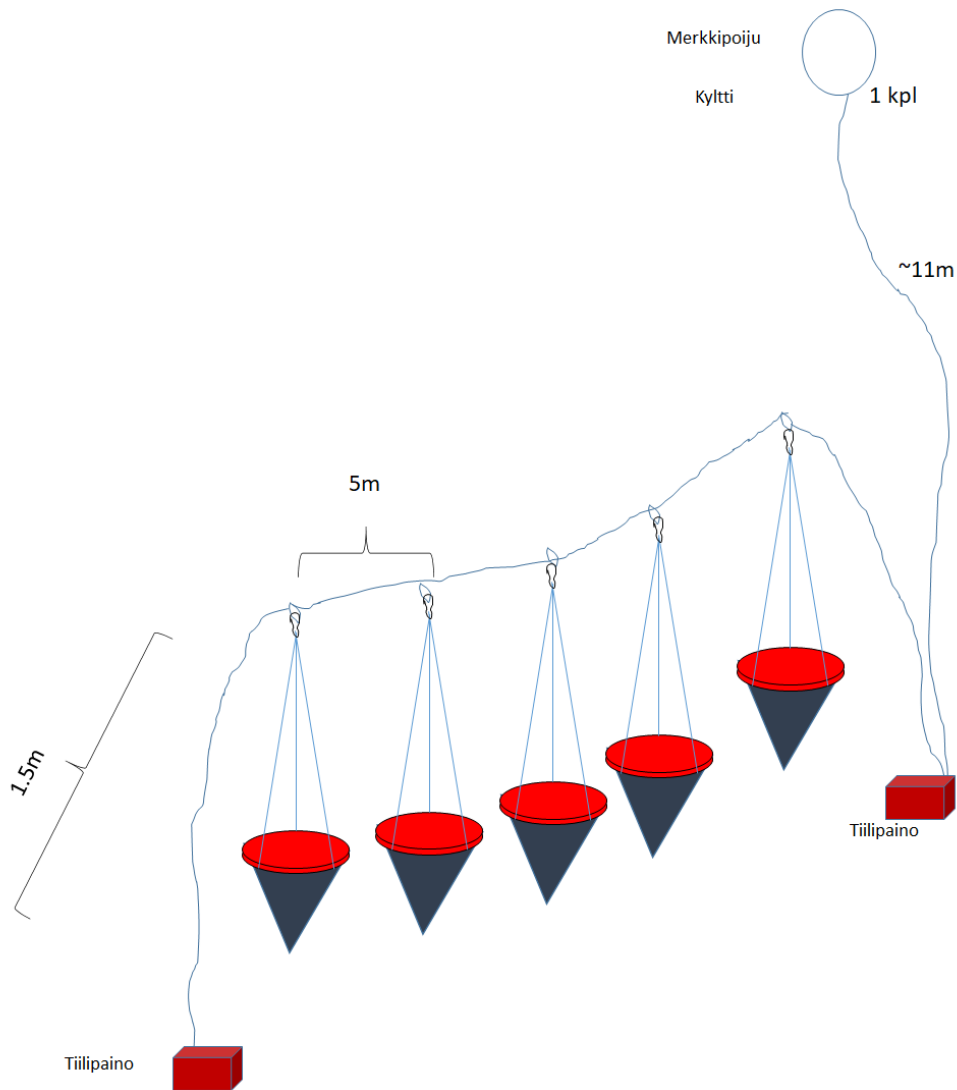
### 2.2.2 Keräinten sijoittaminen

Yhdessä jadassa oli normaalisti 5 keräintä (Kuva 2). Viisi kappaletta munakeräimiä laitettiin kiinni uppoavaan naruun, johon tehtiin palohakaa varten lenkkisolmu.



Kuva 1. Munakeräinprototyyppi, jota käytettiin syksyn 2019 munien keräämisessä ja tässä tutkielmassa.

Ensimmäisenä kiinnitettiin tiileen 40 cm pitkä paksu nippuside. Upoavaan naruun tehtiin lenkkisolmu, joka pujotettiin tiilessä olevaan nippusiteeseen ja nippuside suljettiin. Tiili pudotettiin haluttuun syvyysvyöhykkeeseen. Tiilen osuessa pohjaan tehtiin ensimmäinen lenkkisolmu. Ensimmäisenä palohakanen liitettiin jatanaruun. Munakeräin leijaili melko rivakasti vedessä asettuen painojensa avulla pohjasedimentin pinnalle (Kuva 2).

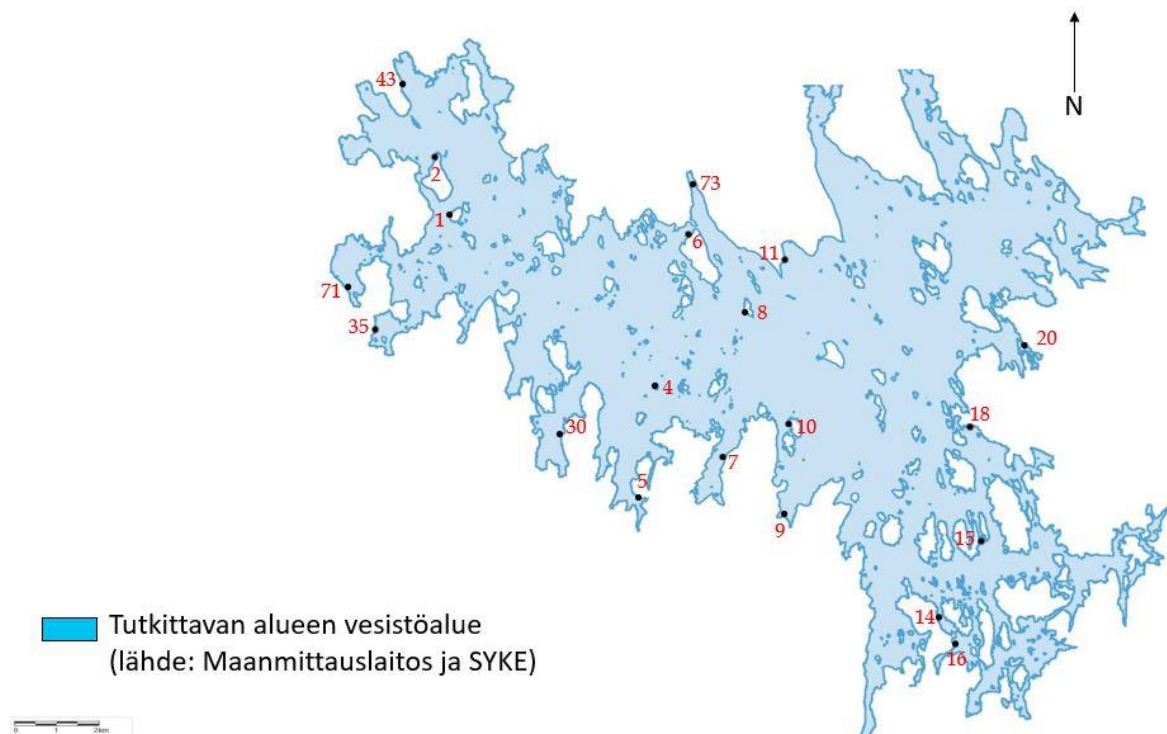


Kuva 2. Syksyn 2019 munakeräinjalan malli. Kyseinen kuva on hahmoteltu "9–12 metrin syvyyssvyöhykkeen mukaisesti" (Kuha, Karjalainen, Marjomäki, 2018 julkaisematon).

Munakeräimien nosto tapahtui hetkenä, jolloin kutu oli veden lämpötilan ja verkkokutupyynnin perusteella pääosin jo päättynyt. Munakeräimien nosto tapahtui 8.-14.11.2019 ja veden lämpötila oli keskimäärin 3,1 °C nostohetkellä. Munakeräinnäytteet laitettiin erillisiin muovipusseihin, jotka merkattiin syvyyssvyöhykkeen ja koalanumeron mukaan ja pussit suljettiin. Muovipussit numeroitiin koalanumeroittain, jotta ne eivät menneet kenttäolosuhteissa sekaisin muiden näytteiden kanssa. Palohaka helpotti munakeräinten kiinnittämistä ja pois ottamista. Jatanarut kerättiin isoille kelarullille. Munakeräimien yläosat kerättiin

lihalaatikoihin jatkokäyttöä varten. Näytteet säilytettiin styroksiastiassa 2–4 tuntia ennen kalalaboratorioon saapumista.

Lokakuussa 2019 kaksi viikkoa ennen varsinaista kutuaikaa, munakeräimet laitettiin satunnaisotantamenetelmän mukaisesti potentiaalisille kutualueille (Kuva 3). 500 munakeräintä keräsi järvestä passiivisesti näytteitä 23–30 päivää (14. lokakuuta alkaen munakeräimet laskettiin ja viimeiset munakeräimet haettiin pois 14. marraskuuta). Aineisto koostui siis 20 satunnaisesti poimitusta näytteenottopaikasta. Näytteenottopaikoista 15 valittiin aikaisemmissa poikasnäytteenottotutkimuksissa valittujen paikkojen perusteella satunnaisesti (Karjalainen ym. 2019). Viisi tavallista näytteenottopaikkaa (3, 12, 13, 17, 19) vaihdettiin laajennettuihin näytteenottopaikkoihin (30, 35, 43, 71, 73), jotka näkyvät punaisina numeroina Kuvassa 3. Matalimmalle ja syvimmälle vyöhykkeelle tuli keräimiä 14 ruutuun ja keskisyvyyksille kaikkiin 20. Kotilahteen (paikka 11) tuli kaksi sarjaa jatoja, mutta syvimpään paikkaan tuli vain yksi jata.



Kuva 3. Etelä-Konneveden munakeräinpaikat merkittynä karttaan 2019. Kartan mittakaava on 1:60427.

Syvyysvyöhykkeet oli jaoteltu edellisten tutkimusten perusteella, joita Etelä-Konnevedellä muikun koekalastuksissa oli saatu muikkujen syvyysjakaumasta (Heikkilä ym. 2006). Aiempien tutkimusten mukaan muikkunaaraat ja -koiraat esiintyivät tyypillisimmin hyvin tasaisesti 1,5–13,5 metrin syvyydessä, mutta keskiarvollisesti 7 metrissä (Heikkilä ym. 2006). Jokaiselle paikalle laitettiin 4–9 munakeräinjataa, jotka asennettiin 4–5 syvyysvyöhykkeeseen; 0–3 m, 3–6 m, 6–9 m, 9–12 m, 12–15 m. Kahdeksassa näytteenotto paikassa ei ollut >12 m metrin syviä paikkoja.

Syksy 2019 oli kylmä ja Konnevesi alkoi jäätymään kesken näytteenoton marraskuun alkuneljänneksellä. Paikassa 20 jää oli ehtinyt peittämään lahden perukan siten, että emme saaneet 5 näytteenottojataa ylös nostettua. Kolme jataa katosi jäämällä pohjaan, koska merkkipoiju oli irronnut aallokossa. Jatoja nostettaessa huomattiin, että jokaisesta jatarivistä 1–3 munakeräintä oli kaatunut tai osittain mennyt kumoon joko nostossa tai laskussa. Nämä keräimet jätettiin pois datasta aineiston käsittelyvaiheessa. Jatojen ja munakeräimien lopullinen määrä oli yhteensä 92 jataa ja 441 keräintä. Kokeessa hävisi 3 % munakeräimistä, 4 % jäi jäiden alle ja 4.2 %:a keräimistä ei otettu huomioon (kaatumisen tai huonosti asettamisen vuoksi), eli yhteensä 11.2 % munakeräimien tuloksista jäi saamatta. Munien laskenta tehtiin laboratoriossa marras-joulukuussa 2019 ja johtopäätökset munakeräinmenetelmän toimivuudesta tehtiin analyttisin menetelmin keväällä ja syksyllä 2020.

### **2.3 Näytteiden käsittely**

Numeroidut munakeräinpussit siirrettiin Konneveden tutkimusaseman kalalaboratorioon. Munat eriteltiin näytteenottopusseista huuhtomalla bideesuihkun vedellä (500 µm) siivilään. Siivilään jääneet näytteet puhdistettiin veden avulla vatiin. Vadin vedestä kerättiin pipetillä kaikki havaitut munat petrimaljalle. Loput näytteestä siirrettiin näytetarjottimelle. Ei-valmiiksi-havaitut munat laskettiin näytetarjottimelta muun pohjasta tulleen roskan seasta. Kun kaikki

munat olivat löytyneet, siirrettiin petrimalja stereomikroskoopin alle. Laboratoriossa jokaisesta numeroidusta munakeräinpussista laskettiin siinä olevat mätimunat ja munien keskitiheys syvyysvyöhykkeittäin. Hedelmöittyneet munat saatiin selville, kun tarkasteltiin munasolun rakennetta ja väriä stereomikroskoopin alla. Mätimunista laskettiin hedelmöittyneiden munien osuus. Kun kaikki munat oli laskettu, sen jälkeen näytteet säilöttiin kannellisiin koeputkiin. Kun munamäärät oli laskettu, kirjattiin data ylös paperille ja siirrettiin MS Excel:iin.

## 2.4 Tilastolliset menetelmät

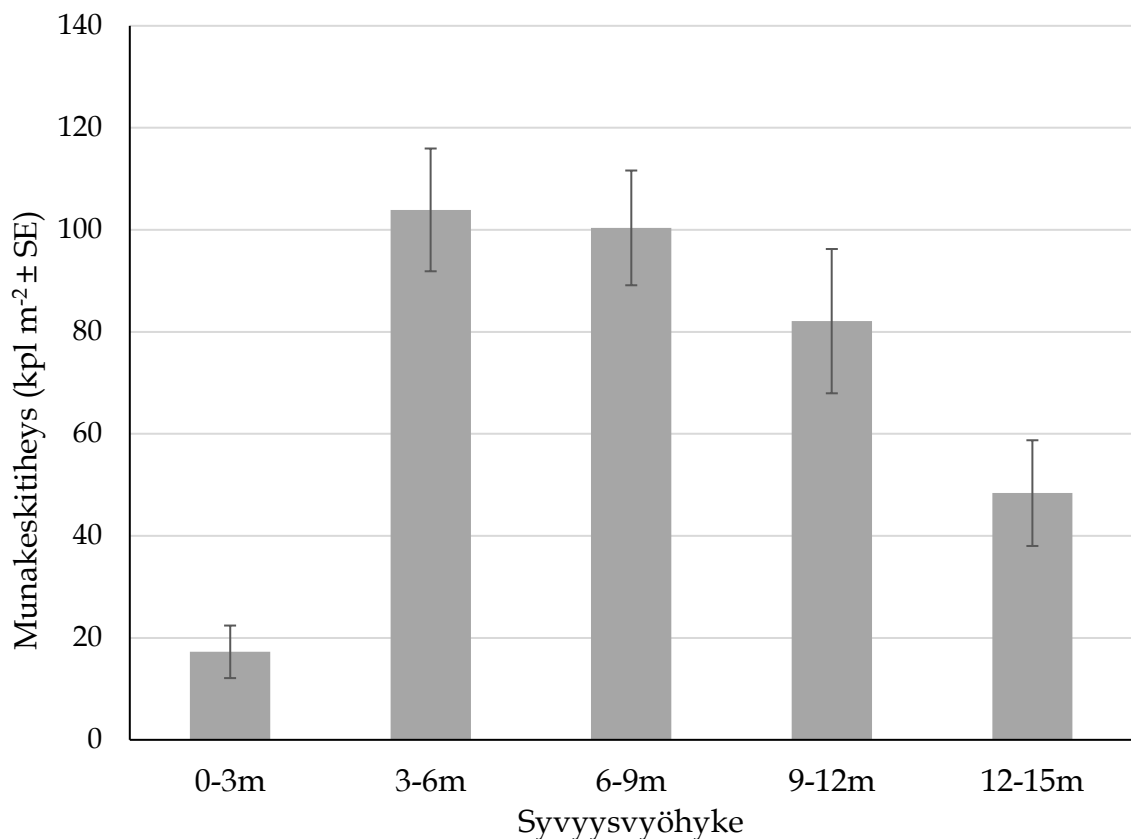
Kerätty aineisto analysoitiin käyttäen IBM SPSS Statistics (versio 24.0.0.0) ohjelmaa. Mahdollisia eroja keskiarvoissa tutkittiin yksisuuntaisella ja kaksisuuntaisella varianssianalyysillä ja parittaiset vertailut tehtiin Tukeyn testillä ((M)ANOVA, SPSS-ohjelmiston Univariate Analysis). Yksisuuntaisen varianssianalyysin faktoreina käytettiin ryhmittelymuuttujina joko paikkaa tai syvyysvyöhykettä suhteessa riippuvaan muuttujaan (joko munatiheys tai hedelmöitymisaste). Tilastollisen merkitsevyyden raja-arvo oli 0,05. Faktorinen syvyys ja paikka välillä oli yhdysvaikutusta munatiheyteen, tuloksissa Etelä-Konnevettä koskevat marginaalikeskiarvoestimaatit laskettiin erikseen molempien faktorien suhteen, koska ne ovat keskeistä tietoa arvioitaessa koko järven munamäärää. Munatiheyden vastemuuttujalle tehtiin neliöjuurimuunnos ( $\sqrt{X}$ ) ja hedelmöitysprosentin vastemuuttujalle tehtiin ARCSIN-neliöjuurimuunnos ( $\arcsin(\sqrt{p})$ ), jossa  $p$  = hedelmöitysprosentti oli desimaalilukuna prosenttien sijasta (Sokal ym. 1995, Warton & Hui 2011, Holland 2017). Levene-testin nollahypoteesina on, että varianssit ovat yhtä suuret. Muunnoksien syynä oli, että alkuperäismuuttujien varianssit olivat eri suuret ja muuttujien jakaumat eivät ole normaalijakauman mukaisia. (Ananda & Weerahandi 1997). Muunnoksella jakaumaa muunnetaan paremmin normaalijakaumaa vastaavaksi. Vaikka jakauma ei olisi aivan normaali silloinkaan, on todennäköistä, että keskiarvoestimaattorin jakauma ei enää juurikaan poikkea normaalista (keskeinen raja-arvolause).

## 3 TULOKSET

### 3.1 Keskimääräinen munatiheys ja hedelmöityssaste

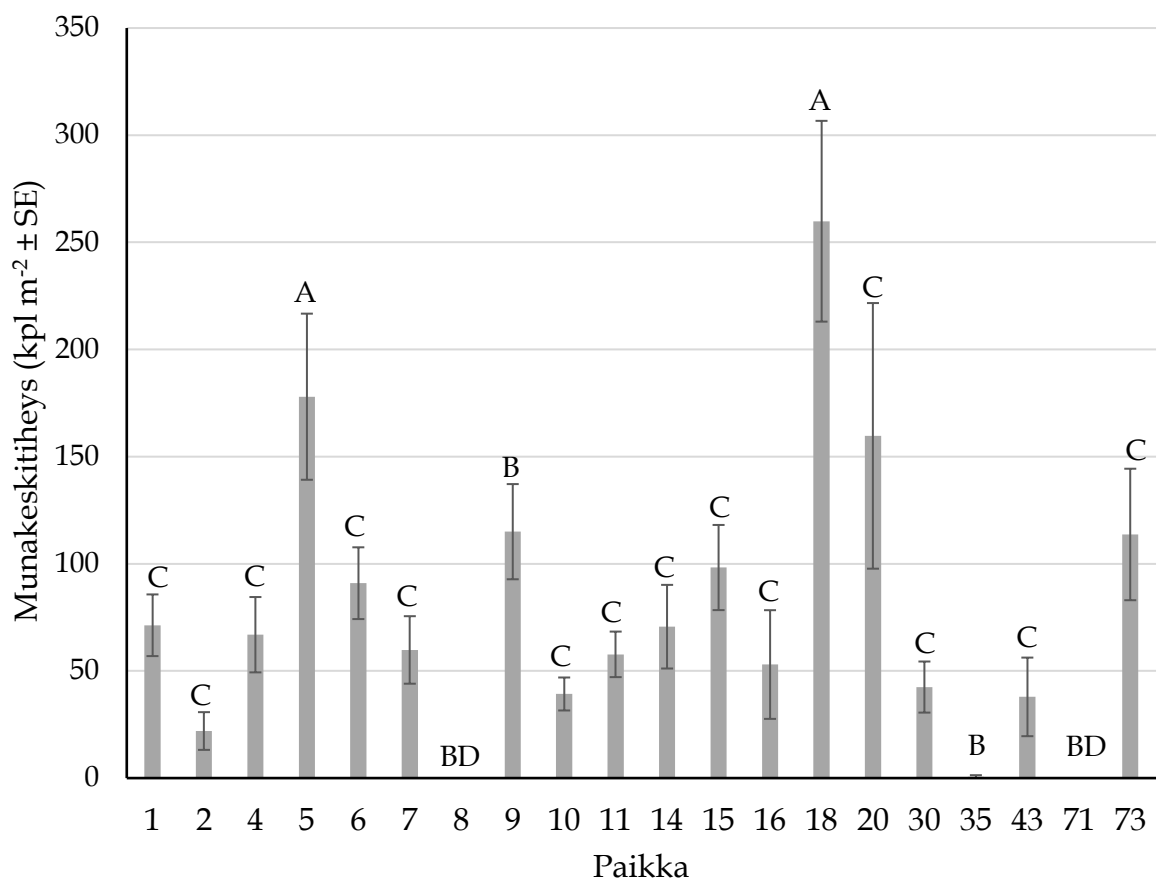
Hedelmöittyneitä muikun mätimunia löytyi 18/20 paikasta (Kuva 5). Kaiken kaikkiaan saatiin kerättyä yhteensä 2014 kpl muikun mätimunia ja 2 kpl siian mätimunia munakeräimien avulla. Muikun 1693 mätimunaa oli hedelmöittynyt näytteenottohetken aikana. Matalin hedelmöityssaste oli 62 % ja korkeimmat 100 %. Syksyllä 2019 muikun mätimunien keskitiheys oli 74 (SD ± 112) munaa m<sup>-2</sup> ja keskihedelmöityssaste 85 % (SE ± 1,44).

### 3.2 Syvyyden ja paikan vaikutus munatiheyteen



Kuva 4. Muikun keskimääräinen munatiheys (kpl m<sup>-2</sup> ± SE) viidessä eri syvyydsvyöhykkeessä Etelä-Konnevedellä syksyllä 2019.

Munamäärä vaihteli syvyyden suhteen ja eniten munia oli syvyysvyöhykkeissä (3–12 m) (Kuva 4). Syvyysvyöhykkeiden välillä oli erittäin merkitseviä eroja keräinkohtaisissa munatiheyksissä (ANOVA,  $F = 11,052$ ,  $df = 4$ ,  $p < 0,001$ ). Niistä alle 3 metriin ja yli 12 metriin mentäessä munamäärä laski (Kuva 4). Munatiheydessä erot olivat suuria syvyysvyöhykkeiden keskiarvoissa, jotka vaihtelivat 0–260 munaa  $m^{-2}$  väliltä (Kuva 4). Spatiaalisestikin oli eroja munatiheyksissä (Kuva 5). Syvyydellä oli merkitsevä vaikutus munatiheyteen ja myös paikkojen välillä oli merkitseviä eroja (Kuva 4 ja 5).



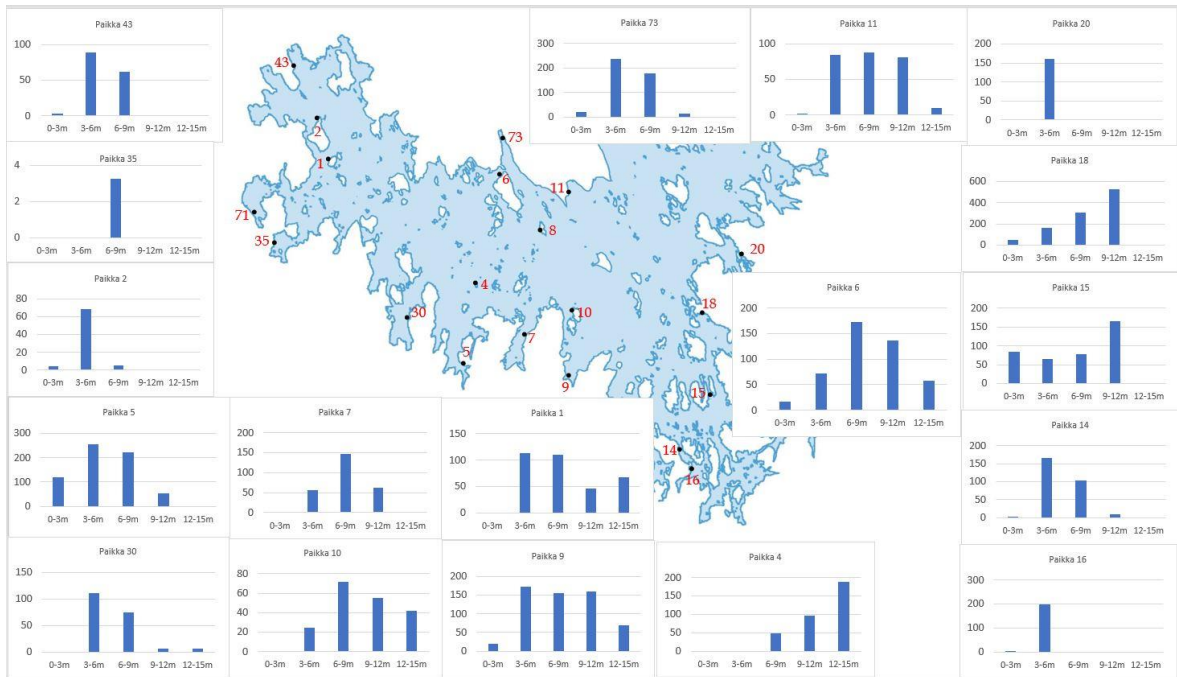
Kuva 5. Muikun mätimunien keskitiheydet (kpl  $m^{-2} \pm SE$ ) Etelä-Konnevedellä tutkimuspaikoittain syksyllä 2019. Alaryhmien (A, B, C ja D) kirjaimet kertovat paikkojen väliset merkitsevät erot (Tukey,  $p < 0,05$ ). (Taulukko 1.)

Paikka vaikutti tilastollisesti erittäin merkitsevästi munatiheyksiin (ANOVA,  $F = 8,739$ ,  $df = 4$ ,  $p = 0,001$ ). Laajennetuissa näytteenottopaikoissa (paikat 30, 35, 43 ja 73) löytyi mätimunia neljältä paikalta viidestä. Mätimunia löytyi eniten paikoista 5



ja 18. Paikkojen keskiarvot vaihtelivat 3–260 muna (muna  $m^{-2}$ ). Paikkojen 8 ja 71 munatiheys oli nolla (Kuva 6). Paikoista 20 ja 35 vain yhdestä syvyysvyöhykkeestä saatiin arvoja. Tämän vuoksi näille paikoille ei voitu laskea keskihajontaa (Kuva 6).

Munatiheyksien välillä yhdysvaikutuksia (suhteessa paikka\*syvyysvyöhyke) oli tilastollisesti erittäin merkitsevästi (MANOVA,  $F = 4,691$ ,  $df = 62$ ,  $p < 0,001$ ).



Kuva 6. Etelä-Konneveden munatiheydet paikkakohtaisesti syvyysvyöhykkeittäin 18:sta paikasta. Paikat 8 ja 71 munatiheydet olivat nolla. Kartalla y-akselit (keskimunatiheys) ovat erilaisia havaintojen lukumäärien suhteen.

Kuvasta 6 voitiin tulkita, että kaikilla paikoilla ei syvyysjakauma ole aivan samanmuotoinen, josta seurasi, että syvyyden ja paikan välinen merkitsevä yhdysvaikutus näkyy joillakin paikoilla selkeämmin. Esimerkiksi paikka 2 eroaa selkeästi paikoista 18 ja 20. Paikat 5 ja 18 erosivat parivertailujen alaryhmissä omaksi alaryhmäkseen A ( $p < 0,05$ ) (Taulukko 1). B alaryhmään kuuluivat paikat 8, 9, 35 ja 71, jotka poikkeavat kaikista muista keskiarvoisen munatiheyden alaryhmän C ulkopuolelle, koska havaintoja ei joko saatu tai ne paikat poikkesivat muista alaryhmistä. Paikkojen munatiheyksien parivertailujen matriisitaulukosta voitiin nähdä, että kaikki muut paikat poikkeavat vähän tai ei ollenkaan alaryhmässä C

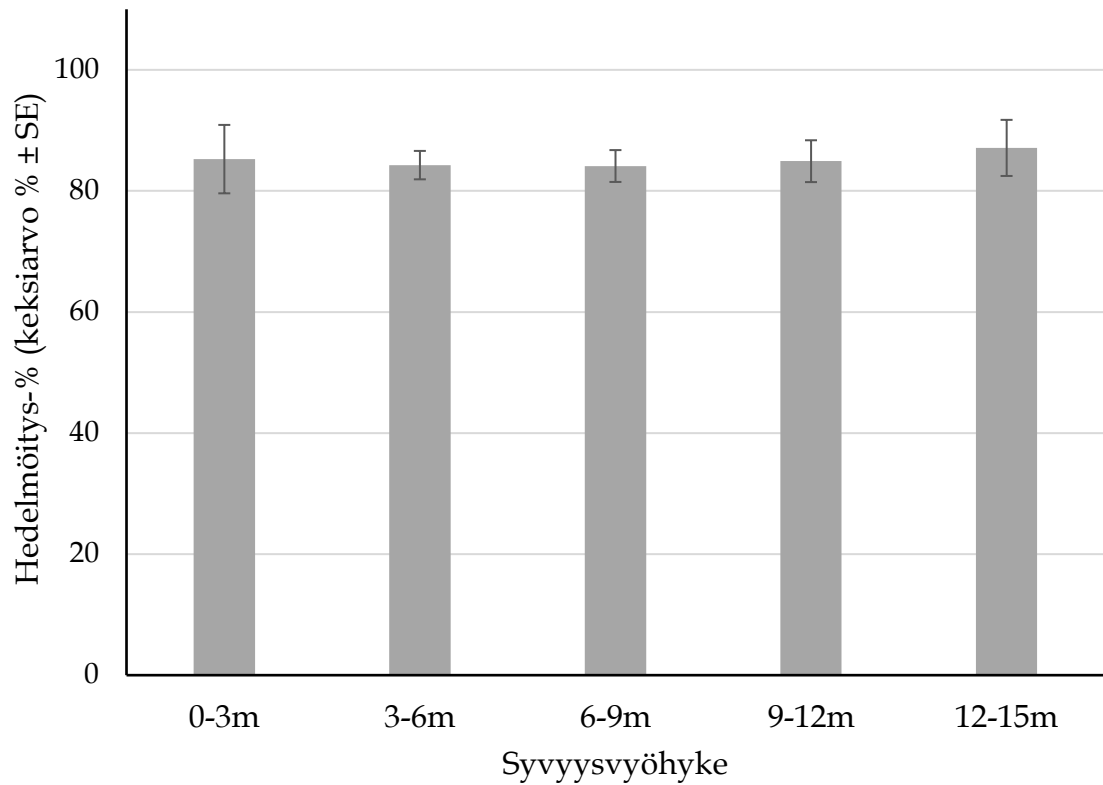
(Taulukko 1). D alaryhmässä paikat (8 ja 71) eivät saaneet kerättyä munia munakeräimillä ja ne poikkesivat eniten kaikista ryhmistä (Kuva 5.).

Taulukko 1. Parivertailutaulukko kuvastaa eri tutkimuspaikkojen väliset merkitsevyysarvot munatiheyksien suhteen Tukey- testin perusteella. \*-merkkiset ruudut ovat tilastollisesti merkitseviä ( $p < 0,05$ ). Harmaalla piirretty alue on matriisitaulukon nollakohta.

	1	2	4	5	6	7	8	9	10	11	14	15	16	18	20	30	35	43	71	73	
1				*										*							
2				*										*							
4				*										*							
5	*	*	*			*	*		*	*	*		*			*	*	*	*	*	
6														*							
7				*										*							
8				*				*						*							*
9							*							*			*		*		
10				*										*							
11				*										*							
14				*										*							
15														*							
16				*										*							
18	*	*	*		*	*	*	*	*	*	*	*	*			*	*	*	*	*	*
20																	*				
30				*										*							
35				*				*						*	*						*
43				*										*							
71				*				*						*							
73							*							*			*				

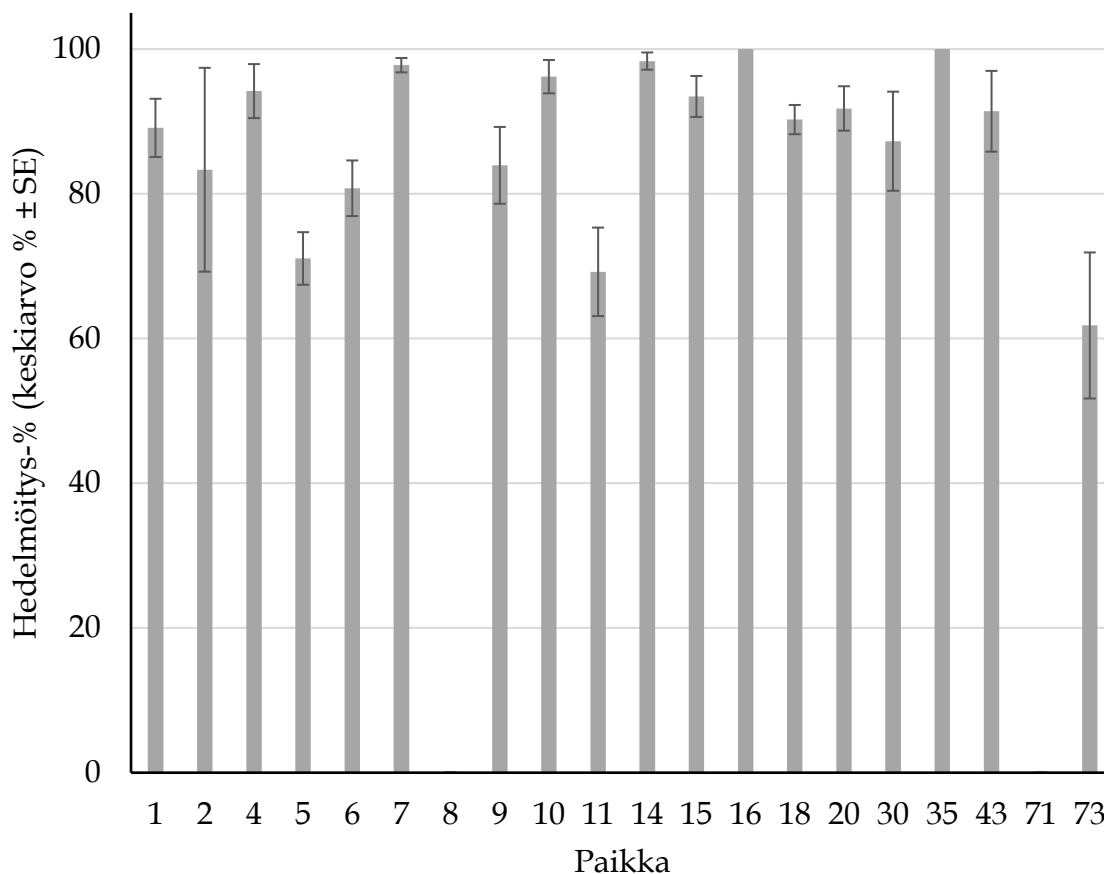
### 3.3 Syvyyden ja paikan vaikutus hedelmöittymisasteeseen

Hedelmöitysprosentti oli keskihedelmöitysaste 85 % (SE  $\pm$  1,44) (Kuva 7 ja 8).



Kuva 7. Muikun mätimunien hedelmöitysaste (keskiarvo % ± SE) viidessä syvyysvyöhykkeessä Etelä-Konnevedellä syksyllä 2019.

Syvyysvyöhykkeiden välillä ei ollut tilastollisesti merkitseviä eroja hedelmöittymisasteissa (ANOVA,  $F = 0,094$ ,  $df = 4$ ,  $p = 0,984$ ).



Kuva 8. Muikun mätimunien hedelmöityssaste (keskiarvo % ± SE) 20 näytteenottopaikalla Konnevedellä syksyllä 2019. Paikoilla 8 ja 71 ei löytynyt munia. Paikoilla 16 ja 35 hedelmöityssaste oli kaikissa näytteissä 100 %, joten keskivirhe = 0.

Paikka vaikuttaa erittäin merkitsevästi hedelmöityssasteeseen (ANOVA,  $F = 4,209$ ,  $df = 17$ ,  $p < 0,001$ ). Matalin hedelmöityssaste oli 62 % (paikka 73) ja korkeimmat 100 % (paikoissa 16 ja 35).

## 4 TULOSTEN TARKASTELU

### 4.1 Syvyyden ja paikan vaikutus munatiheyteen ja hedelmöityssasteeseen

Munatiheydessä erot olivat suuria (nollasta satoihin), ja hedelmöityssprosentti oli kauttaaltaan aika korkea. Selkeitä eroja ei ollut hedelmöityssprosenttien välillä

syvyysvyöhykkeittäin. Munamäärä vaihteli syvyyden suhteen ja eniten munia oli syvyysvyöhykkeissä (3–12 m). Niistä alle 3 metriin ja yli 12 metriin mentäessä munamäärä laski. Tutkimuspaikkojen välillä oli eroja munatiheyksissä. Taulukon 2 tuloksia vertaamalla syksyllä 2018 saatuihin tuloksiin voitiin osoittaa menetelmän soveltuvuus ja toimivuus munatiheyden ja munien tiheysjakauman selittämiseksi. Marraskuussa 2018 (Karjalainen & Marjomäki 2018, julkaisematon) tehdyn munakeräinprototyypin kenttäkokeen tuloksista voitiin päätellä suuntaa-antavasti, että Kotilahdella eri syvyysvyöhykkeiden välillä oli merkittäviä eroja hedelmöittymisasteessa (Taulukko 2). Tämä tulos oli hieman erilainen kuin se, mitä 2019 tuloksissa saatiin hedelmöittymisasteen suhteen. Samoihin hedelmöittymisasteisiin päästiin vain 6–9 metrin syvyysvyöhykkeen kanssa (Taulukko 2).

Taulukko 2. Konneveden Kotilahden muikun munatiheydet (kpl/m<sup>2</sup> ± SD) marraskuussa 2018 ja vuoden 2019 testimunakeräimillä koottuna eri syvyysvyöhykkeillä. Lisäksi taulukossa esitettynä munien hedelmöitysaste (% ± SD).

2018			2019		
Syvyys	Tiheys kpl/m <sup>2</sup> ±SD	Hedelmöittynyt-% ±SD	Syvyys	Tiheys kpl/m <sup>2</sup> ±SD	Hedelmöittynyt-% ±SD
-			0-3	17±32	94±11
3-4	67±80	67	3-6	120±121	86±13
5-6	109±72	86	6-9	98±83	87±12
9-10	118±141	61	9-12	83±122	87±20
11-12	64±117	-	12-15	44±55	88±8
Yhteensä	84±82	73±13	Yhteensä	73±83	88±13

Lähde: Karjalainen & Marjomäki 2018, julkaisematon.

Vuonna 2019 saadut tulokset antoivat samankaltaisia tuloksia kuin vuoden 2018 kenttäkokeessa saadut tulokset Taulukossa 2. Paikan 11 (Kotilahti) tuloksia

tarkastellessa munatiheydet ovat samaa kokoluokkaa syvyysvyöhykkeittäin, kun tarkastellaan matalan munatiheyden paikkoja.

Etelä-Konneveden munatiheysjakauman esiintyvyydet syvyysvyöhykkeittäin samoin kuin aiemmissa tutkimuksissa, Heikkilä ym. 2006 olivat osoittaneet keskisyvyudeksi 7 metriä. Heikkilä ym. 2006 eivät tutkineet munatiheyksiä, vaan kutumuikkujen yksikkösaalista selvittääkseen muikun kutusyvyyttä verkkopyyntiä käyttämällä. Munatiheyksien parivertailujen alaryhmillä (A, B, C, D) pystyttiin tarkemmin selittämään ilmiötä (Kuva 5 ja 6, Taulukko 1). Paikat 5 ja 18 olivat edustettuina pitkässä tai suojaisissa lahdissa, joissa keskisyvyys on 7 metrin luokkaa, kuten aiemmissa tutkimuksissa (Heikkilä ym. 2006) olivat muikkunaaraiden syvyydestä todenneet. Luoteesta kaakkoon siirryttäessä munatiheys kasvaa järven keskisyvyyden syventyessä. Korkean munatiheyden selittivät alueen korkea keskisyvyys ja sijainti järven itäpuolella. Lahdenperukoilta ja syvänteisiin rajoittuvilta rinteiltä löytyivät suurimmat munatiheydet. Pohjoisempana ja lännempänä syvänteisiin rajoittuvilla selkävesillä munatiheydet olivat pieniä. Selkävesillä ja saarien ympäristössä keskimunatiheydet olivat syvemmillä vyöhykkeillä, kun taas lahdissa ja syvänteisiin rajoittuvilla rinteillä keskimunatiheydet olivat pienempiä ja matalammassa.

Munakeräimenetelmällä saadut tulokset olivat suuruusluokaltaan samanlaisia kuin muualla saaduilla passiivi- tai aktiivimenetelmillä. Aikaisemmin mätimunua oli tutkittu suolavesinoutimella ja imupumpuilla. Tutkimuksessa Karjalainen ym. 2021 todistettiin, että eri vuosina syksyllä otettujen näytteiden keskimääräinen munatiheys oli 42 munaa  $m^{-2}$  kuudessa eri kohdejärvissä (Taulukko 3). Nykyisellä menetelmällä Etelä-Konnevedellä saadut tulokset olivat keskimääräistä korkeampia (74 munaa  $m^{-2}$ ) kuin muissa Taulukon 3 tutkituista järvistä saadut tulokset.

Taulukko 3. Muikun mätimunien keskitiheydet ( $kpl\ m^{-2} \pm SE$ ) Suomen järvissä syksyllä kutukauden jälkeen.

Järvi	Näytteenotto- kausi	Vuosia	Näytteenotto- menetelmä	Keskiarvo ± SE munatihey- s (munaa m <sup>-2</sup> )	Lähde
Puruvesi	syksy	1964-1971	suolavesi	27 ± 11	Nissinen 1972
Oulujärvi	syksy	1968-1971	suolavesi	26 ± 5	Nissinen 1972
Lappajärvi	syksy	1978-1980	pumppu	146 ± 40	Tiitinen 1982
E-Pyhäjärvi	syksy	1979-1980	pumppu	38 ± 15	Viljanen 1980
Päijänne	syksy	2000	pumppu	8 ± 2	Valkeajärvi ym. 2001
Koitere	syksy	2004	pumppu	9 ± 2	Huuskonen 2005

## 4.2 Munakeräimen soveltuvuus

Tutkimuksessa kehitettiin uusi passiivinen munanäytteenotin irrotettavalla munankeräysverkolla (Kuva 2). Munakeräysverkon tarkoituksena oli näytteiden käsittelyn parantaminen suhteessa edellisiin menetelmiin, joita aiemmin oli käytetty Taulukossa 3. Munakeräin oli pienempi kuin aiemmin käytetty perinteinen passiivinen munamatto (Roseman 2011, 2012). Munamaton käyttöön tarvittiin isompi alus ja paljon työvoimaa. Munakeräimen pieni koko oli etu, koska sen käyttöön ei tarvittu isoja aluksia. Munakeräimen pinta-ala oli aiempia keräysmenetelmiä pienempi ja samoin pyyntiponnistuksetkin (Karjalainen ym. 2021).

## 4.3 Virhelähteitä ja lisätutkimuksen tarve

Munien määrien vaihteluun on voinut vaikuttaa mm. munapredaatio, johon osallistuvat pienet kalalajit ja pohjasedimentissä elävät vesiselkärangattomat

(Karjalainen ym 2021). Munapredaatio on luultavasti suurin yksittäinen syy kalanmunien ja toukkien kuolleisuuteen (Bailey ja Houde 1989). Munakeräimen rakenne mahdollistaa pääsyn pienille munia syöville petoeläimille, mukaan lukien vesiselkärangattomat, kuten vesiperhostoukat, koskikorennon toukat ja äyriäiset (Mills 1981).

Tuloksiin ovat voineet vaikuttaa järven vesipatsaan ja sedimentin liikkeet, pohjaeläinten runsaus, keräimen asento- ja sijainti kohti taivasta (Karjalainen 2021). Keräinten laskemisessa ja nostamisessa tulisi noudattaa toimintatapoja, joiden avulla voidaan välttyä keräinten toimittamuudesta. Aikataulut tulisi tehdä sopiviksi sääolosuhteisiin nähden, jotta keräimiä ei jäisi jäiden alle tai ei tulisi kiire sitoa merkkipoijuja. Tulevaisuutta ajatellen tutkielmani koeasetelmaa voitaisiin pienentää ja täsmentää niin, että se ottaisi huomioon myös paremmin eri järvityyppejä. Tulevaisuudessa lisätutkimuksessa voitaisiin selvittää eri kutemis- ja hautoutumispaikkojen pohjanlaatuluokka. Se kuvastaisi paremmin syvyysjakauman ja tiheysjakauman välisiä eroja eri paikkojen välillä keskimunatiheyksissä. Mitä keräimistä löytyi, riippui suoraan kutusyvyydestä. Poikkeamia saattoi aiheuttaa erilaiset virtaukset järvessä. Poikkeamat tarkoittavat tässä tapauksessa joko erilaista kutusyvyyttä eri paikoilla tai vain erilaisia virtauksia. Hyvin pirstoutunut järven syvyysjakauma oli voinut luoda erilaiset olosuhteet kutemiselle, erilaiselle mädin jakaantumiselle eri syvyysvyöhykkeissä.

#### **4.4 Päätelmät**

Munakeräinmenetelmä tuotti havaintoja muikun munatiheydestä ja hedelmöittyneiden munien osuudesta eri syvyysvyöhykkeistä 20:llä satunnaisotannalla poimitusta paikasta Etelä-Konnevedellä. Keskimunatiheys oli korkea, 74 (SD ± 112) munaa m<sup>-2</sup> ja keskihedelmöityssaste oli 85 % (SD = 24, n = 266). Syvyydellä ja paikalla oli vaikutusta munatiheyksien välisiin eroihin. Munia löytyi laajasti ympäri järveä ja eri syvyysvyöhykkeistä, joiden munatiheysjakaumien välisiä eroja pystyttiin selittämään parivertailujen merkitsevyystaulukon, havainnollistavien kuvien ja taulukoiden avulla. Yksittäisen muikkunaaraan



kutukäyttäytyminen paikallisesti ja ajallisesti on kuitenkin edelleen epäselvää: ei tiedetä, muniiko naaras yhdelle kutualueelle vai levittääkö se munat laajasti. Yleisesti muikku hakee lisääntymisalueensa suursyvänteisiin rajoittuvilta rinteiltä ja matalikoilta hiekka-, sora tai somerikkopohjilta. Joillakin paikan ominaisuudella voitiin selittää muikun hakeutumista suojaisiin ja rannalla oleviin kohteisiin, kuten syviin lahtiin tai rannassa kiinni oleviin syvänteisiin.

## KIITOKSET

Haluan kiittää professori Juha Karjalaista ja dosentti Timo Marjomäkeä työn ohjaamisesta ja tarpeellisista avustuksista. Kiitän Jonna Kuhaa kenttä- ja laboratorio teknisissä asioissa ja myös kiittää Tuula Väänästä, Rosanna Sjövikistä, Mikko Mäkistä ja Antti Kytölää tarpeellisesta munakeräimien rakennusavusta, kenttätöavusta ja laboratoriotöiden avustamisesta. Haluan myös kiittää Konneveden tutkimusasemalla työskenteleviä Janne Koskista ja Risto Latvasta suuresti avusta tutkimuksessa mukana olosta. Kiitän myös Elina Savilahtea kielellisen ulkoasun kommentoinnista ja ohjauksesta. Kiitos arvon kollegoille, jotka ovat kommentoineet rakentavasti tutkielmatyötä. Haluan myös kiittää Konneveden tutkimuslaitosta, että sain majoittua teidän tiloissanne ja nauttia maittavista ruuista. Maisteritutkielma oli osana (Karjalainen ym. 2021) tutkimusta.

## KIRJALLISUUS

Ananda M. M. A. & Weerahandi S. 1996. Two-Way Anova With Unequal Cell Frequencies And Unequal Variances. *Statistica Sinica* 7: 631–646, saatavissa <http://www3.stat.sinica.edu.tw/statistica/oldpdf/A7n35.pdf>

Amidon Z.J., DeBruyne R.L., Roseman E.F., & Mayer C.M. 2019: Lake whitefish eggs collected in the western basin of Lake Erie, 2016–2018. *U.S. Geological Survey data release*.

Bailey K.M. & Houde E.D. 1989. Predation on eggs and larvae of marine fishes and the recruitment problem. *Advances in Marine Biology* 25: 1–83.

Balon E.K. 1975. Reproductive guilds of fishes: a proposal and definition. *Journal of the Fisheries Board of Canada* 32: 821-864.

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.

Freeberg M.H., Taylor W.W. & Brown R.W. 1999. Effect of egg and larval survival on year-class strength of Lake whitefish in Grand Traverse Bay, Lake Michigan. *Transactions of American Fisheries Society*. 119: 92-100.

Heikkilä J., Huuskonen H., & Karjalainen J. (2006). Location of spawning grounds of vendace (*Coregonus albula* (L.)): Implication for dispersion of newly hatched larvae. *Verhandlungendes Internationalen Verein Limnologie* 29: 1725–1728.

Holland S. 2017. Transformations of proportions and percentages. *Data Analysis in the Geosciences*, saatavissa <http://strata.uga.edu/8370/rtips/proportions.html>

Huuskonen H. 2005. *Siikakalojen mädin esiintyminen Koitereella 2004*. Tutkimusraportti, Karjalan tutkimuslaitos, Joensuun yliopisto.

Irvine R.L., Thorley J.L. & Porto L. 2017: When do mountain whitefish (*Prosopium williamsoni*) spawn? A comparison of estimates based on gonadosomatic indices and Spawner and Egg Counts. *The Open Fish Science Journal* 10: 12–22.

Karjalainen J., Tuloisela M., Nyholm K. & Marjomäki T.J. 2021. Vendace (*Coregonus albula*) disperse their eggs widely during spawning. *Annales Zoologica Fennici* 58: 141–153.

Karjalainen J., Juntunen J., Keskinen T., Koljonen S., Nyholm K., Ropponen J., Sjövik R., Taskinen S., & Marjomäki T.J. 2019. Dispersion of vendace eggs and larvae around potential nursery areas reveals their reproductive strategy. *Freshwater Biology* 65: 843-855.

Karjalainen J. & Marjomäki T.J. 2018. Communal pair spawning behavior of vendace (*Coregonus albula*) in the dark. *Ecology of Freshwater Fish* 27: 542–548.

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 fluctuation affects reproductive traits of female fish. *Ecology and Evolution* 6: 779–790.

MacKenzie D.I., Nichols J.D., Lachman G.B., Droege S., J. Andrew Royle & Langtimm C.A. 2002. Estimating site occupancy rates when detection probabilities are less than one. *Ecology* 83: 2248–2255.

Marjomäki T. 2003. Recruitment variability in vendace, *Coregonus albula* (L.), and its consequences for vendace harvesting. *Jyväskylä Studies in Biological and Environmental Science* 127.

Nissinen T. 1972. Mätitiheys ja mädin eloonjääminen muikun (*Coregonus albula* L.) kutupaikoilla Puruvedessä ja Oulujärvessä. RTKL:n kalantutkimusosaston tiedonantoja 1

Paufve M.R., Sethi S.A., Lantry B.F., Weidel B.C. & Rudstam L.G. 2019. Assessing the spawning ecology of fish in situ using a benthic pump sampler, *Fisheries Research* 214: 19–24.

Mills C.A. 1981. Egg population dynamics of naturally spawning dace, *Leuciscus leuciscus* (L.). *Environmental Biology of Fishes* 6: 151–158.

Müller R. 1992: Trophic state and its implications for natural reproduction of salmonid fish. *Hydrobiologia* 243/244: 261–268.

Sokal R.R. & Rohlf F.J. 1995. *Biometry*. Freeman, New York, 887 p.

Royle J.A. & Dorazio R.M. 2008. Hierarchical Modeling and Inference in Ecology: The Analysis of Data from Populations, Metapopulations and Communities. *Elsevier*, saatavilla <https://books.google.fi/books?hl=fi&lr=&id=rDppWpVP6a0C&oi=fnd&pg=PP1&ots=u>

XbadOhiKO&sig=IwQG1YrmgTT2DqkLyF3Bfcn2fGs&redir\_esc=y#v=onepage&q&f=false

Roseman E.F., Boase J., Kennedy G., Craig J. & Soper K. 2011: Adaptation of egg and larvae sampling techniques for lake sturgeon and broadcast fishes in a deep river. *Journal of Applied Ichthyology* 27: 89–92.

Roseman E.F., Kennedy G., Manny B.A., Boase J. & McFee J. 2012: Life history characteristics of a recovering lake whitefish *Coregonus clupeaformis* stock in the Detroit River, North America. *Advance in Limnology* 63: 477–501.

Tiitinen, J. 1982: Muikkukantojen runsauden vaihtelut Lappajärvessä mätitutkimusten ja saalistietojen perusteella. *Report of Finnish National Board of Waters* 220: 1–78.

Urpanen O., Huuskonen H., Marjomäki T., & Karjalainen J. (2005). Growth and size-selective mortality of vendace (*Coregonus albula* (L.)) and whitefish (*C. lavaretus* L.) larvae. *Boreal Environment Research*, 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. *Fisheries Research*, 96, 109–117. DOI: 10.1016/j.fishres.2008.09.004

Urpanen O. 2011. Spatial and temporal variation in larval density of coregonids and their consequences for population size estimation in Finnish lakes. *Jyväskylä Studies in Biological and Environmental Science* 222.

Valkeajärvi, P., Riikonen, R. & Keskinen, T. 2001: Siian kutusyvyys ja säännöstelyn vaikutus siikaan Päijänteessä. *Kala-ja Riistaraportteja* 232: 1–25.

Viljanen M. 1980. A comparison of a large diameter corer and a new hydraulic suction sampler in sampling eggs of *Coregonus albula*. *Annales Zoologica Fennici* 17: 269–273.

Viljanen M. 1988: Relations between egg and larval abundance, spawning stock and recruitment in vendace. *Finnish Fisheries Research* 9: 271–289.

Ventling-Schwank A. & Müller R. 1992: Survival of coregonid (*Coregonus* sp.) eggs in Lake Sempach. *Verhandlungen des Internationalen Verein Limnologie* 24: 2451–2454.

Warton D.I., and Hui F.K.C. 2011. The arcsine is asinine: the analysis of proportions in ecology. *Ecology* 92: 3–10.

Zuromska H. 1982: Egg mortality and its causes in *Coregonus albula* (L.) and *Coregonus lavaretus* L. in two Masurian lakes. *Polskie Archiwum Hydrobiologii* 29: 29–69.