

Pro gradu – tutkielma

**Otoliitin kasvutapa verrattuna somaattisesti kasvavaan
luutumaan ja sen vaikutus kasvun takautuvaan
määritykseen otoliitista ahvenella (*Perca fluviatilis* (L.))**

Riikka Maikola



Jyväskylän yliopisto

Bio- ja ympäristötieteiden laitos

Akvaattiset tieteet

5.12.2013

JYVÄSKYLÄN YLIOPISTO, Matemaattis-luonnontieteellinen tiedekunta

Bio- ja ympäristötieteiden laitos
Akvaattiset tieteet

MAIKOLA RIIKKA, J.: Otolitiin kasvutapa verrattuna somaattisesti kasvavaan luutumaan ja sen vaikutus kasvun takautuvaan määritykseen otoliitista ahvenella (*Perca fluviatilis* (L.))

Pro gradu: 35 s. + liitteet 3s.

Työn ohjaajat: FT Jari Raitaniemi, FT Tapio Keskinen

Tarkastajat: FT Tapio Keskinen, Dos. Hannu Huuskonen (Itä-Suomen Yliopisto)

Joulukuu 2013

Hakusanat: ahven, kasvu nopeus, metabolia, Monarstyrsky, operculum, otoliitin muoto, *Perca fluviatilis* (L.)

TIIVISTELMÄ

Kalojen kasvaessa myös luut ja suomut kasvavat. Kalan suomuihin muodostuu kasvurenkaita, joista yhdessä syntyy vuosikasvuyöhyke. Kalan muissa luutumissa on havaittavissa kasvua ilmentävät vyöhykkeet. Kalan pituuskasvua voidaan määrittää takautuvasti näistä kalan suomuissa ja luutumissa ilmenevistä kasvurenkaista. Tämän tutkimuksen tarkoituksena oli selvittää, kuinka luotettavasti ja millä varauksilla otoliittia on mahdollista käyttää takautuvassa kasvunmäärityksessä ahvenella (*Perca fluviatilis* L.), kasvunopeudeltaan erilaisilla populaatioilla. Tarkoituksena oli löytää otoliitista parhaiten somaattista kasvua myötäilevä linja. Vertailukohtana käytettiin kiduskannen operculum-luuta. Lisäksi otoliiteista tutkittiin niiden muotoa populaatioissa, joissa yksilölliset kasvunopeudet poikkesivat toisistaan. Tarkastelussa oli ahvenia neljästä eri populaatiosta. Kasvun takautuvaa määritystä varten tarvittavat mittaukset tehtiin operculumeista sekä kolmelle eri linjalle otoliiteista. Otolitista huomattiin, että se voi olla täysin kelvoton takautuvaan kasvun määritykseen mm. ahvenen erityisen kasvutavan tai äkillisin kasvunopeuden muutoksen vuoksi. Kasvunopeus vaikutti otoliitin muotoon ja samalla myös kasvun takautuvan määrityksen luotettavuuteen. Otolitista on mahdollista saada melko luotettavat tai suuntaa antavat tulokset kasvusta takautuvalla määrityksellä, mutta se vaatii erityistä tuntemusta saman tai samankaltaisten ahvenkantojen yksilöjen kasvuista sekä luiden ja otoliittien ominaisuuksista.

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

MAIKOLA RIIKKA, J.: Growth rate of the otoliths compared to operculums growth rate and effect of the otoliths growth on the back calculated lengths from otoliths on perch (*Perca fluviatilis* (L.))

Master of Science Thesis: 35 p. + attachments 3 p.

Supervisors: PhD Jari Raitaniemi, PhD Tapio Keskinen

Inspectors: PhD Tapio Keksinen, PhD. Hannu Huuskonen (University of Eastern Finland)

December 2013

Key Words: back calculated lengths, growth rate, metabolic, Monarstyrsky, operculum, *Perca fluviatilis* (L.), a shape of otolith

ABSTRACT

The bones of fish grow somatically, i.e. at the same or nearly the same rate as the length of the fish. The relationship between the size of calcified structures and the body length of the fish has been used widely in fisheries science to estimate fish growth at younger ages with back calculation. In this study, it was assessed how reliably the back calculation of length can be conducted from three different measuring lines of otoliths of perch (*Perca fluviatilis* (L.)) in four different populations with different growth rates. The aim was to find the best measuring line that would give similar estimate of the somatic growth as then from opercular bone. The opercular bone was used in the comparison to represent somatic growth. The shape of the otolith was also studied with fish representing different growth rates. For the back calculated lengths, the opercular bones were measured from one measuring line and the otoliths of the same specimens from three different measuring lines. It was noticed that otolith can be completely useless for the back calculation, for instance due to a specific way of growth or sudden change of growth rate. The growth rate was found to influence the shape of otolith. Populations with different growth rates had different measuring lines on otoliths that were closest to the growth of operculum. It is often possible to back –calculate fairly reliably fish lengths from otoliths, if the reader knows the growth rates and the bones and otoliths in the population or similar –populations well enough beforehand.

Sisältö

1. JOHDANTO	5
2. AINEISTO JA MENETELMÄT	6
2.1. Ahvennäytteet	6
2.1.1. Otoliitti.....	10
2.1.2. Operculum	10
2.2. Aineiston analysointi ja tilastollinen testaus	10
2.2.1 Luutumien soveltuvuus takautuvaan kasvunmääritykseen	10
2.2.2 <i>Takautuva</i> kasvunmääritys.....	11
2.2.3 Operculumin b:n arvo	12
2.2.4 Otoliitin muoto.....	12
2.2.5 Äkillisen kalan kasvunopeuden muutoksen ilmeneminen otoliiteissa	13
3. TULOKSET	13
3.1. Luutumien soveltuvuus takautuvaan kasvun määritykseen	13
3.2. Takautuvasti määritetyt pituudet.....	16
3.3. Otoliittien muoto	21
3.4. Äkillisen kalan kasvunopeuden muutoksen ilmeneminen otoliitissa	26
4. TULOSTEN TARKASTELU	26
4.1. Kasvun takautuva määritys otoliiteista	26
4.2. Otoliitin muoto ja kasvutapa	29
4.3. Päätelmät.....	31
KIITOKSET	31
KIRJALLISUUS	32

1. JOHDANTO

Iänmääritys on nykyisin yksi tärkeimmistä tutkimusmenetelmistä kalabiologisissa tutkimuksissa (Polat ym. 2004). Kaloista kerätään paljon yksilökohtaisia mitta-asteikollisia tietoja kuten pituus, massa, sukukypsyys ja ikä (de Pontual ym. 2002). Ikätietoja tarvitaan tutkittaessa mm. kalan kasvua (Ricker 1979, de Pontual 2002). Iänmääritysten avulla voidaan arvioida populaatioiden ominaisuuksia, kuten ikäjakaumaa (Labropoulou & Papaconstantinou 2000, de Pontual ym. 2002). Nämä tiedot auttavat ymmärtämään yksilön ja populaation ominaisuuksia ja kehitystä.

Kalojen iänmäärityksessä käytetään suomuja, luita sekä otoliitteja eli kuuloluita (Raitaniemi ym. 2000). Suomessa tavattavilla kaloilla lähes kaikilla on pyörösuomut tai kampasuomut, joista voidaan määrittää kalan ikä kasvurenkaista eli strioista. Otoliitteja käytetään kuitenkin myös esimerkiksi hylkeiden tai lintujen ravintotutkimuksissa lajintunnistukseen, sillä otoliitit ovat kooltaan ja muodoltaan lajityypillisiä (Härkönen 1986). Vuosikasvuvyöhykkeet muodostuvat nopean ja hitaan kasvun vyöhykkeistä. Kasvukauden lopussa yleensä syntyvän hitaan kasvun vyöhykkeen ulkoreuna on samalla vuosirengas. Kasvukauden sisäiset nopean eli kesäkasvun ja hitaan eli syyskasvun vaiheet erottuvat suomuissa kasvurenkaiden tiheyden, luissa ja otoliiteissa luun/otoliitin sameuden (opaakki) tai läpikuultavuuden (hyaliini) perusteella (Mosegaard & Morales-Nin 2000, Raitaniemi ym. 2000). Otoliitteja värjätessä värjäys korostaa hyaliinikerrosten ja seuraavan kasvukauden opaakin välisiä solukalvotihentymiä, joista ikä voidaan määrittää (Raitaniemi ym. 2000). Vuosirenkaiden lukumäärän on voitu mm. iältään tunnettujen yksilöiden avulla osoittaa kertovan kalan iän pyyntihetkellä (Weatherley & Gill 1989, Raitaniemi ym. 2000). Ahvenen (*Perca fluviatilis*), kuten useiden muidenkin lajien, iän määrittämistä suomuista ja luista haittaavat oikeiden vuosirenkaiden väliin syntyvät valerenkaat. Valerenkaat ovat usein kesken kasvukautta syntyviä tihentymiä ja harventumia, jotka muistuttavat oikeita vuosirenkaita. Jos valerenkaita oletetaan olevan, kannattaa ikä tarkastaa ainakin kahdesta luutumasta (Raitaniemi ym. 2000).

Ahven on laajalle Euroopassa levinnyt laji. Sitä esiintyy lähes kaikkialla lukuun ottamatta Espanjaa ja Portugalia, Etelä-Italiaa, Balkanin niemimaan länsiosia ja Pohjois-Atlantin saaria (Lehtonen 2003). Suomessa ahven on yleinen ja runsas laji ja sitä tavataan niin Itämeren murtovedessä kuin järvissäkin. Ahven puuttuu ainoastaan tunturiylängöiltä ja joistakin pikku lammista (Lehtonen 2003). Nimensä mukaisesti ahven kuuluu ahvenkaloihin (*Perciformes*) (Nielsen & Svedberg 2004). Ahvenen kasvussa on suurta vaihtelua sekä laajan levinneisyyden että paikallisesta elinympäristöstä ja elinolosuhteista riippuen. Hyvissä kasvuolosuhteissa ahven saavuttaa 40–50 cm pituuden (Lehtonen 2003). Nopeakasvuinen ahven saavuttaa kilon massan keskimäärin 9-12-vuotiaana, mutta heikoissa oloissa kuten pienissä metsälammissa, saman massan saavuttamiseen ei välttämättä riitä 30 vuottakaan (Lehtonen 2003). Ahven sopii hyvin tutkimukseen, jossa yhtenä muuttujana ovat erilaiset kasvuolosuhteet ja -nopeus.

Ahventen iänmäärityksiin on käytetty monia eri luutumia (Raitaniemi ym. 2000). Eloranta (1975) suositteli ahvenen iänmääritykseen yläleuan luuta eli maxillarea. Ahvenen iänmäärityksiin on jo monta vuotta kuitenkin yleensä käytetty operculumia, suomua tai otoliittia (Raitaniemi ym. 2000). Otoliitin värjättyä poikkileikkauspintaa ja operculumia pidetään tällä hetkellä varmimpina luutumina ahvenen iänmääritykseen (Raitaniemi ym. 2000).

Somaattisesti kasvaneiden luutumien (luut, suomut) vuosirenkaiden väliset etäisyydet ovat suhteessa kalan pituuteen renkaiden syntyhetkellä. Näin voidaan arvioida kalan pituus sen elämän eri vaiheissa ja samalla laskea paljonko yksilö on näinä vuosina kasvanut (Francis 1990, Raitaniemi ym. 2000). Kala voi kasvaa läpi elämänsä, mutta kalan pituuden perusteella ei voida suoraan tehdä päätelmiä sen iästä (Weatherley & Gill 1989). Huuskon ym. (2010) mukaan kala voi toisaalta jopa kutistua ollessaan riittävän huonoissa olosuhteissa, kuten heikossa ravintotilanteessa. Ainoastaan kalan pituuskasvua voidaan arvioida takautuvasti (Weatherley & Gill 1989).

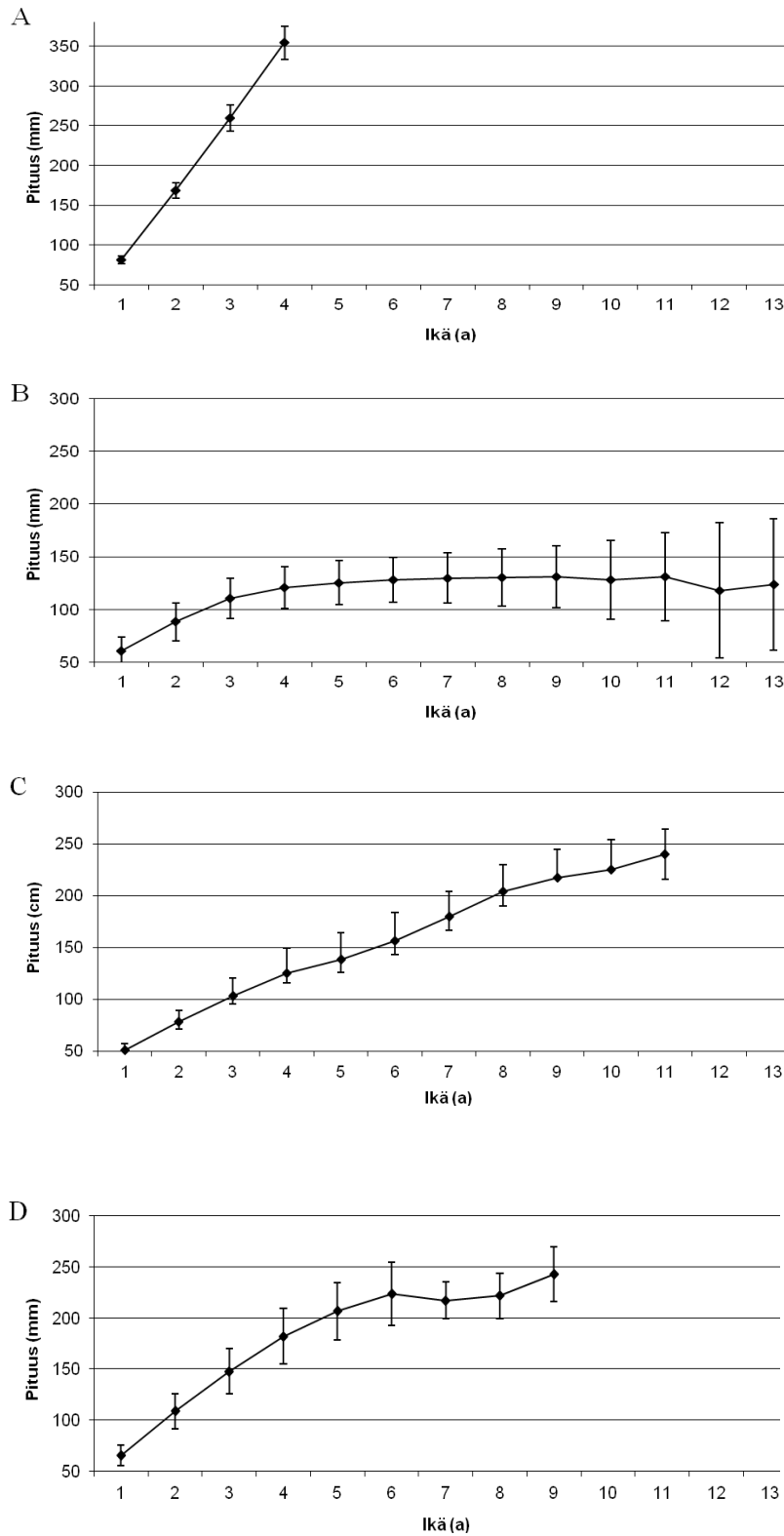
Pääsääntöisesti sekä kalan kasvua että otoliitin kasvua ohjaavat samat metaboliset prosessit, joten otoliitti kasvaa, kun kala kasvaa (Labropoulou & Papaconstantinou 2000). Kasvuun vaikuttavat kuitenkin useat muutkin tekijät. Ympäristötekijöistä kasvuun vaikuttavat mm. lämpötila, veden suolapitoisuus, ravinnon määrä sekä koostumus, valon sekä hapen määrä ja populaation tiheys (Mosegaard ym. 1988, Secor & Dean 1989, Weatherley & Gill 1989). Muista kalan luutumista poiketen otoliitti kasvaa kuitenkin myös silloin, vaikka somaattinen kasvu olisi pysähtynyt. Vanhojen kalojen pituuskasvun hidastuttua on niiden otoliittien suhteellinen kasvu usein nopeampaa kuin pituuden kasvu (Barnes & Power 1984, Casselman 1990).

Tässä työssä vertailtiin kasvun ilmenemistä otoliiteissa ja somaattista kasvua edustavissa operculumeissa eli kiduskannenluissa ahvenella. Kasvun ilmenemistä luutumissa tutkittiin vertailevasti kasvun takautuvanmäärityksen periaatteella. Otoliitista mittauksia tehtiin useaan suuntaan kasvun ja muodon välisten yhteyksien löytämiseksi. Työn tarkoituksena oli tutkia 1. voidaanko otoliitista luotettavasti määrittää kasvu takautuvasti, 2. somaattisen kasvun vaikutuksia otoliitin muotoon ja tämän vaikutusta takautuvan kasvun määrityksen luotettavuuteen.

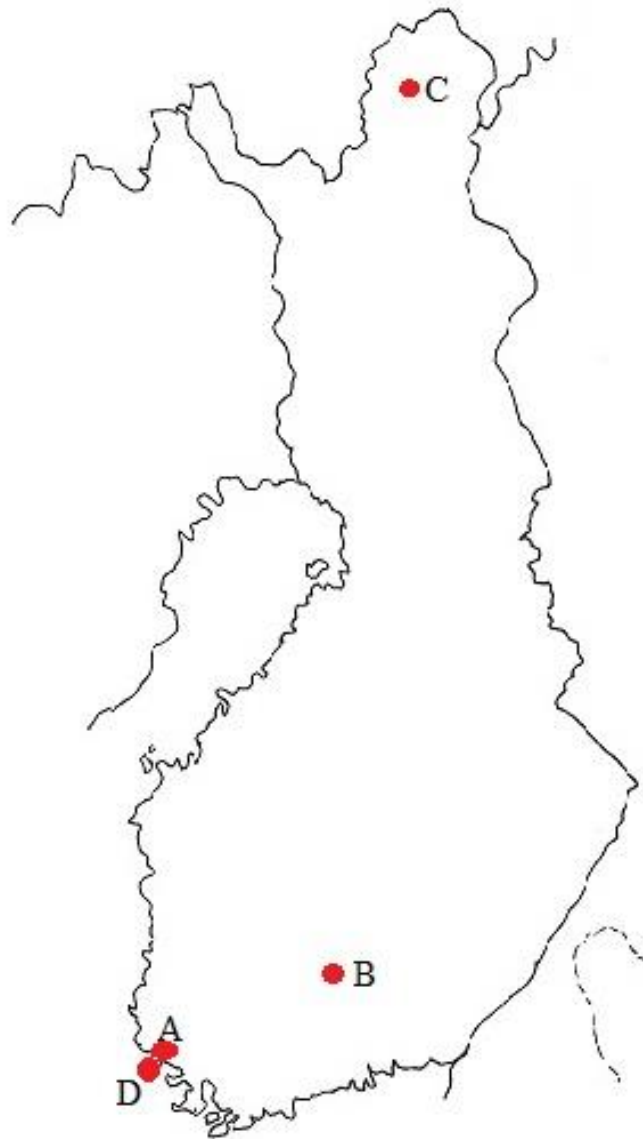
2. AINEISTO JA MENETELMÄT

2.1. Ahvennäytteet

Tutkimuksessa käytettiin ahvenia populaatioista, joiden kasvunopeus oli ennalta tiedossa ja kasvunopeus erosi populaatioiden välillä. Kerätyt ahvennäytteet olivat Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitoksen (RKTL) sekä Helsingin ja Turun Yliopistojen tutkijoiden aineistoista. Näytteet olivat Hämeestä Lammin alueelta Vähä Valkjärvestä (mm. Saxén ym. 2009), Varsinais-Suomesta Naantalin Kuralanjärvestä (Louhesto julkaisematon), Espoosta Nuuksiosta Iso Majaslammesta (Rask ym. 2001) sekä Inarin Aksujärvestä (Kahilainen ym. julkaisematon). Näin otokseen saatiin mahdollisimman erikokoisia, –ikäisiä ja eri tavoilla kasvaneita yksilöitä (Kuva 1). Keskipituudet erosivat tilastollisesti erittäin merkittävästi kuusivuotiailla (Kruskall-Wallis $p > 0,0001$, Kuralanjärvi ei mukana).

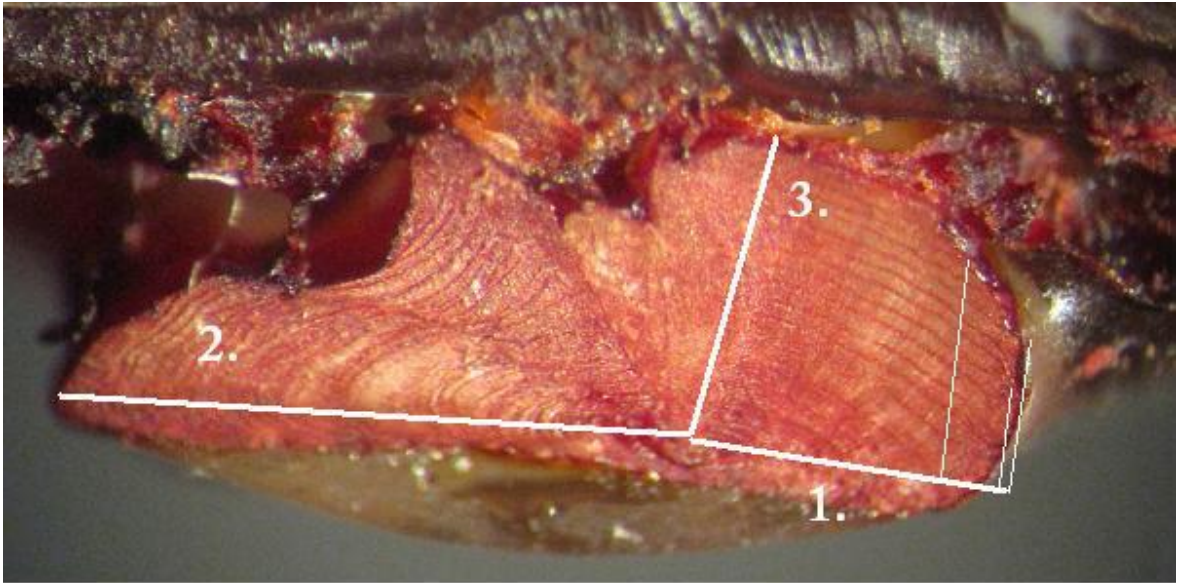


Kuva 1. Kuralanjärvässä (A) (n=3), Vähä Valkjärvässä (B) (n=83), Aksujärvässä (C) (n=15) ja merialueella (D) (n=55) kasvaneiden ahventen operculumeista takautuvasti määritetyt keskipituudet ja niiden keskihajonnat (\pm se) ikävuosittain. Keskipituudet erosivat kuusivuotiaana tilastollisesti erittäin merkitsevästi (Kruskal-Wallis test, $p < 0,0001$).



Kuva 2. Ahvennäytteiden pyyntijärvet Suomen kartalla: A Kuralanjärvi , B Vähä Valkjärvi, C Aksujärvi, D Meri, Saaristomeri Viheriäsitenaukko.

Kuralanjärvi (Kuva 2. A) sijaitsee Varsinais-Suomessa Naantalın Rymättylässä Otavan pienellä saarella. Kuralanjärvi on vahvasti rehevöitynyt ja kärsiikin happikadosta sekä sinileväkukinnoista (Sarvala ym. 2000). Vuonna 1996 Lounais-Suomen ympäristökeskus totesi lähes kaikkien kalojen kuolleen järvestä. Kalakuoleman jälkeen isot vesikirput runsastuivat, mikä johti järveen tulleiden kalojen nopeaan kasvuun. Erityisesti ahvenkalat yleistyivät (Lignell ym. 2009). Ahventen kasvu on Kuralanjärvessä erittäin nopeaa. Näytekalat on pyydetty vuonna 2005 ja edustavat erittäin nopeaa kasvua (Louhesto julkaisematon). Tämän populaation näytteitä saatiin vain neljästä yksilöstä.



Kuva 3. Vähä- Valkjärvestä pyydetyn 17-vuotiaan ahvenen hiottu ja värjätty otoliitin poikkileikkauspinta, johon on valkoisella merkitty kasvun takautuvassa määrityksessä käytetyt mittaussinjet. Linjat lähtevät otoliitin keskusuurteesta eli nukleuksesta, joka on otoliitin alareunassa keskellä. Linja yksi (ot1) kulkee nukleuksesta kohti kalan vatsapuolta (ventral) osoittavaa reunaa, linja kaksi (ot2) selän (dorsal) ja linja kolme (ot3) kyljen puolella olevaa reunaa. Linja 1 (ot1) etäisyys saattoi myös pienentyä kuvassa näkyvien apuviivojen mallin mukaisesti, kun otoliitti ei enää kasvanut vatsan suuntaan, vaan päinvastoin jopa pieneni kalan vanhetessa.

Vähä Valkjärvi (Kuva 2. B) on pieni metsäjärvi Hämeessä Evon alueella. Vähä Valkjärven vedenlaatu luokitellaan nykyään erinomaiseen luokkaan (Kaakkois-Suomen Ympäristökeskus 2000). Aiemmin järvi on ollut hyvin happamoitunut (Rask ym. 2001). Järvelle tehtiin sulfaatti saostus 1980-luvun lopulla, jonka jälkeen ahvenkanta elpyi. Ahven on Vähä Valkjärvestä vallitseva kala. Myös muutamia haukia (*Esox lucius*) esiintyy järvestä. Vähä Valkjärven ahvenkanta on tutkittu vuodesta 1985 alkaen (Rask ym. 2001). Ahventen kasvu Vähä Valkjärvestä on ollut vähäistä (Kuva 1b). Tutkimuksessa käytetyt Vähä Valkjärven ahvennäytteet ovat vuodelta 2007 ja edustavat tässä hyvin hidasta ja pienessä koossa päättyvää kasvua. Ahvenyksilöitä oli 83 kpl. Vähä Valkjärven näytopopulaatiossa näyteahventen keskipituus oli 140 mm vaihteluvälin ollessa 116-168 mm. Näytemäärät olivat operculum, (tästä eteenpäin op) n=83, otoliitti linja1 (Kuva 3), (tästä eteenpäin ot1) n=71, otoliitti linja2 (Kuva 3), (tästä eteenpäin ot2) n=71 ja otoliitti linja3 (Kuva 3), (tästä eteenpäin ot3) n=71.

Aksujärvi (Kuva 2, C) on oligotrofinen ja ahvenen kasvu järvestä on ollut melko hidasta eikä se pysähdy (Kuva 1c). Aksujärvi sijaitsee Pohjois-Suomessa Inarin kunnan alueella ja kuuluu Paatsjoen subarktiseen vesistöalueeseen. Järveä on käytetty mm. erilaisissa siikatutkimuksissa (Kahilainen ym. 2010). Aksujärvestä ahvennäytteitä oli 153 kpl ja ne on pyydetty vuonna 2007. Aksujärven ahvenpopulaation keskipituus oli näytekaloissa 197 mm vaihteluvälin ollessa 101-302 mm. Näytemäärät mittaussinjoittain olivat op n=153, ot1 n=147, ot2 n=149 ja ot3 n=147.

Meren ahventen pyyntialue on Saaristomerellä, Naantalissa edustalla oleva Viheriäistenaukko (Kuva 2. D). Toukokuussa 2008 pyydetty ahvenet ovat rannikon ammattikalastajien saaliista otettu otos. Ammattikalastajan pyydykset ovat valikoivia ja

saaliiksi saadaankin vain tietyn kokoisia kaloja. Tämä kokoluokka on yleensä hyvin kasvavaa osaa kannasta (Kuva 1d). Tässä ryhmässä näytekaloja on kaiken kaikkiaan 55 kpl ja ryhmä koostuu hyvin kasvaneista yksilöistä. Meren populaation näyteahventen keskipituus oli 234,7mm ja vaihteluväli 144-306 mm. Näytemäärät linjoilla olivat op n=53, ot1 n=37, ot2 n=49 ja ot3 n=47.

Iso Majaslammien ahvenet ovat mukana erikoistapauksena, koska niillä on erikoinen kasvuhistoria (Nyberg ym. 2010). Niitä ei otettu mukaan mittauksiin eikä tilastollisiin testeihin. Vuosirenkaiden sijaintien mittaus otoliitista oli mahdotonta muihin järviin vertailukelpoisella tavalla. Iso Majaslampi on happamoitunut aina 1960-luvulta lähtien. 1980-luvun loppuun mennessä järvi oli menettänyt ahvenpopulaationsa (Nyberg ym. 2010). Vuonna 1986 ei Iso Majaslammesta saatu merkintäkoetta varten saaliiksi ainuttakaan ahventa (Raitaniemi ym. 1988). Vuonna 2001 Iso Majaslammessa tehtiin koeverkotuksia, joissa järven todettiin olevan edelleen kalaton ja selkärangattomien määrässä ja koossa tapahtuneen selvää kasvua tuona kalattomana aikana (Nyberg ym. 2010). Vuonna 2002 järveen istutettiin keväällä sekä syksyllä Iso Valkjärvestä pyydettyjä, hitaasti kasvaneita ahvenia. Iso Majaslammien kalat ovat tässä tutkimuksessa kuvastamassa sitä, miten elinympäristössä tapahtuneet muutokset ilmenivät operculumeissa ja otoliiteissa ja siten vaikuttivat luutumien käytettävyyteen kasvun tulkitsemisessä. Vuoden 2002 istutusten jälkeen järvestä syntyneitä kaloja otoksessa oli vain muutamia 1-2 vuoden ikäisiä.

2.1.1. Otoliitti

Osasta otoliiteista (sagitta) oli jo valmiina 0,4 mm paksut, neutraalipunalla värjätty leikkeet. Loput otoliitit liimattiin, hiottiin ja värjättiin neutraalipunaliuoksella niin, että nukleus on esillä poikkileikkauspinnalla (Raitaniemi ym. 2000). Lopulta kummallakin tavalla käsitellyissä otoliiteissa vuosirenkaat olivat vertailukelpoisella tavalla tarkasteltavissa.

Valmiita hiottuja ja värjättyjä otoliitteja tarkasteltiin stereomikroskoopilla ja otoliittileikkeitä tutkimusmikroskoopilla. Otoliiteista tehtiin takautuvia kasvun määrittämiä varten mittaukset kolmeen suuntaan (Kuva 3).

2.1.2. Operculum

Ahvenen iänmääritys ja vuosirenkaiden mittaukset tehtiin kuivista operculumeista stereomikroskoopilla mittaokulaaria apuna käyttäen. Kunkin yksilön operculumia tarkasteltiin petrimaljalla ja mittaustuloksena käytettiin luun keskilinjaa Raitaniemen ym. (2000) mukaisesti. Luutuman kokonaissäde ja jokaisen vuosirenkaan etäisyys luutuman tyvestä mitattiin ja tallennettiin kasvun takautuvaa määrittämistä varten. Linjasta käytetään tästä eteenpäin lyhennettä op.

2.2. Aineiston analysointi ja tilastollinen testaus

2.2.1 Luutumien soveltuvuus takautuvaan kasvunmäärittämiseen

Aineiston tarkastelu aloitettiin sijoittamalla mittaustulokset yksilöittäin koordinaatistoon niin, että x-akselilla on luutuman säde ja y-akselilla kalan pituus pyyntihetkellä. Aineistolle etsittiin sovite, mikä määrää käytettävän laskentamallin takautuvissa kasvunmäärittämissä (Raitaniemi ym. 2000). Excel-tilastointiohjelman regressio-toiminnolla (logaritminen, eksponentiaalinen, lineaarinen, potenssimuotoinen). Se regressio (aineistoon sovitettava käyrä), jonka selitysaste r^2 on lähimpänä lukua yksi, kuvaa joukkoa parhaiten ja antaa tällä tarkastelumenetelmällä luotettavimmat tulokset

takautuvassa kasvun määrityksessä (Raitaniemi ym. 2000). Laskentamalleja on useita erilaisia (Francis 1990, Raitaniemi ym. 2000).

2.2.2 Takautuva kasvunmääritys

Operculumien sekä otoliittien jokaiselta mittauslinjalta laskettiin pituudet takautuvasti. Otoliiteilla ja operculumeilla käytettiin Monastyrskyn kaavaa (Bagenal 1978):

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

missä

L_i = kalan pituus iässä i

S_i = luutuman säde iässä i

S = luutuman säde

b = allometrisen kasvun korjauskerroin

L = kalan pituus

Korjauskerroin b on regressiostasaatava eksponentti. Mitä lähempänä lineaarista luutuman säteen ja kalan pituuden välinen riippuvuus on, sitä lähemmäksi lukua 1 b :n arvo asettuu. Korjauskerroin b pyrkii ottamaan huomioon kalan pituuden ja luutuneiden osien välisen riippuvuuden epälineaarisuuden ts. allometrisuuden (Francis 1990, Raitaniemi ym. 2000, Tirri ym. 2001). Allometria on pituuden ja muodon välinen riippuvuus, joka haluttiin ottaa huomioon, ja siksi Monastyrskyn kaava oli luonteva vaihtoehto tähän tutkimukseen.

Koska otoliittiaineistoista ei saatu suoraan lähellekään 1 olevia b :n arvoja, kokeiltiin onko suuntaa antava arviointi otoliiteista mahdollista sovittamalla Monastyrskyn kaavan b :n arvot operculumaineiston arvojen perusteella. Monastyrskyn kaavalla laskettuja pituuksia käytettiin suuntaa antavina arvoina sovitettaessa sopivaa b :n arvoa otoliittiaineistoihin. Näin oli mahdollista tarkastella vuosien välisiä keskikasvuja otoliitin mittauslinjoilta mahdollisimman tarkkaan määritettynä, vaikka tulos ei olekaan vertailukelpoinen sellaiseen tilanteeseen, jossa otoliitti on ainoa käytettävissä oleva luutuma takautuvaan kasvunmääritykseen.

Takautuvasti määritetyistä pituuksista laskettiin ikäryhmäkohtaiset keskiarvot jokaiselta mittauslinjalta. Ikäryhmät, joissa yksilömäärä jäi alle 5, jätettiin pois. Kun ensimmäisen vuoden pituudet laskettiin suoraan aineistoista saaduilla b :n arvoilla, saattoivat ensimmäisen vuoden pituudet olla jopa 190 mm. Tämä pituus on yksivuotiaalle ahvenelle liian paljon, joten käytetty b :n arvo osoittautui liian pieneksi tai osalla otoliittien mittauslinjoilla liian suureksi. Tämän seurauksena päätettiin kokeilla b :n arvon sovittamista.

Eksponentti b :n arvo sovitetttiin siten, että viidennen ikävuoden pituus oli mahdollisimman lähellä vastaavaa pituutta operculumista määritettynä. Kun pituudet olivat ± 10 mm, päätettiin b :n arvon olevan käyttökelpoinen. Tästä eteenpäin käytän aineistosta suoraan saaduilla b :n arvoilla lasketuista pituuksista selitettä b_{lask} ja aineistoon sovitetuilla b :n arvoilla lasketuista pituuksista selitettä b_{sov} .

Monastyrskyn kaavalla b_{lask} - sekä b_{sov} -arvoilla laskettuja ikäryhmäkohtaisia pituuksia testattiin toistettujen mittausten satunnaismuuttujien kovarianssianalyysillä. Päämuuttujina testauksessa olivat mittauslinja, populaatio ja ikäkohtainen pituus. Kovariaatteina olivat ikäluokka sekä pituusluokka. Analyysillä tarkasteltiin populaation vaikutusta tutkittavaan tulomuuttujaan. Toistettujen mittausten satunnaismuuttujien kovarianssianalyysi pienimmän neliösumman (Least-Squares Means, LSM) menetelmällä saaduista arvoista

piirrettiin toisen asteen yhtälön mukaiset käyrät. Näitä vertailtiin Monastyrskyllä saatuihin ikäryhmäkohtaisiin keskipituuksista piirrettyihin käyriin. LSM käyristä tarkasteltiin tasoerojen suuruutta sekä käyrien muotojen eroja mittauslinjojen välillä.

Suoraan Monastyrskyn yhtälöllä laskettuja pituuksia tarkasteltiin kuvina sekä analyysillä (Differences of Least-Squares Means) tarkasteltiin ikäryhmäkohtaisten pituuksien eroa vastaavan ikäryhmän operculumista määritettyyn pituuteen. Eroja tarkasteltiin kaikilla mittauslinjoilla. Aineiston normalisuus tarkastettiin jäännösten (residuaali) statistiikasta, jonka SAS-ohjelma laskee. Kasvun takautuvat laskennat, b:n arvo ja lisääineistotestaukset suoritettiin taulukkolaskentaohjelma Excelillä. Varsinaisten testien (Toistettujen mittauksen satunnaismuuttujien kovarianssianalyysi) tekemisessä käytettiin SAS -tilasto-ohjelmaa (versio 9.2).

2.2.3 Operculumin b:n arvo

Operculum-aineistosta saadut r^2 -arvot jäivät usealla linjalla heikoiksi, syynä mm. eri pituusluokkien vähäisyys. Yhdistetyssä aineistossa tulokseen lienee vaikuttanut usean eri mittaajan todennäköisesti hieman toisistaan poikenneet mittauskäytännöt (kuva 3). Raitaniemen (henk. koht. tiedonanto) mukaan suurimmat selittävyudet on saatu aineistolle, joka perustuu vain yhden ihmisen tekemiin mittauksiin useista eri ahvenkannoista. Tässä yhdistetyssä aineistossa on edustettuna runsaasti ahvenen eri kokoluokkia alle 100mm:stä yli 400mm:iin. Em. tarkastelun tulos sopi hyvin yhteen kirjallisuudessa usein esitetyn b:n arvon $b=0,88$ kanssa (Le Cren 1947, Raitaniemi ym. 1988, Weatherley & Gill 1989, Raitaniemi ym. 2000, Vesala & Ruuhijärvi 2008). Tässä tutkimuksessa operculumaineistoille päätettiin edellä mainituista syistä käyttää Raitaniemen ym. (1988) sekä Vesalan ja Ruuhijärven (2008) ahvenen takautuvissa kasvunmäärittämissä käyttämää b:n arvoa 0,88. Monastyrskyn menetelmällä lasketut ensimmäisten elinvuosien kasvuarvot ovat varsin herkkiä laskennassa käytetyn allometrisen kasvun (Hare and Cowen, 1995) korjauskertoimen (b) suhteen, jolloin 0,88 käyttö b:n arvona on entistä perustellumpaa. Operculum aineisto toimii vertailukohtana ja somaattisen kasvun todentajana.

2.2.4 Otolitiin muoto

Otolitiin muotoa tarkasteltaessa nollahypoteesina (H_0) oletetaan, että kalan kasvunopeus ei vaikuta otoliitin kasvusuuntien keskinäisiin suhteisiin eli otoliitin muotoon. Otolitiin mittauslinjojen eroja vertailtiin populaatioiden sisällä muuttujilla, jotka saatiin jakamalla linjojen säteet keskenään (ot2/ot1, ot3/ot2, ot1/ot3, op/ot1 op/ot2, op/ot3, Kuva 3). Alkuperäinen aineisto ei ollut normaalijakautunut, joten sille tehtiin log-muunnokset ennen suhdelukujen laskemista. Otolitiin- ja operculumlinjojen mittausarvot skaalattiin vertailukelpoisiksi ennen suhdelukujen laskemista. Saatua suhdelukuja verrattiin toisiinsa ahvenpopulaatioiden välillä ANOVAlla, Tukeyn HSD -testillä (Honestly Significant Difference). Malli olettaa, että jäännökset ovat normaalijakautuneet. Aineiston normalisuus tarkastettiin Kolmogorov-Smirnovin testillä.

Suhdelukuja tarkasteltiin kolmiulotteisesti pyrkien löytämään mahdollisia systemaattisia toistuvuuksia. Oletuksena oli, että nopeasti kasvavilla yksilöillä kasvu otoliitissa suuntautuisi linjojen ot1 ja ot2 suuntiin, kun taas hitaasti kasvaneella se suuntautuisi enemmän linjan ot3 suuntaan (J. Raitaniemi, suullinen tiedonanto). Kolmiulotteisissa kuvissa y-akselilla oli pituus tai ikä sekä x- ja z-akseleilla jokin mittauslinjoista. Erityistapauksena mukana ollutta Kuralanjärveä tarkasteltiin pelkästään graafisesti. Suhdeluvut laskettiin taulukkolaskentaohjelma Excelillä. Testien (ANOVA, Tukey HSD), muunnosten ja kolmiulotteisten kuvien tekemisessä käytettiin SAS -tilasto-ohjelmaa (versio 9.2).

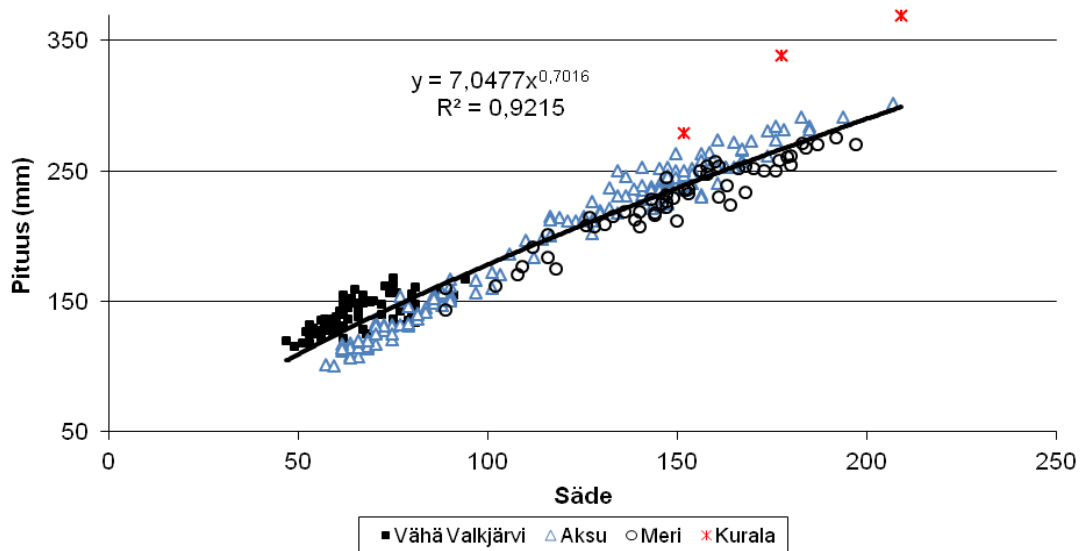
2.2.5 Äkillisen kalan kasvunopeuden muutoksen ilmeneminen otoliiteissa

Otoliiteissa havaittujen vertailtavuusongelmien, kuten äkillisen kasvunopeuden muutoksen vuoksi, Ison Majaslammien ahvenaineisto jätettiin tilastollisten tarkastelujen ulkopuolelle. Myös Kuralanjärven aineisto jätettiin pienen otos koon vuoksi tilastollisten tarkastelujen ulkopuolelle. Näitä aineistoja arvioitiin ainoastaan silmämääräisesti.

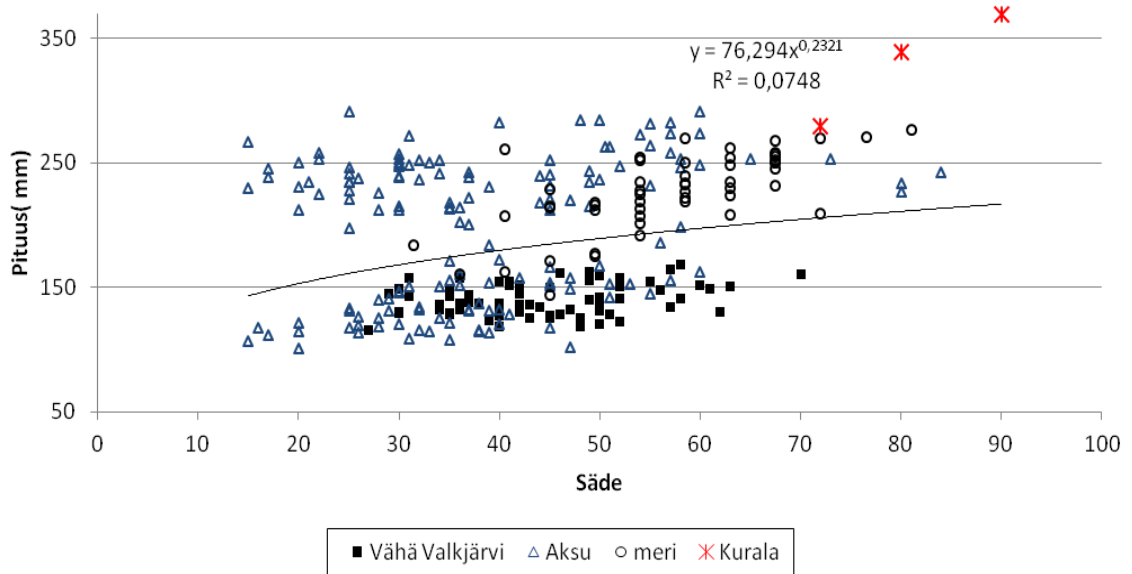
3. TULOKSET

3.1. Luutumien soveltuvuus takautuvaan kasvun määrittämiseen

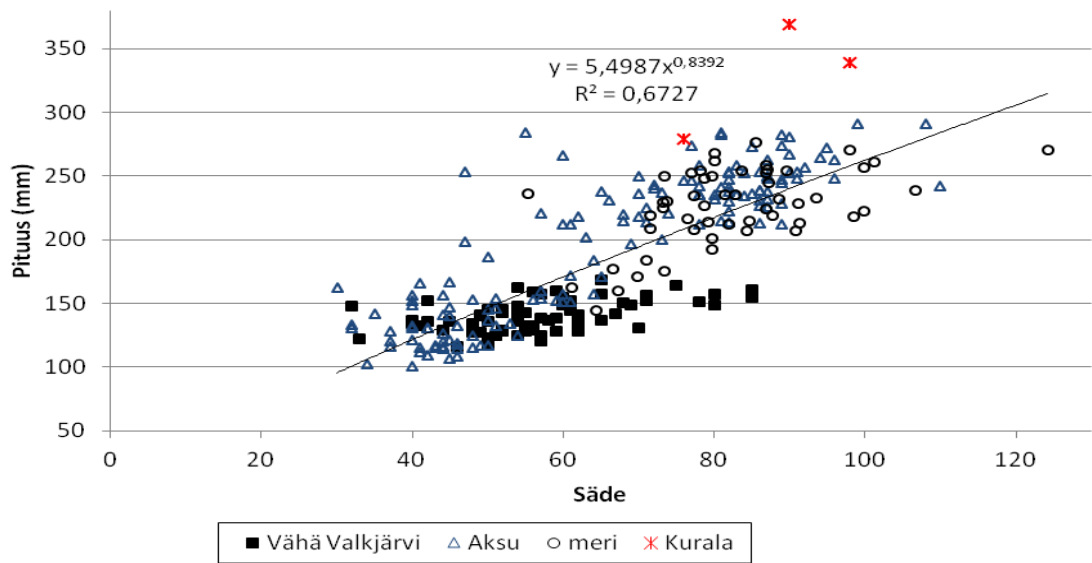
Ahventen operculumin säde selitti ahvenen pituutta suhdeluvuiltaan tässä paremmin kuin mikään otoliitin mittauslinjan säde. Operculumeista mitatut säteet jakautuvat tasaisesti regressiokäyrän lähelle (Kuva 4.). Otoliittien säteet hajaantuvat operculumin säteitä laajemmalle regressiokäyrästä (Kuvat 5-7.)



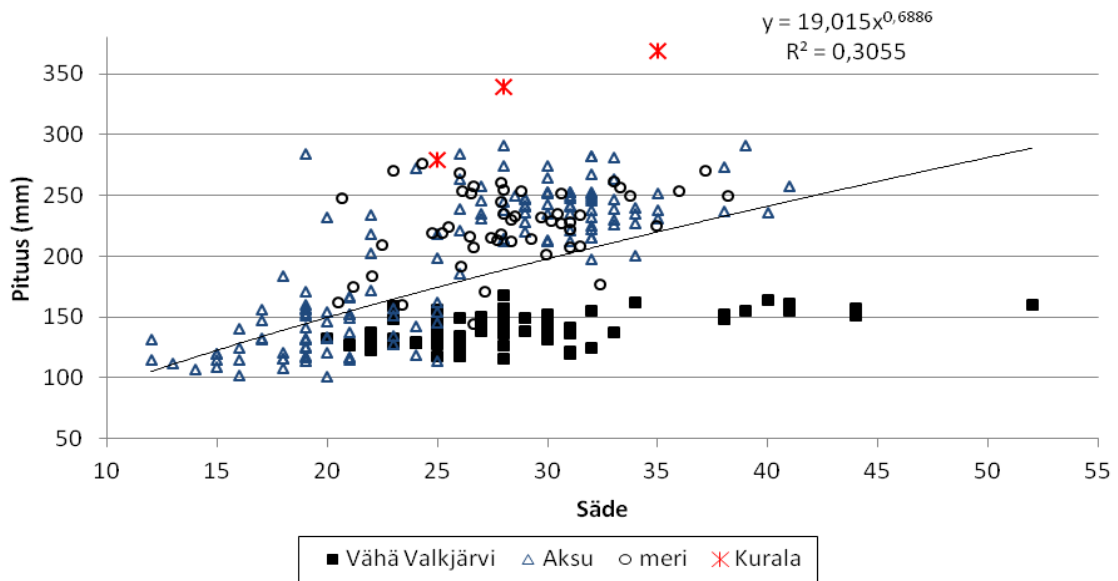
Kuva 4. Operculumin säteen ja kalan pituuden välinen riippuvuus ahvenaineistossa (n = 295). Kuvassa esitetty Monastyrskyn kaavalla koko aineistoon sovitettu käyrä.



Kuva 5. Otoliitin linjan1 säteen ja kalan pituuden välinen riippuvuus ahvenaineistossa (n = 275). Kuvassa esitetty Monastyrskyn kaavalla koko aineistoon sovitettu käyrä.



Kuva 6. Otoliitin linjan2 säteen ja kalan pituuden välinen riippuvuus ahvenaineistossa (n = 271). Kuvassa esitetty Monastyrskyn kaavalla koko aineistoon sovitettu käyrä.



Kuva 7. Otolitiin linjan 3 säteen ja kalan pituuden välinen riippuvuus ahvenaineistossa ($n = 268$). Kuvassa esitetty Monastyrskyn kaavalla koko aineistoon sovitettu käyrä.

Selitysasteet olivat operculumien mittauslinjoilta tehdyllä aineistolla Aksun ja meren populaatioilla vahvat, mutta Vähä Valkjärven aineistossa selitysaste oli alhainen (Taulukko 1). Kun kaikkien populaatioiden aineistot yhdistettiin, selitysaste oli kohtalainen.

Koko aineistosta yhdistetyn otoksen r^2 -arvo ei ollut merkittävästi korkeampi, kuin yksittäisten populaatioiden operculumaineistojen r^2 -arvot olivat (Taulukko 1). Eri populaatioiden mittauslinjoilta Monastyrskyn yhtälöstä b_{lask} :n arvoista pienin oli vain 0,12 ja suurin 0,89. b_{sov} :n arvosta pienin oli 0,75 ja suurin 1,35. Kun populaatiot yhdistettiin tai aineistoon lisättiin muuta ahven materiaalia, eivät selitysaste tai b :n arvo juuri kohentuneet (Taulukko 1).

Vähä Valkjärven hidasta ja myös pysähtynyttä kasvua edustaneella populaatioilla korkein selitysaste oli otoliitin linjan 3 suunnalla. Aksun hitaan, mutta jatkuvan kasvun populaatiolla korkeimmat selitysasteet olivat otoliitin linjan 2 suunnalla. Meren suhteellisen nopeaa ja jatkuvaa kasvua edustavassa populaatiossa korkeimman selitysasteen antoi otoliitin linjan 1 suunta. Kaikki linjat siis olivat ”parhaita” jollakin kasvunopeudella.

Taulukko 1. Kalan pituuden ja eri luutumien säteen välisen suhteen selitysaste (r^2), tutkimusaineistoon sovitettavasta powerfunktioista saatava korjauskerroin (b_{lask}), tutkimuksen toteuttamiseen sovitettu korjauskerroin (b_{sov}) sekä näytemäärä (n).

ahven populaatiot/metodi	r^2	b_{lask}	b_{sov}	n
Vähä Valkjärvi, Aksu, meri ja Kurala				
/ op	0,9215	0,70		294
/ ot 1	0,0748	0,23		275
/ ot2	0,6727	0,84		271
/ ot3	0,3055	0,69		268
Vähä Valkjärvi, Aksujärvi, Iso Majaslampi, meri, Munajärvi (Raitaniemi ym. 1988), Orajärvi, Havisevanjärvi (Raitaniemi & Rask 1994), Alajärvi (Raitaniemi 1999), Lappajärvi				
/op	0,9194	0,79		497
Vähä Valkjärvi, Aksujärvi, Iso Majaslampi, meri, Munajärvi, Havisevanjärvi, Alajärvi, Lappajärvi				
/op	0,9879	0,86		160
Vähä Valkjärvi/op	0,5298	0,42	0,88	83
Vähä Valkjärvi/ ot1	0,0753	0,12	1,05	71
Vähä Valkjärvi/ ot2	0,2320	0,22	1,00	71
Vähä Valkjärvi/ ot3	0,2566	0,24	0,90	71
Aksu/ op	0,9802	0,88	0,88	153
Aksu/ot 1	0,0457	0,18	1,15	147
Aksu/ ot2	0,7139	0,84	0,88	149
Aksu/ ot3	0,6383	0,86	1,20	147
meri/ op	0,9231	0,76	0,88	55
meri/ ot 1	0,4586	0,89	1,35	37
meri/ ot 2	0,3084	0,57	0,75	49
meri/ ot 3	0,1728	0,41	0,80	47

3.2. Takautuvasti määritetyt pituudet

Otoliittien leikkauspinoilta mitattujen säteiden ja kalan pituuden väliset selitysasteet jäivät kaikilla populaatioilla ja kaikilla mittauslinjoilla heikoiksi. Pituudet voitiin laskea takautuvasti b_{lask} arvoilla ainoastaan Aksun ja meren populaationäytteistä mittauslinjoilta op, ot2 ja ot3. Ahventen pituuksia ei voitu laskea kummallakaan populaatiolla linjalta ot1 niiden mahdottomien b:n arvon takia ($b=0,18$). Aksun mittauslinja op sai suoraan aineistosta hyvän b:n arvon ($b=0,88$), joten sille ei tarvinnut estimoida muuta arvoa.

Taulukko 2. b_{lask} arvoilla määritettyjen pituuksien toistettujen mittausten satunnaismuuttujien kovarianssianalyysin yhdysvaikutusten vapausasteet (df1/df2), F arvot ja merkitsevyydet. Analyysissä mukana Aksu ja meri.

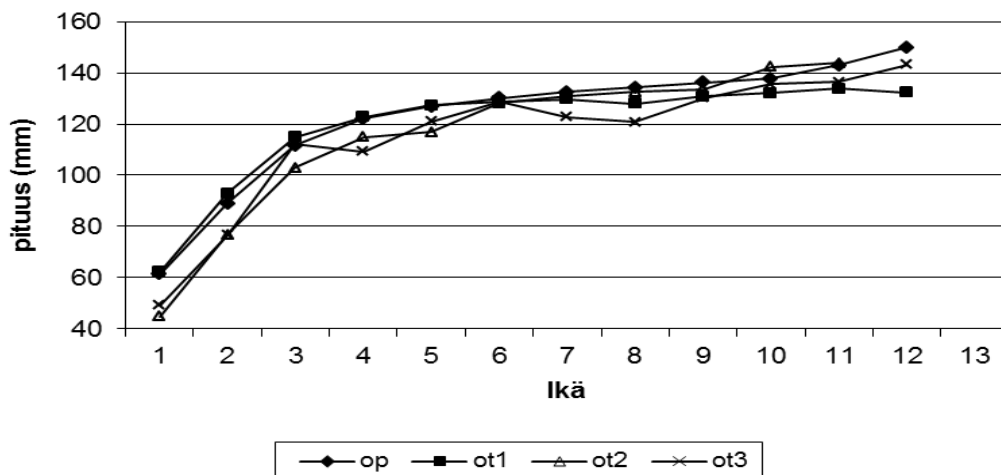
Vaikutus	df1/df2	F arvo	Pr> F
mittauslinja	3/2625	270,74	<0,0001
populaatio	1/1467	255,64	<0,0001
mittauslinja*populaatio	2/2319	185,84	<0,0001
ikäkohtainen pituus	1/2459	3024,91	<0,0001
ikäkoht.pit.*mittauslinja	3/2319	62,89	<0,0001
ikäkoht.pit.*populaatio	1/2919	117,35	<0,0001
ikäkoht.pit.*ikäkoht.pit.	1/2962	507,85	<0,0001
ikäkoht.pit.*ikäkoht.pit.*populaatio	1/2959	109,71	<0,0001
ikäkohtainen pit.*mittauslinja*populaatio	2/1879	115,47	<0,0001

Taulukko 3. b_{sov} -arvoilla määritettyjen pituuksien toistettujen mittausten satunnaismuuttujien kovarianssianalyysin yhdysvaikutusten vapausasteet (df1/df2), F arvot ja merkitsevyydet. Analyysissä mukana Vähä Valkjärvi, Aksu sekä meri.

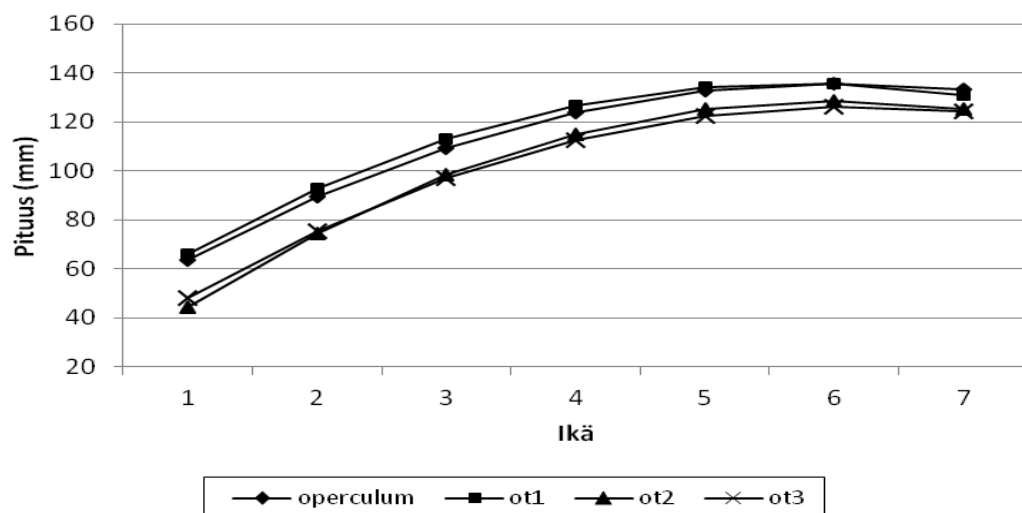
Vaikutus	df1/df2	F arvo	Pr> F
mittauslinja	3/4553	12,50	<0,0001
populaatio	2/626	12,03	<0,0001
mittauslinja*populaatio	6/4551	76,42	<0,0001
ikäkohtainen pituus	1/2571	4678,46	<0,0001
ikäkoht.pit.*mittauslinja	3/4571	4,72	0,0027
ikäkoht.pit.*populaatio	2/2568	121,97	<0,0001
ikäkoht.pit.*ikäkoht.pit.	1/4630	962,82	<0,0001
ikäkoht.pit.luokka *ikäkoht.pit.*populaatio	2/4600	138,03	<0,0001
ikäkohtainen pit.*mittauslinja*populaatio	6/4570	25,01	<0,0001

Takautuvasti määritettyjen pituuksien toistettujen mittausten satunnaismuuttujien kovarianssianalyysillä (Type 3, Tests of Fixed Effects) tarkasteltujen yhdysmuuttujapareista mittauslinjan ja populaation välisen yhdysvaikutuksen ollessa tilastollisesti merkitsevä ($p < 0,0001$) voidaan olettaa, että jokin mittauslinja poikkeaa toisista. Mittauslinjan ja populaation välinen yhdysvaikutus on tilastollisesti erittäin merkitsevä sekä b_{lask} arvoilla (Taulukko 2) että b_{sov} (Taulukko 3) arvoilla takautuvasti määritetyissä pituuksissa. Yhdysvaikutus ikäryhmäkohtaisten pituuksien välillä on myös tilastollisesti erittäin merkitsevä ($p < 0,0001$) b_{lask} -arvoilla (Taulukko 2) ja b_{sov} -arvoilla (Taulukko 3) takautuvasti lasketuissa pituuksissa. Tällöin on mittauslinjojen pituuksista piirrettyjen käyrien muoto sama (Kuvat 8-13) ja se vahvistaa edellisiä havaintoja.

Toistettujen mittausten satunnaismuuttujien kovarianssianalyysin pienimmän neliösumman laskettujen toisen asteen yhtälöiden mukaisissa käyrissä (Kuvat 9, 11 ja 13) on nähtävissä tasoeroja ikäryhmittäin kaikilla populaatioilla, vaikka käyrät noudattelevat samaa muotoa silmämääräisesti tarkasteltuna. Yhdysmuuttujien ollessa mittauslinjan ja populaation välillä tilastollisesti erittäin merkitsevä b_{lask} - sekä b_{sov} -arvoilla, tarkemmat tasoerot saatiin näkyviin tarkastelemalla pienimmän neliösummien eroja pituusluokissa (Differences of Least Squares Means) (Liitteet 1,2 ja 3).



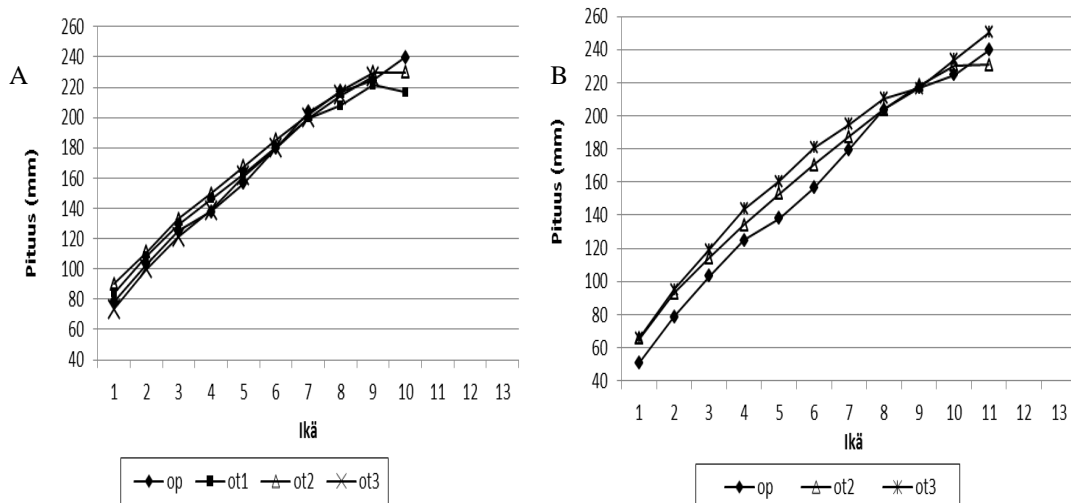
Kuva 8. Monastyrskyn yhtälöllä eri mittauslonjoilta takautuvasti määritetyt keskipituudet Väähä Valkjärven ahvenpopulaatiosta, yhtälössä käytettiin jokaiselle linjalle erikseen b_{sov} -arvoa (op $b=0,88$; ot1 $b=1,05$; ot2 $b=1$; ot3 $b=0,9$).



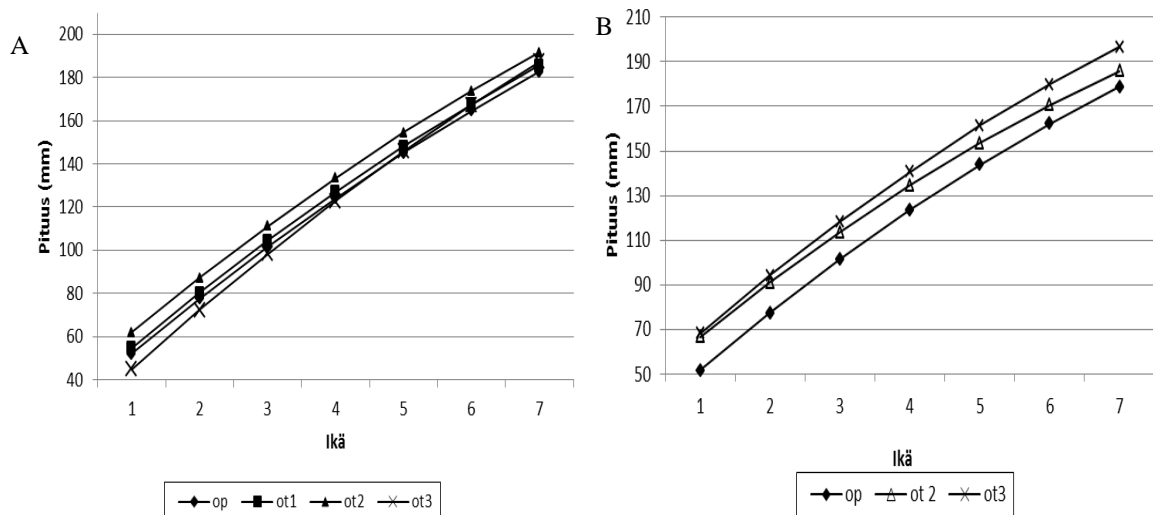
Kuva 9. Väähä Valkjärven populaation pienimmän neliösummamenetelmällä tarkastellut keskipituudet kaikissa ikäryhmissä eri mittauslinjoilla (Least Square Means, $p<0,0001$).

Monastyrskyn yhtälöllä määritetyt pituudet (Kuva 8) noudattavat muodoltaan melko lailla pienimmän neliösumma kuvaa Väähä Valkjärven aineistossa (Kuva 9). Monastyrskyn yhtälöllä määritetyissä pituuksissa linja ot1 noudattaa parhaiten operculumista määritettyjä pituuksia. Linjat op sekä ot1 kulkevat ikävuoteen 7 asti lähes päällekkäin.

Linjan ot1 pituuserot linjasta op olivat kaikissa ikäryhmäkohtaisissa pituuksissa välillä $-4-0,6$ mm (Liite 1). Tilastollisesti mikään ikäryhmä ei eroa merkitsevästi op-pituuksista linjalla ot1 (Tukey-Kramer, $p=0,357-1,000$). Linjan ot2 erot op:sta ovat välillä $4-17$ mm (Tukey-Kramer, $p<0,0001$) ikäryhmä 6 $p=0,068$, ikäryhmä 7 $p=0,894$). Linjan ot3 erot op:sta olivat välillä $9-15$ mm (Tukey-Kramer, $p<0,0001$, ikäryhmä 7 $p=0,021$). Linjat ot2 ja ot3 väliset erot ovat hyvin pieniä (Liite 1).



Kuva 10. Monastyrskyn yhtälöllä eri mittauslinjoilta takautuvasti määritetyt keskipituudet Aksun ahvenpopulaatiolle. Kuvassa A b_{sov} -arvoilla takautuvasti määritetyt keskipituudet (op $b=0,88$; ot1 $b=1,15$; ot2 $b=0,88$; ot3 $b=1,2$) ja kuvassa B b_{lask} -arvoilla takautuvasti määritetyt keskipituudet (op $b=0,88$; ot2 $b=0,84$; ot3 $b=0,86$).

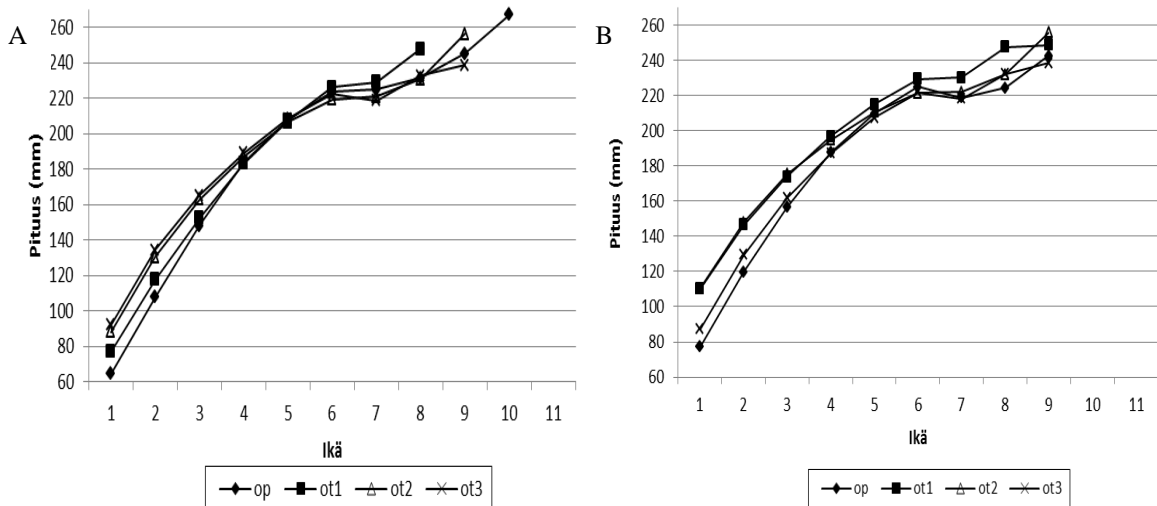


Kuva 11. Aksun populaation pienimmän neliösummamenetelmällä lasketut keskipituudet. Kuvassa A on b_{sov} -arvoilla laskettuja Monastyrskyn kaavalla määritettyjä pituuksia ja oikealla B b_{lask} -arvoilla laskettuja pituuksia (Taulukko 1) (Least Square Means, $p<0,0001$).

Monastyrskyn yhtälöllä b_{lask} -arvoilla takautuvasti määritetyissä pituuksissa (Kuva 10) on b_{sov} -arvoilla määritettyjä pituuksia enemmän tasoeroja eri luutumien välillä Aksun aineistossa. Viimeisen ikäryhmän tasoerot säilyvät molemmilla tavoilla määritetyissä takautuvissa pituuksissa pienen näytemäärän takia. b_{sov} -arvoilla määritetyissä pituuksissa seitsemäntenä ikävuotena pituudet ovat lähellä toisiaan. Sama ilmiö näkyy aineistosta lasketuilla arvoilla määritetyissä pituuksissa yhdeksäntenä ikävuotena.

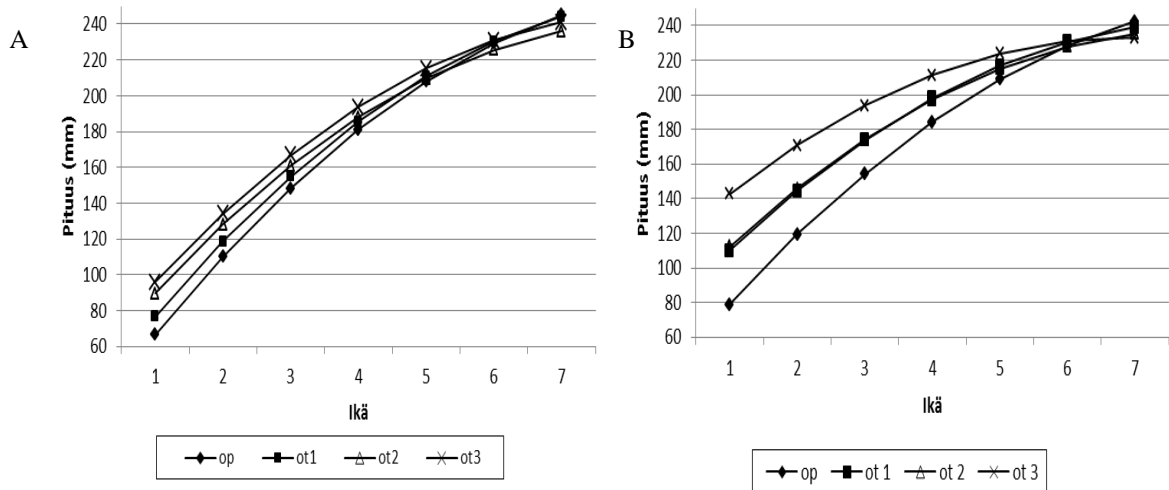
b_{sov} -arvoilla määritettyjen pituuksien pienimmän neliösumman arvoista piirretyissä käyrissä (Kuva 11 A.) linja ot1 on lähimpänä linjaa op Aksun aineistossa (Liite 1). Linja ot1 poikkeaa linjasta op määritetyistä ikäryhmäkohtaisista pituuksista 3mm joka ikäryhmässä. Erot ovat ikäryhmissä 2 ja 3 tilastollisesti merkitseviä ($p<0,001$), mutta muuten eivät (Tukey–Kramer, $p=0,02–0,8$). Linja ot2 poikkeaa linjasta op 9–10 mm (Liite

2) ja erot ovat tilastollisesti erittäin merkitseviä (Tukey–Kramer, $p < 0,001$). Linjan ot3 poikkeamat linjasta op ovat välillä 5–7 mm (Liite 3). Kolmen ensimmäisen ikävuoden erot ovat tilastollisesti merkitseviä (Tukey–Kramer, $p = 0,001–0,002$) ja loput eivät ole tilastollisesti merkitseviä eroja (Tukey–Kramer $p = 0,182–1,00$). b_{lask} -arvoilla määritettyjen pituuksien LSM:n estimaateista piirretyt käyrät ovat kaikki samaa muotoa ($p = 0,001$) (Kuva 11 B). Linja ot2 poikkeaa op:sta 7–15 mm (Liite 2) ja erot ovat tilastollisesti erittäin merkitseviä (Tukey–Kramer $p < 0,001$) paitsi seitsemäntenä ikävuotena ero ei ole enää tilastollisesti merkitsevä (Tukey–Kramer $p = 0,292$). Linjan ot3 erot op:sta ovat välillä 17–18 mm ja ero kasvaa ikävuosien lisääntyessä (Liite 3). Erot ovat tilastollisesti erittäin merkitseviä kaikissa ikäryhmissä (Tukey–Kramer $p < 0,001$).



Kuva 12. Monastyrskyn yhtälöllä eri luutumista takautuvasti määritetyt pituudet meren ahvenpopulaatiolle. Kuvassa A b_{sov} -arvoilla takautuvasti määritetyt keskipituudet (op $b = 0,88$; ot1 $b = 1,35$; ot2 $b = 0,75$; ot3 $b = 0,8$) ja kuvassa B b_{lask} -arvoilla takautuvasti määritetyt keskipituudet (op $b = 0,88$; ot1 $b = 0,89$; ot2 $b = 0,57$; ot3 $b = 0,41$).

Meressä näyteahventen Monastyrskyn yhtälöllä takautuvasti määritettyjen pituuksien b_{sov} -arvoilla sekä b_{lask} -arvoilla ovat silmämääräisesti hyvin samanmuotoisia. Ensimmäisenä ikävuotena b_{lask} -arvoilla määritetyt pituudet ovat välillä 77,3–110,4 mm ja b_{sov} -arvoilla 64,4–91,9 mm (Kuva 12). Vastaavat erot pituuksissa viidentenä ikävuotena ovat lasketuilla 207,1–215,0 mm ja sovitetuilla arvoilla 207,3–208,5 mm.



Kuva 13. Meren populaation pienimmän neliösummamenetelmällä saadut keskipituudet. Kuvassa A on käytetty b_{sov} -arvoilla laskettuja Monastyrskyn kaavalla laskettuja pituuksia ja kuvassa B b_{lask} -arvoilla laskettuja pituuksia.

Pienimmän neliösumman menetelmällä tarkastelluissa keskipituuksissa (Kuva 13) on tasoeroja meren populaatiossa. b_{sov} -arvoilla erot ovat pienempiä kuin b_{lask} -arvoilla. b_{sov} -arvoilla määritettyjä pituuksia arvioitaessa on linja ot1 lähimpänä linjaa op. Ikävuosittain erot linjojen välillä ovat 1–10 mm (Liite 1). Linjalla ot1 ikävuosien 1–3 erot ovat tilastollisesti erittäin merkitseviä (Tukey–Kramer $p=0,0001$) ja erot neljäntenä ikävuotena ovat tilastollisesti merkitseviä ($p=0,0062$). Linjan ot1 ikävuosien 5–7 erot eivät olleet tilastollisesti merkitseviä (Tukey–Kramer $p=0,8066–1,000$). b_{sov} -arvoilla määritettyjen pituuksien linjan ot2 poikkeamat op:sta ovat välillä 2–23 mm (Liite 2). Erot ovat tilastollisesti merkitseviä (Tukey–Kramer $p=0,0001–0,0154$) paitsi ikävuosina viisi ($p=0,9965$) ja kuusi ($p=0,7514$). Vastaavat linjan ot3 erot op:sta ovat välillä 2–30 mm (Liite 3), saaden tilastollisesti erittäin merkitseviä arvoja (Tukey–Kramer $p<0,0001–0,0004$). Ainoastaan kuudennen ($p=0,9997$) ja seitsemännen ikävuoden ($p=0,9536$) erot op:sta linjalla ot3 eivät olleet tilastollisesti merkitseviä.

b_{lask} -arvoilla määritettyjä pituuksia tarkastellessa linjat ot2 ja ot1 ovat lähes päällekkäin koko matkan (Kuva 13 B). Näiden linjojen erot op:sta ovat välillä ot1; -31,0–3,4 mm ja ot2; 7–33 mm (Liite 2). Molemmilla linjoilla ot1 ja ot2 ovat erot op:sta tilastollisesti erittäin merkitseviä (Tukey–Kramer $p<0,0001$) ikävuoteen viisi asti (t5). Mittauslinjan ot1 erot op:sta ikävuosina kuusi (Tukey–Kramer $p=0,88$) ja seitsemän (Tukey–Kramer $p=0,80$) eivät olleet tilastollisesti merkitseviä. Mittauslinjan ot2 ero op:sta ikävuotena kuusi (Tukey–Kramer $p=1,00$) ei ollut tilastollisesti merkitsevä mutta ikävuotena seitsemän (Tukey–Kramer $p=0,05$) taas oli. Linjan ot3:n poikkeamat op:sta olivat välillä 9–64 mm (Liite 3). Erot ot3 ja op:n välillä olivat linjojen ot1 ja ot2 tapaan erittäin merkitseviä (Tukey–Kramer $p<0,0001$) viidenteen ikävuoteen asti. Mittauslinjan ot3 erot op:sta kuudentena ikävuotena ei ollut tilastollisesti merkitsevä (Tukey–Kramer $p=0,830$), mutta seitsemäntenä ero oli taas merkitsevä (Tukey–Kramer $p=0,004$).

3.3. Otolitiittien muoto

Otolitiittien mittauslinjojen suhdelukujen (ot3/ot2, ot2/ot1, ot1/ot3, op/ot1 op/ot2, op/ot3) vertailu populaatioiden välillä ANOVAlla (Tukey HSD) osoitti, että erot olivat tilastollisesti merkitseviä kaikissa populaatioissa ja kaikki erosivat tilastollisesti toisistaan.

Aksujärven ahventen otoliiteissa linja ot2 on suhteellisesti verrattuna kasvaneet muita linjoja vahvimmin kun linjoja vertailtiin toisiinsa kolmiulotteisesti. Linja ot2 oli vallitseva niin pituuteen kuin ikäänkin verrattaessa. Vähä Valkjärven ahventen otoliiteissa ot3-suunta on voimakkaammin ja ot2 heikommin kehittynyt kuin Aksun ahvenilla, joilla kasvu on ollut myös melko hidasta, mutta jatkuvaa vanhalle iälle asti. Aksun ahvenilla on kaikista populaatioista vahvimmat painotukset suhteissa ot2-suuntaan (Kuva 14 ja 15).

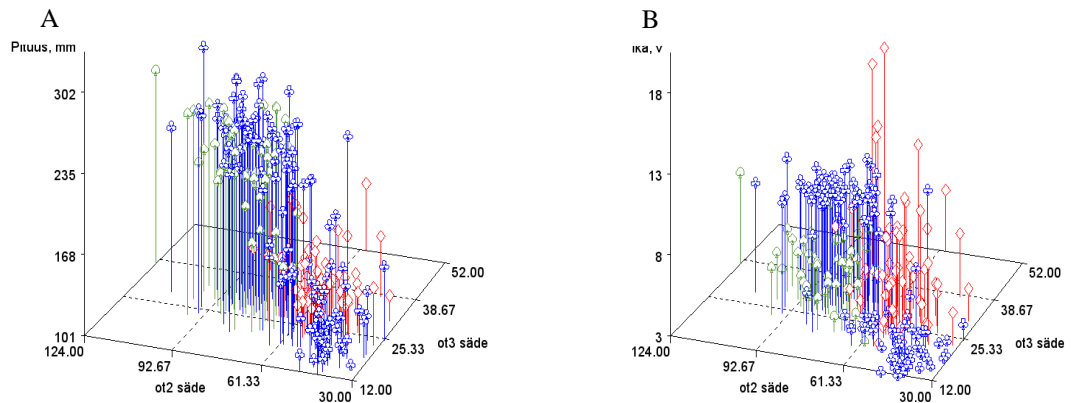
Suhdekuvassa ot2/ot1 (Kuva 15) ovat kaikki populaatiot jakautuneet melko tasaisesti koordinaatistoon. Vähä Valkjärven ahventen jakautuminen näiden linjojen välillä on kuitenkin heikompi kuin Aksun ahvenilla. Vähä Valkjärven ahvenet ovat lyhyempiä kuin Aksun ahvenet, mutta osa iältään samaa luokkaa. Aksun ahvenissa on hyvin vaihtelevan pituisia ja ikäisiä yksilöitä. Vähä Valkjärven säteiden pituudet painottuvat kaikilla linjapareilla ot1 ja ot2-suuntiin ja näistäkin hieman enemmän ot1-suuntaan (Kuva 15). Aksun vanhalle iälle jatkuva kasvu ja Vähä Valkjärven päättyvä pituuskasvu näkyvät parhaiten ot1/o2 suhteessa (Kuva 15 B). Aksun otoliiteissa linjat ot1 ja ot2 ovat pitkälle kasvaneita kun taas Vähä Valkjärven otoliiteissa samat linjat ovat selvästi lyhyempiä ja niiden viivat jäävät kuvat keskiosaan.

Meren ahvenet ovat melko nuoria, mutta pitkiä. Kasvu meressä eläneillä ahvenilla on ollut melko nopeaa ja tasaista pyyntihetkeen saakka ja näillä ahvenilla otoliitin ot2-suunnan kasvu on ollut vähäisempää kuin hidasta kasvua edustavilla populaatioilla. Suuntien ot1 ja ot2 säteet ovat ot3-suuntaa pidemmät, vaikka kaikki säteet ovat lyhyempiä kuin hidaskasvuisilla Meressä kasvaneiden ahventen otoliittien kasvu ot1- ja ot2-suuntaan näyttäisi olleen melko tasaista (Kuva 15). Linjoja ot1 ja ot3 (Kuva 16) verrattaessa toisiinsa, näkyy hyvin Vähä Valkjärven pysähtynyt pituuskasvu (voimakkaampi ot3) ja meren muita populaatioita nopeampi kasvu (voimakkaampi ot1).

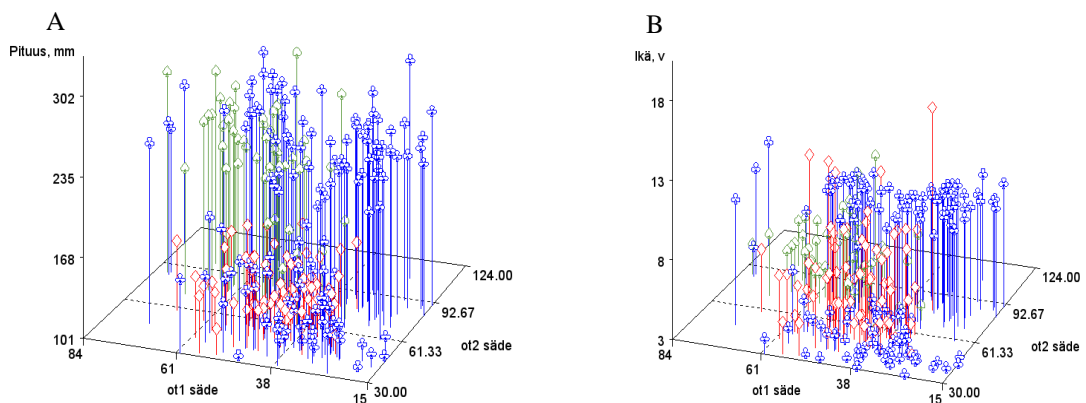
Otoliittien mittauserot suhteutettaessa operculumin säteeseen eivät tulokset ole sen selkeämpiä. Kuvista (17, 18 ja 19) nähdään ainoastaan linjojen säteiden pituuserot sekä populaatioiden hajaantuminen erilailla koordinaatistolle. Nämä kuvat vahvistavat aiemmin saatuja tuloksia. Meressä suhteellisen nopeasti ja tasaisesti kasvaneilla ahvenilla on lyhyimmät säteet kaikilla otoliittilinjoilla. Hidasta kasvua edustavilla Vähä Valkjärven ja Aksun ahvenilla vahvistuu ot1- ja ot2-suuntien pidemmät säteet.

Kuralanjärvessä ahventen kasvu on ollut ennätysmäistä alusta pyyntihetkeen saakka. Kuralanjärvessä kasvaneilla ahvenilla otoliitit ovat kasvaneet kaikilla kolmella yksilöllä eniten suuntaan ot2 (Taulukko 4). Seuraavaksi pisimmät säteet ovat suuntaan ot1 ja lyhimmät säteet suuntaan ot3. Tämä toistuu kaikilla kolmella yksilöllä. Kuralanjärven ahventen otoliittileikkeestä mitatuista säteistä kahden pisimmän yksilön (1 ja 2) säteiden pituudet linjalla ot2 menevät Aksun pisimmän ot2 säteen ohitse.

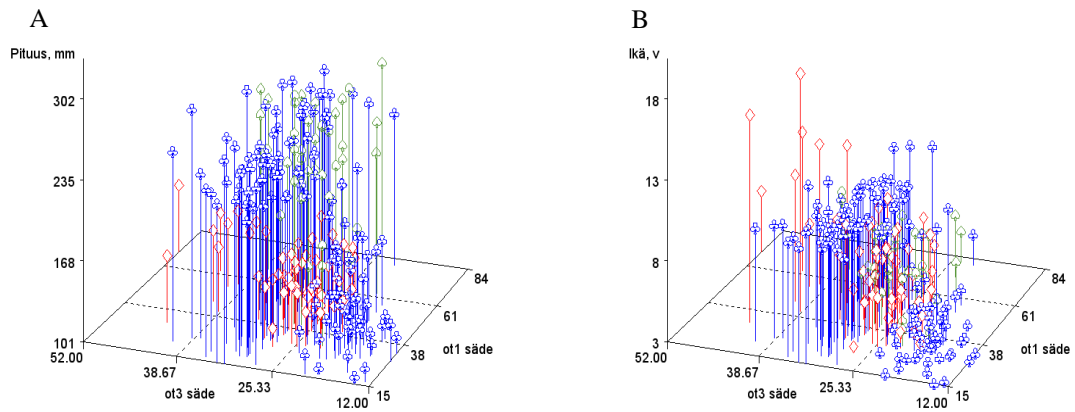
Näin ollen suunnan ot-3 näyttäisi olevan pidempi niillä yksilöillä, joilla kasvu on pysähtynyt jo ennen pyyntiä. Vähä Valkjärven ahvenilla on ainoana säteiden suhteet painottunut ot3-suuntaan ja juuri Vähä Valkjärven populaatio edustaa kasvun pysähtymistä. Kasvun jatkuvuus, kuten Aksun ja meren populaatioilla, kasvattaa otoliittia suuntiin ot1 ja ot2.



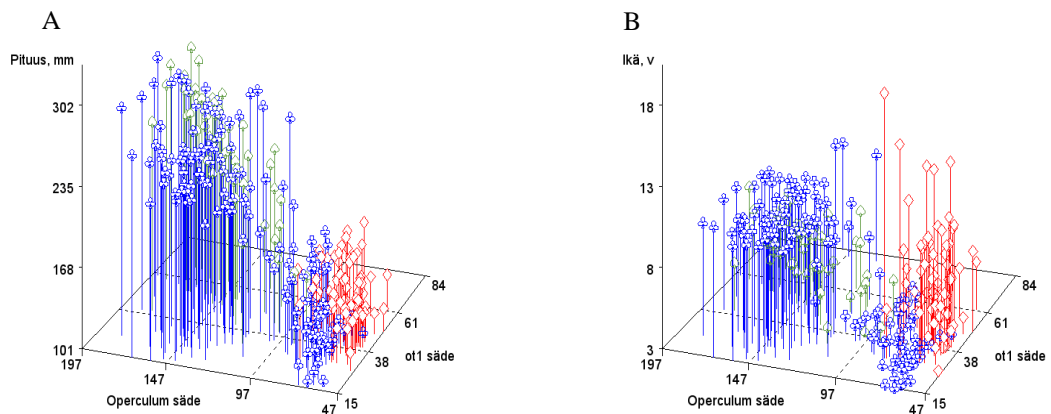
Kuva 14. Ahvenen otoliitin poikkileikkauspinnan kahden linjan (ot2 ja ot3) säteiden suhde kalan pituuteen (A) ja ikään (B). Kuvassa Väähä Valkjärvi punainen, Aksu sininen ja meri vihreä. Ot2/ot3 populaatioiden erot kaikilla populaatiopareilla tilastollisesti merkitseviä (Tukey HSD, $p < 0,05$, $n=264$).



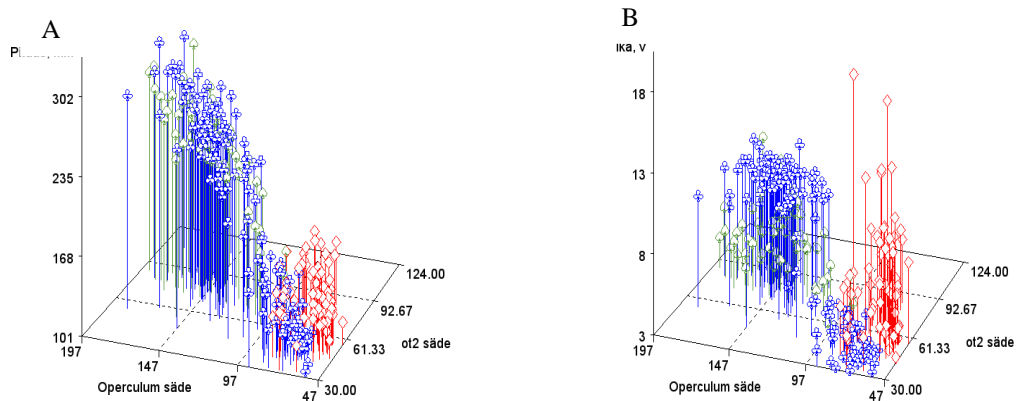
Kuva 15. Ahvenen otoliitin kahden linjan (ot1 ja ot2) säteiden suhde kalan pituuteen (A) ja ikään (B). Kuvassa Väähä Valkjärvi punainen, Aksu sininen ja meri vihreä. Ot1/ot2 populaatioiden erot kaikilla populaatiopareilla tilastollisesti merkitseviä (Tukey HSD, $p < 0,05$, $n=265$).



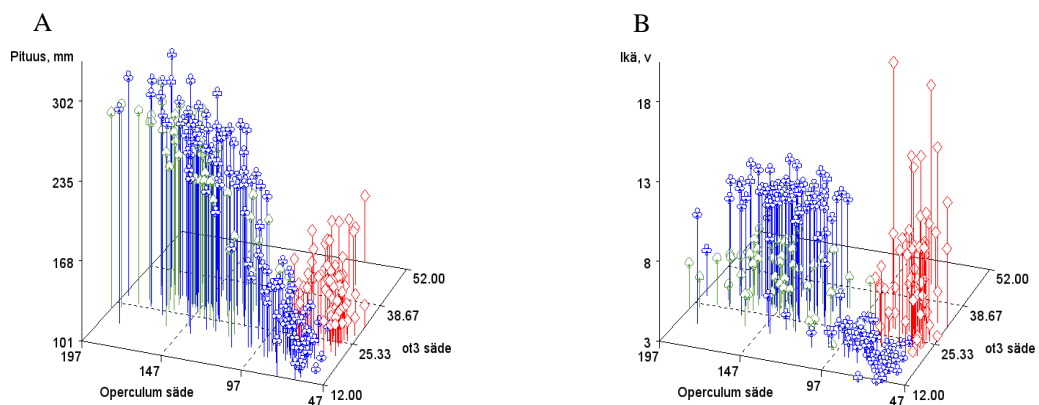
Kuva 16. Ahvenen otoliitin poikkileikkauspinnan kahden linjan (ot3 ja ot1) säteiden suhde kalan pituuteen (A) ja ikään (B). Kuvassa Väähä Valkjärvi punainen, Aksu sininen ja meri vihreä. Ot3/ot1 populaatioiden erot kaikilla populaatiopareilla tilastollisesti merkitseviä (Tukey HSD, $p < 0,05$, $n=264$).



Kuva 17. Ahvenen operculumin ja otoliitin poikkileikkauspinnan linjalta (op ja ot1) säteiden sekä kalan pituuden välinen suhde (A) ja vastaava suhde ikään (B). Kuvassa Väähä Valkjärvi punainen, Aksu sininen ja meri vihreä. Op/ot1 populaatioiden erot kaikilla populaatiopareilla tilastollisesti merkitseviä (Tukey HSD, $p < 0,05$, $n=280$).



Kuva 18. Ahvenen operculumin ja otoliitin poikkileikkauspinnan linjalta (op ja ot2) säteiden sekä kalan pituuden välinen suhde (A) ja vastaava suhde ikään (B). Kuvassa Väähä Valkjärvi punainen, Aksu sininen ja meri vihreä. Op/ot2 populaatioiden erot kaikilla populaatiopareilla tilastollisesti merkitseviä (Tukey HSD, $p < 0,05$, $n=279$).

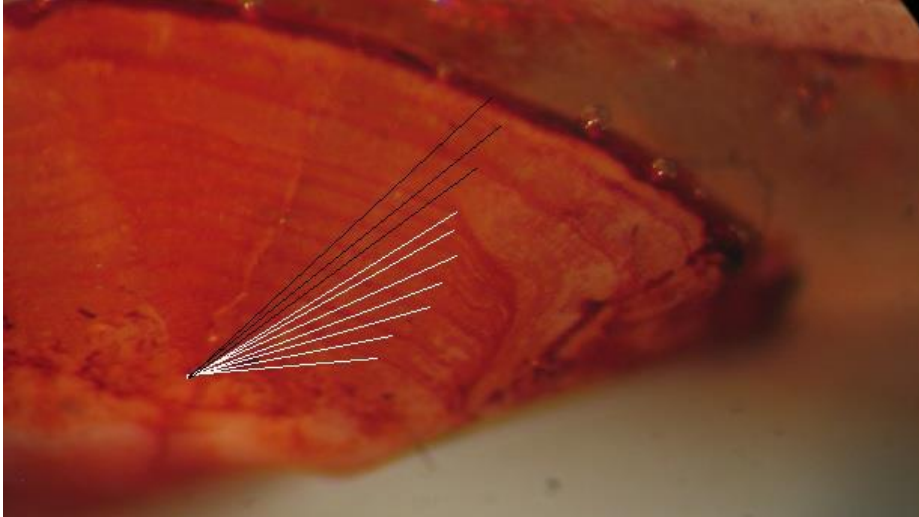


Kuva 19. Ahvenen operculumin ja otoliitin poikkileikkauspinnan linjalta (op ja ot3) säteiden sekä kalan pituuden välinen suhde (A) ja vastaava suhde ikään (B). Kuvassa Väähä Valkjärvi punainen, Aksu sininen ja meri vihreä. Op/ot3 populaatioiden erot kaikilla populaatiopareilla tilastollisesti merkitseviä (Tukey HSD, $p < 0,05$, $n=277$).

Taulukko 4. Kuralan järvessä kasvaneiden ahventen pituus (mm), ikä (vuotta), operculumin säde (op) ja otoliittileikkeistä mitatut säteet (ot1, ot2, ot3). Aksujärven aineistosta pisimmän yksilön tiedot vertailun vuoksi mukana taulukossa.

yksilö	pituus (mm)	ikä	op	ot1	ot2	ot3
Kurala 1	369	5	108	88	211	84
Kurala 2	339	5	84	119	178	37
Kurala 3	279	3	77	74	103	28
Aksu (pisin)	291	10+		40	108	15

3.4. Äkillisen kalan kasvunopeuden muutoksen ilmeneminen otoliitissa



Kuva 20. Iso Majaslammeesta 2004 pyydetyn ahvenen neutraalipunalla värjätty otoliittileike, jossa näkyy valkoisilla (7) viivoilla merkitty Vähä Valkjärvässä kasvetut vuodet ja mustalla (3) Iso Majaslampeen istuttamisen jälkeen kasvetut vuodet. Kalan ikä 9+ ja pituus 286mm.

Iso Majaslammen ahventen (eivät mukana tilastollisessa vertailussa) otoliittien hiotuilla poikkileikkauspinnoina huomattiin selvästi muista otoliiteista poikkeavaa kasvua (Kuva 2). Iso Majaslammeesta pyydytyistä ahvenista näkyy selvästi Vähä Valkjärvässä tapahtuneen hyvin hitaan kasvun vaihtuminen äkillisesti hyvin nopeaan kasvuun istuttamisen jälkeen. Istutuksen jälkeinen kasvu aloitti ikään kuin uuden otoliitin kasvun vanhan otoliitin päälle niin, että vuosirenkaiden etäisyyksien mittaaminen oikeaoppisesti ei ollut mahdollista. Erilaisten kasvunopeuksien ilmeneminen otoliitissa näkyy Iso Majaslammen otoliitissa erinomaisen hyvin. Hitaan kasvun vaihe on kasvattanut otoliittia enemmän mittauslinjan ot3 suuntaan, kun taas nopean kasvun vaihe on kasvattanut otoliittia hidasta kasvua enemmän mittauslinjan ot2 suuntaan.

4. TULOSTEN TARKASTELU

4.1. Kasvun takautuva määrittäminen otoliiteista

Työn tarkoituksena oli tutkia 1. voidaanko otoliitista luotettavasti määrittää kasvu takautuvasti, 2. metabolian ja somaattisen kasvun vaikutuksia otoliitin muotoon ja tämän vaikutusta takautuvan kasvun määrittämiseen luotettavuuteen.

Kalan kasvun takautuva määrittäminen olettaa, että somaattisen kasvun ja luutumana kasvun välillä olisi suhde, joka ei välttämättä ole lineaarinen (Mosegaard ym. 1988, Secor & Dean 1989, Campana 1990). Otoliitin kasvun ja somaattisen kasvun toisiaan seuraavan suhteen vuoksi otoliittia on pidetty luotettavana luutumana mm. takautuvaan kasvunmäärittämiseen (Secor & Dean 1989, Campana 1990). Tässä tutkimuksessa luotettavuuden mittarina käytettiin kalan pituus - luutumana säde -aineistoon sovitettavasta trendiviivasta saatavaa r^2 -selitystasetta.

Tässä työssä tehtyjen havaintojen perusteella otoliitti ei aina olisi yhtä luotettava kasvun takautuvaan määrittämiseen, kuten Campana (1990) tutkimuksessaan antaa ymmärtää. Tässä tutkittiin kolmea ahvenpopulaatiota, joilla kaikilla on erilaiset kasvuhistoriat ja kaikilta populaatioilta otoliitin erilaisia mittauslinjoja. Yhdeksästä linjasta vain muutamasta saatiin suoraan järkevä selittävyys ja b:n arvo. Tästä syystä muille

linjoille b:n arvo sovitettiin operculum-aineiston pohjalta. Syitä siihen, ettei otoliittien mittauserojilta löytynyt samalla lailla riippuvuussuhteita kuin operculumin linjoilta on useita. Lähtökohtaisesti erojen syiksi oletettiin somaattisen kasvun nopeutta, aineenvaihduntaa ja otoliittiin kasvun myötä syntyvää muotoa. Kaikilla osatekijöillä on tähän varmasti vaikutusta, mutta tämän työn pohjalta kasvunopeudella näyttäisi olevan monenlaista vaikutusta otoliittiin. Tämäkään oletamus ei toteudu kaikilla yksilöillä eikä ole yhtenäistä koko populaatiossa. Äärevimmät yksilöt, jotka kuvasivat voimakkaimmin haluttua kasvunopeutta, osoittivat olettamukset toteen. Kasvunopeus näyttäisi vaikuttavan syntyvään otoliittiin siten, että nopeakasvuisella kalalla otoliitit olisivat ohuemmat (enemmän ot1 ja ot2) kuin hidaskasvuisella (enemmän ot3).

Tämän tutkimuksen perusteella olisi kasvun takautuva määrittäminen luotettavinta tehdä ahvenella operculumista. Lämääräittämiseen taas otoliitti olisi luotettavin. Luotettavin kasvun takautuva määrittäminen saadaan tehtyä, jos tutkittavasta populaatiosta on käytettävissä molempia luutumia. Luutumien sisältämällä tiedolla voidaan yhdessä päästä mahdollisimman todenmukaiseen tulokseen, jossa ei ole enää menetelmästä johtuvaa virhettä merkittävästi. Jos tutkittavasta populaatiosta ei ole kuin otoliitti-aineisto käytettävissä, on tilanne epäluotettavampi. Tällaisessa tapauksessa olisi hyvä tuntee edes populaation kasvuhistoria. Jos käytettävissä on pelkästään otoliitteja ja niistä halutaan tutkia populaation kasvua aikaisempina vuosina, on syytä miettiä tarkkaan menettelytapoja. Jos ei haluta suoraan olettaa somaattisen kasvun ja otoliitin välisen suhteen olevan lineaarista, voidaan kokeilla korjauskerroin b:n sovittamista kirjallisuuden perusteella tai toisen vastaavan populaation aineiston perusteella. Toisesta luutumasta saatu sovitusarvo toki on tässäkin luotettavampi. Useat tutkimukset ovat osoittaneet, ettei suhde kalan pituuden ja luutuman säteen välillä aina olekaan lineaarinen (Mosegaard ym. 1989, Secor & Dean 1989). Tässä työssä sovittamisesta saatiin hyviä kokemuksia.

Yhtenä mahdollisuutena voidaan kuitenkin pitää lineaarisen suhteen mahdollisuutta. Jos käytettävissä on pelkästään otoliittiaineistoa määrittäessä kasvua takautuvasti, voidaan b:n arvo sovittaa yhdeksi eli suoraa riippuvuutta apuna käyttäen laskea yhtälö. Tällöin otoliitin ja kalan pituuden välisen suhteen oletettaisiin olevan lineaarista. Lean (1910) menetelmä käyttää tätä määrittäessä. Lean yhtälöä olisi kenties syytä kokeilla, jos aineiston selittävyys ei ole suoraan järkevä. Tällä menetelmällä lasketut pituudet tietyn vuosirenkaan kohdalla eivät ole aivan yhtä tarkkoja kuin esimerkiksi Monastyrskyn menetelmällä. Tilastollisesti merkitsevistä linjoilta takautuvasti määritettyjä keskipituuksien eroista linjojen välillä huolimatta havaittujen erojen biologista merkitystä kannalta voidaan pitää pienenä, koska keskipituudet eri ikäryhmissä erosivat yksilöstä riippuen 0,5–3 cm välillä. Suuressa aineistossa absoluuttisesti pienikin ero voi olla tilastollisesti merkitsevä, mutta ei välttämättä biologisessa mielessä. Kun kasvun takautuvat määritykset yksilöiltä yhdistetään isoksi aineistoksi ja yleistetään koskemaan koko populaatioita, heikkenee tilastollisten erojen merkitys biologisessa mielessä edelleen. Tuloksia tarkastellessa tulee siis muistaa suhteellisuus tässä asiassa.

Tilanteessa, jossa määritykseen on käytettävissä tutkittavasta populaatiosta otoliitteja ja toisesta populaatiosta operculumeja, ollaan taas ristiriitaisessa tilanteessa. Jos operculumaineiston kasvunopeus tunnetaan ja se vastaa otoliittiaineiston kokeella tutkittua kasvunopeutta voidaan sitä käyttää b:n sovittamiseen. Jos kasvunopeudestaan ei ole aikaisempiin tutkimuksiin perustuvaa olettamusta, olisi syytä palata harkitsemaan Lean yhtälön käyttöä ja olettaa kalan kasvun olleen lineaarisessa suhteessa otoliitin kasvuun.

Otoliittien mittauserojilla oli kasvunopeudesta johtuvia eroja määrittelyissä keskipituuksissa. Erot olivat kuitenkin otoliittilinjojen ja operculumista määritettyjen pituuksien välillä hyvin pieniä. Tilastollisesti merkitsevistä pituuseroista huolimatta,

havaituilla eroilla ei välttämättä ole biologista merkitystä ahvenen takautuvassa kasvun määrittämisessä eikä kasvussa muutoinkaan. Pienin tilastollisesti merkitsevä ero oli 5 mm saman yksilön eri mittauslinjojen välillä kolmevuotiaana. Suurimmat vastaavat erot yhden yksilön mittauslinjoilla olivat jopa 30 mm. Todellisuudessa yksilöiden välinen vaihtelu peittää edellä mainitut erot eikä niillä ole isossa otannassa enää biologista merkitystä vaikka tilastollisesti menetelmät toisistaan eroavatkin.

Horppila (2000) tutki särkeillä b:n (0,5–1) arvon ja selitysasteen r^2 muutoksia kun aineistosta poistettiin joko minimi tai maksimi pituuksia. Horppila (2000) havaitsi virhemahdollisuuden lisääntyvän jopa yli puolella kun b:n arvo laskettiin 0,8:sta 0,6:teen samalla, kun ääripituuksiin vaikutettiin. Vähä Valkjärvellä b_{lask} -arvot olivat niin huonoja, ettei niitä edes yritetty käyttää. Ilman b:n arvojen sovittamista operculum aineiston mukaisesti, olisi Vähä Valkjärvi pitänyt jättää kokonaan tutkimuksen ulkopuolelle. Vähä Valkjärven mittauslinjoilla käytetyt b_{sov} -arvot lähentelivät kaikki kirjallisuudesta saatua arvoa ($b=0,88$), joten arvojen käyttö oli perusteltua ja onnistunutta. Aksun ja meren populaatioilla arvojen sovittaminen ei tehnyt yhtä suuria muutoksia kuin Vähä Valkjärven tapauksessa. Arvojen estimointi pienensi tasoeroja mittauslinjojen välillä ikäryhmäkohtaisissa keskipituuksissa. Ahvenella tässä työssä b:n arvon muutokset tasasivat saman yksilön eri mittauslinjoilta tehtyjen kasvun takautuvien arvioiden tasoeroja. b:n arvojen sovittamisesta oli tässä työssä hyötyä. Luotettavin kasvun arvio voitiin laskea todellisilla korjauskertoimilla kaikissa populaatioissa operculumeista.

Muita luutumia, kuten suomuja, pidetään useissa tutkimuksissa otoliittia oikeimpina todentajina kalan todelliselle pituuskasvulle sen somaattisen kasvun myötäilyn vuoksi. Moritan & Matsuishin (2001) mukaan kalan kasvunopeus saattaa aiheuttaa virheitä otoliitti-kalan pituus-suhteeseen ja silloin se vaikuttaisi myös kasvun takautuvaan määrittämisen luotettavuuteen. Mosegaard ym. (1988) huomasivat otoliitin yliarvioivan pituuskasvua, varsinkin jos se oli ollut hidasta. Mosegaard ym. (1988) tutkivat siian poikasten vuorokausirenkaiden muodostumista eri koeolosuhteissa otoliittiin. Kasvunopeutta säädeltiin ravinnon ja lämmön avulla. Näiden tietojen valossa otoliitin kasvaessa kalan somaattiseen kasvuun nähden nopeammin, saadaan otoliitista tehdystä kasvun takautuvasta määrittämisestä suhteessa liian isot vuosikasvut, mutta iän määrittäminen on luotettavampaa otoliitista. Siksi käytettäessä otoliittia kalan kasvun takautuvaan määrittämiseen on syytä tuntea sen kasvunopeus ja siten valita sen kasvunopeudelle luotettavin linja otoliitista.

Tässä työssä saatujen tulosten valossa otoliitti kasvaisi enemmän ot3-suuntaan (nukleuksesta kyljen suuntaan), kun kalan pituuskasvu on heikentynyt huomattavasti tai kokonaan pysähtynyt, kuten Vähä Valkjärven populaatioissa on tapahtunut. Hidaskasvuiselta populaatiolta luotettavimmat määrittämiset niin iän kuin kasvun määrittämisessäkin saadaan linjan ot3 suunnasta. Vastaavasti pituuskasvun jatkuessa ja sen ollessa nopeaa, kuten Aksun, meren sekä Kuralanjärven populaatioissa, kasvaa otoliitti enemmän ot1- (ventral) ja ot2-suuntiin (dorsal), joista myös kasvu voidaan näiden tulosten mukaan luotettavimmin määrittää.

Suurimpana hyötynä kasvun takautuvassa määrittämisessä otoliiteista pidetään sitä että, otoliitti kasvaa vaikka somaattinen kasvu olisikin pysähtynyt, toisin kuin muut luutumet. Hitaasti kasvavien kalojen otoliittien on huomattu olevan keskimäärin suuremmat kuin samanpituisilla mutta nopeasti kasvaneilla yksilöillä (Reznick ym. 1989, Campana 1990, Xiao 1996, Folkvord ym. 2000, Oozeki & Watanab 2000). Tämän ominaisuuden vuoksi vanhojen ja suurien kalojen kasvua olisi Casselmanin (1990) mukaan hyvä tutkia juuri otoliiteista. Sivil (2007) tutki vaellussiika kantaa ja selvitti niiden kasvua. Samalla hän huomasi, että vaellussiikayksilöiden, joiden mittaukset tarkistettiin otoliiteista,

ikäryhmäkohtaiset keskipituudet olivat pääosin hieman suuremmat, kuin yksilöiden, joilta tarkastelussa oli ainoastaan suomunäyte (Sivil 2007). Samansuuntaiseen lopputulokseen tulivat Mosegaard ym. (1988), kun heidän tutkimuksessa suomuun verrattuna otoliitti yliarvioi kalan kasvua kun kasvu oli ollut hidasta. Vanhat ja suuret kalat tulisi siis määrittää otoliiteista varsinkin, jos kasvu on ollut hidasta.

Tutkittaessa kalan kasvua takautuvasti on tärkeää huomioida tutkijoiden väliset erot. Määritysten tekijän tulisi olla koko aineistolla sama, jos vain mahdollista. Tällöin voidaan varmistaa välineiden ja tekniikan olevan samat läpi koko tutkimuksen (Peltonen ym. 2002). Näin voidaan poistaa ainakin yksi epävarmuustekijä. Tässä työssä, kun erilaisia ja eri määrittäjien läpikäymiä aineistoja yhdistettiin, tästä saattoi aiheutua virhevaihtelua. Vaikka mittasuhteet olivat tiedossa ja aineistoja yhtenäistettiin, kaikkia virheitä ei saatu poistettua. Tällaisesta syntyy kuitenkin virheitä, jopa niin pieniä, ettei kokemattomampi analysoija niitä välttämättä havaitse.

4.2. Otoliitin muoto ja kasvutapa

Otoliittien muodoissa oli havaittavissa selvää vaihtelua kasvunopeudesta riippuen. Tutkimuksessa oli lopulta mukana neljä eri nopeuksilla kasvanutta populaatioita. Oletuksena oli, että todella hidas ja mahdollisesti päättynyt pituuskasvu näkyisi otoliitin paksuutena, eli nukleuksesta kyljen puolella olevaan reunaan, suuntaan ot3. Samaan aikaan hidastunut tai jopa päättynyt pituuskasvu näkyy nukleuksesta vatsan suuntaan, ot1, kasvuvyöhykkeiden kasvun pienentymisenä, pysymisenä samana tai pienentymisenä. Tasaisen tai nopean kasvun oletettiin kasvattavan otoliittia nukleuksesta tasaisesti vatsan ja selän puolille. Nämä oletukset pohjautuvat aiempiin kokemuksiin ja havaintoihin otoliiteista erilaisissa populaatioissa (J. Raitaniemi, suullinen tiedonanto).

Tulokset olivat odotusten mukaisia, vaikka sitä ei tilastollisesti pystytkään suoraan todentamaan. Populaation kasvuolosuhteilla todettiin kuitenkin olevan merkitystä kasvavan otoliitin muotoon. Kuralanjärven ennätysnopeasti kasvaneilla yksilöillä otoliitti oli selvästi, jo ilman mikroskooppia tai mittauksia, muita leveämpi linjojen ot1 ja ot2 suuntiin. Kuralan järven ahventen otoliittileikkeet olivat silmämääräisellä alkutarkastelulla paljon suuremmat, mitä muilla näytepopulaatioilla, vaikka otoliitit olivat melko nuorilta, mutta pitkiltä yksilöiltä. Otoliittileikkeet olivat myös huomattavan matalat ja pitkulaiset. Sama muoto näkyi meren ja osassa Aksun ahventen otoliitteja. Linjat ot1 ja erityisesti ot2 olivat näillä suhteessa linjaan ot3 pidemmät. Nämä havainnot vahvistavat entisestään käsitystä, että nopea somaattinen kasvu näkyy paremmin juuri mittauslinjoilta ot1 ja ot2 kuin linjalta ot3.

Labropoulou & Papaconstantinou (2000) ovat havainneet kalan kasvuun sekä otoliitin kasvuun vaikuttavan samat metaboliset prosessit, joten otoliitti kasvaa, kun kala kasvaa. Mosegaard & Moralez-Nin (2000) havaitsivat myös että, metaboliolla on vaikutusta otoliitin muodostumiseen sekä sen kasvuun. Heidän mukaan levossa olevan kalan metabolia on lähimpänä somaattista kasvua, joten metabolian kiihtyessä myös otoliitin kasvu kiihtyy, vaikka itse kalan kasvu ei tuolloin välttämättä kiihtyisikään.

Useat muutkin tekijät vaikuttavat otoliitin kasvuun, muotoon ja sen rakenteeseen (Secor & Dean 1989). Mm. lämpötilalla (Lombarte & Leonart 1993) on vaikutusta, kuitenkin ravinto-olojen (Hussy 2008) ja kasvunopeuden on todettu olevan tutkimuksissa tärkeimmät vaikuttavat tekijät. Smithin (1992) mielestä juuri kalan kasvunopeus vaikuttaa kalan koko – otoliitin koko –suhteeseen muita tekijöitä selvemmin. Hussy (2008) tuli tutkimuksessaan siihen lopputulokseen, että otoliitin hienot ja yksityiskohtaiset muodot syntyvät fenotyypin sekä ravinnon määrän yhteisvaikutuksesta esiintyen erilalla kalalajista riippuen. Ennen näitä tutkimuksia oletettiin otoliitin kasvulla ja somaattisella kasvulla

olevan suora suhde toisiinsa (Neilson & Green 1985). Sittenkin mm. Mosegaard ym. (1988) sekä Huuskonen ja Karjalainen (1998) ovat saaneet päinvastaisia tuloksia. Huuskosen ja Karjalaisen (1998) mukaan otoliitin kasvua säätelee enemmän kokonaismetabolioita kuin muut yksittäiset tekijät. Mosegaardin ym. (1988) mukaan somaattinen kasvu korreloisi otoliitin kasvun kanssa ainoastaan suotuisissa ravinto-oloissa tai lepometabolioita (Mosegaard & Morales-Nin 2000) eli kun kala kasvaa optimaalisesti. Hüsey (2008) havaitsi myös suotuisien ravinto-olojen vaikuttavan erityisesti otoliitin muotoon eikä niinkään hänen tutkimuksensa reunamuotoihin. Mitä korkeampi kalan ravinnonkulutus oli sitä kulmikkaampia ja epätasaisempia kasvurenkaiden reunat olivat. Tämän tutkimuksen meren ahvenpopulaatio olisi tutkimuspopulaatioista lähimpänä hyviä ja riittäviä ravinto-oloja. Meren suolapitoisuudella saattaa olla osuutta asiaan, mutta tämän aineiston perusteella sitä ei voida arvioida. Näiden ahventen kasvu on ollut tasaista ja melko nopeaa, joten voisi olettaa mm. ravinto-olojen olevan suotuisat. Meren populaatiolla pisimmät säteet olivat ot1- ja ot2-suuntiin.

Otoliitti voi kertoa paljon muustakin kuin vain kalan iästä ja kasvusta kalan eri elinvuosina. Otoliitteja tarkasteltaessa havaittiin mm. kasvunopeuden muutoksien näkyvän otoliittien muodoissa. Mm ravinto-olosuhteiden muutos näkyy mitä ilmeisimmin jo muutamassa päivässä otoliitin muodossa (Gagliano & McCormick 2004). Istukkaiden aiemman ja uuden kasvuympäristön olosuhteiden muutos näkyi Iso-Majaslammen ahventen otoliitteissa. Otoliittien poikkileikkauksista suuntaan ot1 oli vaikea saada selvää linjaa. Ensiksi sen oletettiin olevan vain hitaan kasvun aiheuttamaa ominaista muotoa, kunnes huomattiin erikoisuuksien johtuvan kasvuhistoriasta ja erityisesti istuttamisesta. Erilaiset kasvuolot näkyivät ot1 ja ot3 suunnissa selvästi toisistaan erilaisina vaiheina. Alun hitaan kasvun päälle alkoikin istutusvuoden jälkeen muodostua aiemmasta selvästi nopeampia kasvuvyöhykkeitä. Kalan kasvunopeudessa voi tapahtua muutoksia sen elämän erivaiheissa, erityisesti erilaisissa siirtymävaiheissa (Campana 1989). Tällaisia tekijöitä voivat olla juuri istutukset tai ympäristömuutokset, kuten sääolosuhteet. Muita vastaavia huomattavia kasvunopeuden muutoksia aiheuttavia tekijöitä ovat kasvovesistöissä tehtävät muutokset, kuten biomanipulaatio tai kemialliset sekä muut mekaaniset kunnostustyöt. Campanan (1990) mukaan kalan pituus-otoliitti -suhde seuraa systemaattisesti kalan somaattista kasvua ja näin ollen kasvussa tapahtuvat muutokset näkyvät otoliitteissa aivan, kuten Iso Majaslammen ahvenilla havaittiin. Toisaalta asiaa voi nähdä toisinkin kuten Casselman (1990), jonka mukaan otoliitin kasvu reagoisi eri tekijöihin kuin somaattinen kasvu. Syy eri tekijöihin reagoimiseen selittyy otoliitin sijaintiin nesterakkulassa. Joka tapauksessa Iso Majaslammen ahventen otoliiteista voitiin hyvin selvästi nähdä kasvussa tapahtuneen äkillisen muutoksen vaikutus. Se, mitkä tekijä saavat muutoksen näkymään myös otoliitissa, ei tässä tutkimuksessa selvinnyt.

Otoliitin muodon hyödyntämistä populaatioiden ja kantojen tunnistamisessa on onnistuneesti käytetty Pohjois-Atlantilla mm. turskalla (*Gadus morhua* L.) (Campana & Casselman 1993, Jónsdóttir 2006), kahdella puna-ahven lajilla (*Sebastes marinus* ja *S. mentella*) (Stransky 2005) ja silakalla (*Clupea harengus* (L.)) (Turan 2000). Campanan ja Casselmanin (1993) mukaan otoliitin muoto vaihtelee iän, sukupuolen sekä vuosiluokan mukana, mutta eniten kasvunopeuden riippuen. He tutkivat myös aikaisemmin aiheesta julkaistuja tutkimuksia ja tekivät johtopäätöksen, että kasvunopeus aiheuttaa kannan alkuperää enemmän vaihtelua otoliittien muotoon. Omassa tutkimuksessaan Campana ja Casselman (1993) havaitsivat, että otoliitin muotoa voitaisiin melko luotettavasti käyttää populaatioiden tunnistamisessa ainakin Pohjois-Atlantin eri turskapopulaatiolla. Kasvunopeus ei yksin selitä otoliitin muotoa ja Campana ja Casselman (1993) sekä Gaudie & Nielsen (1990) ovatkin sitä mieltä, että otoliitin muoto on geneettisesti säädelty. Tässäkin työssä kasvunopeuden on todettu vaikuttavan otoliitin muotoon ja näin ollen siitä

kyetään hyödyntämään kasvunopeuksien tai tyylien tunnistamisessa. Ainakin otoliitin muodon perusteella voidaan sanoa jos kasvu on pysähtynyt, hidastunut tai selvästi nopeutunut ennen pyyntihetkeä.

Otoliitin linja ot1 näyttää olevan yhdessä linjan ot3 kanssa kaikista informatiivisin tämän tutkimuksen aineistoista. Linjalta ot1 voidaan päätellä pelkkää muotoa katsomalla kalan kasvuhistoria, varsinkin jos siinä on tapahtunut jotain erikoista. Raitaniemen ym. (2000) tekemässä ”Kalojen iän ja kasvun määrittäminen” -oppaan otoliitti kuviin verrattaessa kalan nopea kasvu todellakin näyttäisi kasvattavan otoliittia enemmän dorsal- ja ventraali suuntiin. Kirjan esimerkkikuvissa on kaksi selvästi nopeasti kasvaneen ahvenen otoliittia (kuvat 20.3 sivu 203 ja 21.2 sivu 205). Toinen näistä on pyydetty neljävuotiaana sen ollessa 14,5cm pitkä. Tämä kasvunopeus vastaa lähes meren tai Aksun populaatioiden kasvunopeuksia. Muodoltaan tämä otoliittileike on hyvin Aksun otoliittien kaltainen. Toinen nopeasti kasvanut ahvenesimerkki on ollut pyydetty kahdeksanvuotias ja 36,7cm pitkä. Tästä yksilöstä voi havaita jopa edellistä selkeämmin matalan ja pitkulaisen muodon, jossa tämän työn mittauslinjat ot1 ja ot2 ovat selvästi ot3 pidemmät. Nopeasti kasvaneilla ahvenilla näyttää ainakin pätevän alkuoletus nopean kasvun näkyvän näillä linjoilla.

Tätä oletusta tukee esimerkki (Raitaniemi ym. 2000) vanhasta ja hitaasti kasvaneesta ahvenesta. Ahven oli pyydykseen tarttuessaan 25+-vuotias ja vain 20,1cm pitkä. Tämän yksilön otoliittileikkeessä suunta ot3 on huomattavasti pidempi kuin muut suunnat. Silmämääräisesti tarkasteltuna otoliitti on nopeasti kasvaneita paksumpi. Tällä yksilön kehityksessä on saattanut myös tapahtua jotain tavallisuudesta poikkeavaa kolmannen ja neljännen ikävuoden välillä, sillä suunnassa ot1 on havaittava kynnys tässä kohdassa.

4.3. Päätelmät

Tämän tutkimuksen havainnot vahvistivat hyvin paljon oletuksia. Otoliitista voidaan nähdä yksilön kasvussa tapahtuneita muutoksia ja määrittää kasvunopeus. Erityisesti suuret ja erikoiset muutokset voidaan havaita sekä kasvun mahdollinen jatkuvuus tai pysähtyminen. Näillä kaikilla tekijöillä on merkitystä otoliitista tehtävään kasvun takautuvaan määrittämiseen, mutta kasvussa tapahtuneet erikoiset muutokset voivat tehdä kasvun takautuvan määrittämisen mahdottomaksi. Otoliittileikkeistä on mahdollista tehdä luotettavat takautuvat kasvun määrittäykset, kunhan edellä mainitut seikat huomioidaan. Määrittämisen tarkkuus heikkenee heti, jos mittauslinja on kasvunopeuteen nähden huono. Nopeasti kasvaneilla yksilöillä lähimpänä somaattista kasvua tämän tutkimuksen määreillä oli otoliitin suunta ot2, mutta ei tämänkään tilastollisella tarkastelulla ollut varsin luotettava. Poikkeamaa operculumista määritettyihin pituuksiin oli kaikilla mittaussuunnilla. Tarkkuus ei siis tämän työn perusteilla ole hyvä otoliittileikkeestä.

Tässä työssä otoliitin muodoissa havaittiin olevan suurta vaihtelua ahvenella ja kalan kasvunopeuden sekä -tavan vaikuttavan muotoon. Mutta entä muut tekijät kuten fysiologiset tekijät kuten suolapitoisuus, miten ne vaikuttavat otoliitin kasvuun? Tässä ei vielä päästy todentamaan tarkemmin seikkoja, jotka vaikuttavat otoliitin muotoon. Jatkotutkimukset tästä mielenkiintoisesta aiheesta kannattaisikin suunnata näiden tekijöiden etsimiseen esimerkiksi kokeellisesti vaihdella ravinnon määrää ja lämpötilaa. Samalla voitaisiin tutkia entistä tehokkaammin otoliitin sisältämää informaatiota.

KIITOKSET

Kiitän erikoistutkija Jari Raitaniemeä Riista- ja Kalatalouden tutkimuslaitokselta työn aiheesta sekä ohjauksesta ja ennen kaikkea opettavaisesta projektista. Kiitän

Jyväskylän yliopistosta filosofian tohtori Tapio Keskistä työn kommentoinnista sekä avuliaista vastauksista kysymyksiini. Kiitän Riista- ja Kalatalouden tutkimuslaitoksen tutkija FT Heikki Auvista avustamisesta tilasto-ohjelma SAS:n käytössä. Erityisesti kiitän tutkimuspäällikkö Mika Kurkilahtea Riista- ja Kalatalouden tutkimuslaitokselta suuresta avusta tilastotieteellisessä osuudessa sekä kaikesta muusta avusta tämän työn edistymisen auttamisessa. Kiitän Mikaa myös kannustavista ja ensimmäisistä positiivisista sanoista tämän työn kohdalla, ilman näitä kannustuksia työ olisi edelleen kesken. Kiitän ystävääni Riikka Elersiä avunannosta ja korjauksista englanninkielisessä tiivistelmässä. Kiitän ystävääni iktyonomi Outi Aaltoa näytekaloista, vaikka ne lopulta jäivätkin tämän tutkimuksen ulkopuolelle. Lopulta suuri kiitos myös puolisololleni, joka kaiken tämän jälkeen haluaa edelleen asua kanssani saman katon alla.

KIRJALLISUUS

- Barnes M. A. & Power G. 1984. A comparison of otolith and scale ages for western Labrador lake whitefish, *Coregonus clupeaformis*. *Environ. Biol. Fish.* 10: 63-71.
- Bagenal T.B. & Tesch F.W. 1978: Age and growth. Teoksessa: Bagenal T. (toim.): *Methods for assessment of fish production in fresh waters*. Blackwell, Oxford, s. 101--136.
- Campana, S. 1989. Otolith microstructure of three larval gadids in the Gulf of Maine, with inferences on early life history. *Can. J. Zool.* 67: 1401-1410.
- Campana S.E. 1990. How reliable are growth back-calculations based on otoliths? *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 47: 2219-2227.
- Campana S. 2005. Otolith science entering the 21st century. *Mar. Freshwater Res.* 56: 485-495.
- Campana S.E. & Casselman J.M. 1993. Stock discrimination using otolith shape analysis. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 50:1062–1083.
- Casselman J.M. 1990. Growth and Relative Size of Calcified Structures of Fish. *T. Am. Fish. Soc.* 119: 673-688.
- Eloranta A. 1975. *Kalojen iänmäärittäminen*. Suomen kalastusyhdistys no 60, Vammala.
- Francis R.I.C.C. 1990. Back-calculation of fish length: a critical review. *J. Fish Biol.* 36: 883-902.
- Folkvord A., Blom G., Johannessen A. & Moksness E. 2000 Growth-dependent age estimation in herring (*Clupea harengus* L.) larvae. *Fish. Res.* 46: 91-103.
- Gagliano M. & McCormick M.I. 2004. Feeding history influences otolith shape in tropical fish. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 278:291–296.
- Gauldie R.W. & Nelson D.G.A., 1990. Otolith growth in fishes. *Comp. Biochem. Physiol.* 97:119–135.
- Hare J.A. & Cowen R.K. 1995. Effect of age, growth rate, and ontogeny on the otolith size - fish size relationship in bluefish, *Potamus saltatrix*, and the implications for back-calculation of size in fish early life history stages. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 52:1909–1922.
- Horppila J. 2000. The effect of length frequency ranges on the back-calculated lengths of roach, *Rutilus rutilus* (L.). *Fish. Res.* 45: 21-29.
- Huusko A., Mäki-Petäys A., Stickler M. & Mykrä H. 2010. Fish can shrink under harsh living conditions. *Funct. Ecol.* 3: 628–633.
- Huuskonen, H. & Karjalainen, J. 1998. A preliminary study on the relationships between otolith increment width, metabolic rate and growth in juvenile whitefish (*Coregonus lavaretus* L.). *Arch. Hydrobiol.* 142: 371-383.
- Hüssy K. 2008. Otolith shape in juvenile cod (*Gadus morhua*): Ontogenetic and environmental effects. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 364:35–41

- Härkönen T. 1986. *Guide to the Otoliths of the Bony Fishes of the Northeast Atlantic*. Hellerup: Danbiu, 256s.
- Jónsdóttir I., Campana S. & Marteinsdóttir G. 2006. Otolith shape and temporal stability of spawning groups of Icelandic cod (*Gadus morhua* L.). *Ices J Mar Sci* 63:1501-1512.
- Kahilainen K. K., Siwertsson A., Gjelland K. Ø, Knuudsen R., Bøhn T. & Amundsen P-A. 2010. The role of gill raker number variability in adaptive radiation of coregonid fish. *Evol. Ecol.* 25: 573-588.
- Labropoulou M. & Papaconstantinou C. 2000. Comparison of otolith growth and somatic growth in two macrourid fishes. *Fish. Res.* 46: 177-188.
- Lea E. 1910. On the methods used in herring investigations. *Publs. Circonst. Cons. Perm. Int. Explor. Mer.* 53.
- Le Cren E.D. 1947. The determination of the age and growth of the perch (*Perca fluviatilis*) from the opercular bone. *J. Anim. Ecol.* 16: 188-204.
- Lehtonen H. 2003. *Iso Kalakirja Ahvenesta vimpään*. WSOY, Helsinki.
- Lignell R., Kankaanpää H., Helminen H. & Liimo V. 2009. Myrkyllisten sinilevien torjuntaa Kuralanjärvellä. Saloy Oy. http://www.saloy.net/pdf/RL_Kurala09_myrkyt290510.pdf. Hakupäivä 21.1.2011.
- Lombarte A. & Leonart J. 1993. Otolith size changes related with body growth, habitat depth and temperature. *Environ. Biol. Fish.* 37: 297-306.
- Morita K. & Matsuishi T. 2001. A new model of growth back-calculation incorporating age effect based on otoliths. *Can. J. Aquat. Sci.* 58: 1805-1811.
- Mosegaard H. & Moralez-Nin B. 2000. Section 1: Otolith physiology and morphology. *Fish. Res.* 46: 3-4.
- Mosegaard H., Svedäng H. & Taberman K. 1988. Uncoupling of somatic and otolith growth rates in Arctic char (*Salvelinus alpinus*) as an effect of differences in temperature response. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 45: 1514-1524.
- Neilson J. D. & Green G. H. 1985. Effects of feeding regimes and diet temperature cycles on otolith increment formation in juvenile Chinook salmon (*Onchorhynchus tshawytscha*). *Fish. Bull. U.S.* 83:91-101.
- Nielsen L. & Svedberg U. 2004. *Våra Fiskar*. Prisma, 146.
- Nyberg K., Vuorenmaa J., Tammi J., Nummi P., Väänänen V-M., Mannio J. & Rask M. 2010. Re-establishment of perch in three lakes recovering from acidification: rapid growth associated with abundant food resources. *Boreal Env. Res.* 15: 480-490.
- Oozeki Y. & Watanabe Y. 2000. Comparison of somatic growth and otolith increment growth in laboratory-reared larvae of Pacific saury, *Cololabis saira*, under different temperature conditions. *Marine Biol.* 136: 349-359.
- Peltonen H., Raitaniemi J., Parmanne R., Eklund J., Nyberg K. & Halling F. 2002. Age determination of Baltic herring from whole otoliths and from neutral red stained otolith cross sections. *ICES J. Mar. Sci.* 59: 323-332.
- Polat N., Bostanci D. & Yilmaz S. 2004. Age analysis on Different Bony structures of Perch (*Perca Fluviatilis* L. 1758) Inhabiting Derbent Dam Lake (Bafra, Samsun). *Turk. J. Vet. Anim. Sci.* 28: 465-469.
- de Pontual H., Panfili J., Wright P.J. & Troadec H. 2002. Teoksessa: Panfili J., de Pontual H., Troadec H & Wright P. J. 2001. *Manual of Fish Sclerochronology*. Éditions Ifemer, Rennes, 19.

- Raitaniemi J. 1999. *The growth responses of fish to differences in acidity-related lake characteristics and fish species composition*. Väitöskirja, Riistan- ja Kalantutkimus, Helsingin Yliopisto.
- Raitaniemi J., Nyberg K. & Torvi I. 2000. *Kalojen iän ja kasvun määrittäminen*. Riista- ja kalataloudentutkimuslaitos, 91.
- Raitaniemi J. & Rask M. 1994. Observations on the development of fish population in small acidified lakes in southern Finland during a four-year period after liming. Teoksessa: Müller R. & Lloyd R., *Sublethal and chronic effects of pollutants on freshwater fish*. FAO, University Press, Cambridge, 326-336.
- Raitaniemi J., Rask M. & Vuorinen P.J. 1988. The growth of perch, *Perca fluviatilis* L., in small Finnish lakes at different stages of acidification. *Ann. Zool. Fenn.* 25: 209-219.
- Rask M., Pöysä H., Nummi P. & Karppinen C. 2001. Recovery of the Perch (*Perca fluviatilis*) in an Acidified Lake and Subsequent Responses in Macroinvertebrates and the Goldeneye (*Bucephala clangula*). *Water Air Soil Poll.* 130: 1367-1372.
- Reznick D., Lindbeck E. & Bryga H. 1989. Slower Growth Result in Larger Otoliths: An Experimental Test with Guppies (*Poecilia reticulata*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 46: 108-112.
- Ricker W.E. 1979. Fish Physiology, Volume VIII. Teoksessa Hoar W.S., Randall D.J. & Brett J.R. (edit.), *Bioenergetics and Growth*. Academic Press, 677.
- Saxén R., Rask M., Ruuhijärvi J., Vuorinen P. J., Rantavara A. & Koskelainen U. 2009. ¹³⁷Cs in small forest lakes of Finland after the Chernobyl accident. *The STUK reportseries*, Edita Prima Oy, Helsinki.
- Sarvala J., Helminen H. & Karjalainen J. 2000. Restoration of Finnish lakes using fish removal: changes in the chlorophyll-phosphorous relationship indicate multiple controlling mechanism. *Verh. Int. Ver. Limnol.* 27: 1473-1479.
- Secor D.H., & Dean J.M. 1989. Somatic growth effects on the otolith fish size relationship in young pond-reared striped bass, *Morone saxatilis*. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 46: 113-121.
- Sivil M. 2007. Kyröjoen Vaellussiikakannan vahvistaminen Vuosien 2001- 2005 seuranta. *Länsi - Suomen ympäristökeskuksen raportteja 2/2007*
- Smith M.K. 1992. Regional differences in otolith morphology of the deep slope redbreast *Etelis carbunculus*. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 49:795-804.
- Stransky C. 2005. Geographic variation of golden redbreast (*Sebastes marinus*) and deep-sea redbreast (*S. mentella*) in the North Atlantic based on otolith shape analysis. *ICES J. Mar. Sci.* 62: 1691-1698.
- Tirri R., Lehtonen J., Lemmetyinen R., Pihakaski S. & Portin P. 2001. *Biologian Sanakirja*. Otava, 41.
- Turan C. 2000. Otolith shape and meristic analysis of herring (*Clupea harengus*) in the North-East Atlantic. *Arch Fish Mar Res.* 48: 213-225.
- Vehniäinen, R. 2005. *Boreal fishes and ultraviolet radiation: actions of UVR at molecular and individual levels*. Väitöskirja, Jyväskylän Yliopisto.
- Vesala S. & Ruuhijärvi J. 2008. *Tuusulanjärven ahvenen kasvu vuosina 1991-2007*. Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitos, Evo.
- Weatherley A. H. & Gill H. S. 1989. *The biology of fish growth*. Ontario Ministry of Natural Resources, Fisheries Research Section, Maple, Ontario, Canada.
- Xiao Y. 1996. How does somatic growth rate affect otolith size in fishes? *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 53: 1675-1682.

Ympäristöhallinto 2000. Kaakkois-Suomen Ympäristökeskus. Saatavissa osoitteessa
<http://www.ymparisto.fi/download.asp?contentid=52995&lan=FI>. Luettu 5.10.2010.

Liite 1. Toistettujen mittausten satunnaismuuttujien kovarianssi analyysillä tarkasteltujen ikäkohtaisten pituuksien (mm) erot metodi nollasta (op) mittauslinjalla ot1 (Differences of Least Squares Means) ikäkohtaisilla pituuksilla (t), niin todellisella kuin estimoiduillakin b:n arvoilla takautuvasti määritetyille pituuksille. Taulukossa näkyy myös estimaatin ala- ja ylärajat sekä tilastollinen merkitsevyys (adj Pr>; Tukey-Kramer).

populaatio	t	todelliset b:n arvot				estimoidut b:n arvot			
		Estimaatti	Adj. Ala	Adj. Ylä	adj Pr>	Estimaatti	Adj. Ala	Adj. Ylä	adj Pr>
Vähä									
Valkjärvi	1					-4	-10	2	
	2					-3	-8	1	0,3565
	3					-2	-6	1	0,4492
	4					-2	-5	2	0,9052
	5					-1	-5	3	0,9999
	6					-0,2	-6	5	1,0000
	7					1	-7	8	1,0000
Aksu	1					-3	-7	1	0,5923
	2					-3	-6	0,4	0,1742
	3					-3	-5	-0,2	0,0259
	4					-3	-6	-0,2	0,0268
	5					-3	-6	0,4	0,1630
	6					-3	-7	1	0,5265
	7					-3	-8	2	0,8220
Meri	1	-31	-37	-25	<, 0001	-10	-17	-4	<, 0001
	2	-25	-29	-21	<, 0001	-8	-13	-4	<, 0001
	3	-20	-23	-16	<, 0001	-6	-10	-3	<, 0001
	4	-14	-17	-10	<, 0001	-5	-8	-1	0,0062
	5	-8	-12	-4	<, 0001	-3	-8	2	0,8066
	6	-2	-8	3	0,8751	-1	-7	6	1,0000
	7	3	-4	10	0,8005	1	-7	9	1,0000

Liite 2. Toistettujen mittausten satunnaismuuttujien kovarianssi analyysillä tarkasteltujen ikäkohtaisten pituuksien (mm) erot metodi nollasta (op) mittauslinjalla ot2 (Differences of Least Squares Means) ikäkohtaisilla pituuksilla (t), niin todellisella kuin estimoiduillakin b:n arvoilla takautuvasti määritetyille pituuksille. Taulukossa näkyy myös estimaatin ala- ja ylärajat sekä tilastollinen merkitsevyys (adj Pr>; Tukey-Kramer).

populaatio	t	todelliset b:n arvot				estimoidut b:n arvot			
		Estimaatti	Adj. Ala	Adj. Ylä	adj Pr>	Estimaatti	Adj. Ala	Adj. Ylä	adj Pr>
Vähä Valkjärvi	1					17	12	23	<, 0001
	2					15	11	19	<, 0001
	3					13	9	16	<, 0001
	4					11	7	15	<, 0001
	5					9	4	14	<, 0001
	6					6	-0,2	13	0,0675
	7					4	-4	12	0,8942
Aksu	1	-15	-20	-10	<, 0001	-10	-14	-6	<, 0001
	2	-14	-18	-9	<, 0001	-10	-13	-7	<, 0001
	3	-12	-17	-7	<, 0001	-10	-12	-7	<, 0001
	4	-11	-17	-5	<, 0001	-9	-12	-7	<, 0001
	5	-10	-17	-3	0,0009	-9	-13	-6	<, 0001
	6	-8	-17	0	0,0422	-9	-13	-5	<, 0001
	7	-7	-17	3	0,2919	-9	-14	-4	<, 0001
Meri	1	-33	-39	-28	<, 0001	-23	-30	-17	<, 0001
	2	-26	-31	-22	<, 0001	-18	-23	-13	<, 0001
	3	-20	-23	-16	<, 0001	-12	-16	-8	<, 0001
	4	-13	-16	-10	<, 0001	-7	-11	-3	<, 0001
	5	-6	-11	-2	<, 0001	-2	-7	3	0,9965
	6	0,5	-5	6	1,0000	4	-3	10	0,7514
	7	7	0,1	14	0,0448	9	1	18	0,0154

Liite 3. Toistettujen mittausten satunnaismuuttujien kovarianssi analyysillä tarkasteltujen ikäkohtaisten pituuksien (mm) erot metodi nollasta (op) mittauslinjalla ot3 (Differences of Least Squares Means) ikäkohtaisilla pituuksilla (t), niin todellisella kuin estimoiduillakin b:n arvoilla takautuvasti määritetyille pituuksille. Taulukossa näkyy myös estimaatin ala- ja ylärajat sekä tilastollinen merkitsevyys (adj Pr>; Tukey Kramer).

populaatio	t	todelliset b:n arvot				estimoidut b:n arvot			
		Estimaatti	Adj. Ala	Adj. Ylä	adj Pr>	Estimaatti	Adj. Ala	Adj. Ylä	adj Pr>
Vähä Valkjärvi	1					15	9	20	<,0001
	2					14	10	18	<,0001
	3					13	9	16	<,0001
	4					12	8	16	<,0001
	5					11	6	16	<,0001
	6					10	3	17	<,0001
	7					9	1	17	0,0209
Aksu	1	-17	-22	-12	<,0001	7	3	12	<,0001
	2	-17	-22	-12	<,0001	5	2	9	<,0001
	3	-17	-22	-12	<,0001	3	1	6	0,0021
	4	-17	-23	-11	<,0001	1	-1	4	0,8978
	5	-17	-24	-11	<,0001	-1	-4	3	1,0000
	6	-18	-26	-9	<,0001	-3	-7	2	0,6841
	7	-18	-27	-8	<,0001	-5	-10	1	0,1823
Meri	1	-64	-70	-58	<,0001	-30	-36	-23	<,0001
	2	-52	-56	-47	<,0001	-24	-29	-19	<,0001
	3	-39	-43	-36	<,0001	-18	-22	-14	<,0001
	4	-27	-31	-24	<,0001	-13	-17	-9	<,0001
	5	-15	-19	-10	<,0001	-7	-12	-2	0,0004
	6	-3	-9	3	0,8257	-2	-9	5	0,9997
	7	10	2	17	0,0037	4	-5	13	0,9536