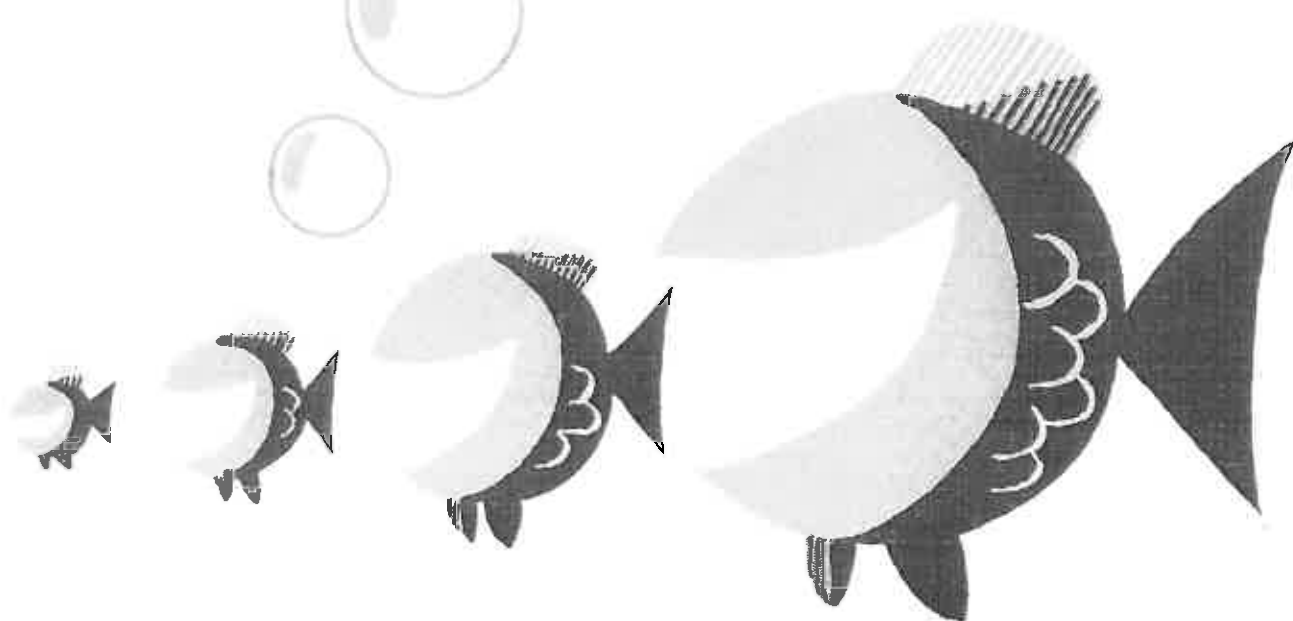


RIISTA-JA KALATALOUDEN TUTKIMUSLAITOS

KALATUTKIMUKSIA- FISKUNDERSÖKNINGAR



13
1990



RIISTA-JA KALATALOUDEN TUTKIMUSLAITOS

KALATUTKIMUKSIA - FISKUNDERSÖKNINGAR



Vastaava toimittaja: Eero Aro

Toimittajat: Mikael Hildén, Aimo Järvinen, Marja-Liisa Koljonen, Finn Löf, Eija Nylander, Riitta Rahkonen, Petri Suuronen, Lauri Urho ja Aune Vihervuori

Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitos
Kalantutkimusosasto
Kalanviljelyosasto
PL 202
00151 Helsinki

puh. 90 - 624 211
telex 19101236 vdx sf
telefax 90 - 631 513
telebox tbx668

Kalatutkimuksia - Fiskundersökningar sarjassa julkaistaan kalatalouteen liittyviä tutkimuksia, suunnitelmia, raportteja, selvityksiä, lausuntoja, esitelmiä sekä tutkimusten aineistoja tai muita vastaavia kirjoituksia. Julkaisukielenä ovat pääsääntöisesti suomi ja ruotsi. Kirjoitusohjeita on saatavilla Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitoksen tietopalvelussa (PL 202, 00151 Helsinki).

Julkaisun jakelusta päätetään kunkin numeron osalta erikseen. Julkaisua koskevat tiedustelut osoitetaan tietopalveluun.

Kalatutkimuksia - Fiskundersökningar on jatkoa sarjoille: "Maataloushallituksen kalataloudellinen tutkimustoimisto. Monistettuja julkaisuja" (no:t 1-42) ja "Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitos, kalantutkimusosasto. Monistettuja julkaisuja" (no:t 1-97), "Tiedonantoja" (no:t 1-24) ja "Meddelanden" (no:t 1-21).

Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitoksen kalantutkimusosaston ja kalanviljelyosaston muut julkaisusarjat ovat "Finnish Fisheries Research" ja "Suomen Kalatalous".

Ansvarig redaktör: Eero Aro

Redaktörer: Mikael Hildén, Aimo Järvinen, Marja-Liisa Koljonen, Finn Löf, Eija Nylander, Riitta Rahkonen, Petri Suuronen, Lauri Urho ja Aune Vihervuori

Vilt- och fiskeriforskningsinstitutet
Fiskeriforskningsavdelningen
Fiskodlingsavdelningen
PB 202
00151 Helsingfors

tel. 90 - 624 211
telex 19101236 vdx sf
telefax 90 - 631 513
telebox tbx668

I serien Kalatutkimuksia - Fiskundersökningar publiceras undersökningar, planer, rapporter, utredningar, utlåtanden, föredrag samt forskningsmaterial eller motsvarande artiklar som behandlar fiskerihushållningen. Publikationsspråken är i huvudsak finska och svenska. Skrivinstruktioner kan erhållas från Vilt- och fiskeriforskningsinstitutets informationstjänst (PB 202, 00151 Helsingfors).

Publikationens distribuerings fastställs skilt för varje nummer. Förfrågningar angående tidskriften bör riktas till informationstjänsten.

Kalatutkimuksia - Fiskundersökningar är en fortsättning på "Maataloushallituksen kalataloudellinen tutkimustoimisto. Monistettuja julkaisuja" (nr 1-42) ja "Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitos, kalantutkimusosasto. Monistettuja julkaisuja" (nr 1-97), "Tiedonantoja" (nr 1-24) och "Meddelanden" (nr 1-21).

Övriga publikationsserier från Vilt- och fiskeriforskningsinstitutets fiskeriforskningsavdelning och fiskodlingsavdelning är "Finnish Fisheries Research" och "Suomen Kalatalous".

RIISTA- JA KALATALOUDEN TUTKIMUSLAITOS
KALATUTKIMUKSIA – FISKUNDERSÖKNINGAR

No 13

1990

Kirjallisuusselvitys kalojen mäti- ja poikasvaiheiden ekologiasta

Ari Huusko

Helsinki 1990

ISSN 0787-8478

Helsinki 1990

Yliopistopaino

SISÄLLYS

1. JOHDANTO.....	1
2. RANTAVYÖHYKKEEN OLOSUhteISTA JA KALANPOIKASILLE TÄRKEÄN ELÄINPLANKTONIN KOOSTUMUKSESTA JA BIOLOGIASTA...	2
3. ERI KALALAJIEN POIKASVaiHEIDEN PÄÄPIIRTEISTÄ.....	5
3.1. YLEISTÄ.....	5
3.1.1. MUIKKU.....	6
3.1.2. SIIKA.....	8
3.1.3. MADE.....	8
3.1.4. HAUKI.....	11
3.1.5. SÄRKI.....	13
3.1.6. AHVEN.....	15
3.2. MÄDIN KEHITTYYMISEEN JA KUORIUTUMISEEN VAIKUTTAVISTA TEKIJÖISTÄ.....	17
3.3. POIKASTEN RAVINNOSTA, RAVINNONKÄYTÖSTÄ JA KASVUSTA JA NIIHIN VAIKUTTAVISTA TEKIJÖISTÄ.....	20
3.4. POIKASTEN ELOONJÄÄMISESTÄ JA SIIHEN VAIKUTTAVISTA TEKIJÖISTÄ.....	24
4. KALOJEN POIKASVaiHEITA KUVAAVISTA MALLEISTA.....	27
4.1. KUTUKANNAN JA REKRYTTIMÄÄRÄN VÄLISESTÄ SUHTEESTA.....	27
4.2. MÄTIVaiHEEN KUVAAMISEEN KÄYTETYISTÄ MALLEISTA.....	29
4.3. POIKASTEN KASVUN, RAVINNONKÄYTÖN JA KUOLEVUUDEN KUVAAMISEEN KÄYTETYISTÄ MALLEISTA.....	31
5. SÄÄNNÖSTELYN VAIKUTUKSISTA KALOJEN MÄTIIN JA POIKAS- TEN ELÄMÄÄN.....	36
5.1. KALOJEN MÄTIVaiHEESTA JA MÄDIN KUORIUTUMISESTA SÄÄNNÖSTELLYSSÄ JÄRVESSÄ.....	36
5.2. POIKASTEN KASVUSTA, RAVINNOSTA JA RAVINNONKÄYTÖSTÄ SEKÄ KUOLEVUUDESTA SÄÄNNÖSTELLYSSÄ JÄRVESSÄ.....	38
6. TIIVISTELMÄ.....	40
SAMMANDRAG.....	41
KIRJALLISUUS.....	42

1. JOHDANTO

Kalanpoikasten elämää ohjaavilla tekijöillä katsotaan olevan keskeinen asema kalakantojen uusiutumisessa. Kirjallisuudessa on esitetty monien bioottisten ja abioottisten tekijöiden aiheuttavan poikasvaiheessa suurta kuolevuutta ja johtavan vuosittain runsaasti vaihtelevaan rekrytointiin. Yleisesti uskotaan, että kalapopulaation kyky selviytyä poikasvaiheesta ilman huomattavaa kuolevuutta on tärkein vuosiluokkien kokoa määräävistä tekijöistä (esimerkiksi Hjort 1914, Cushing ja Harris 1973, Hunter 1976, Shepherd ja Cushing 1980, Viljanen 1988a).

Tiedot rekrytointiin vaikuttavista tekijöistä ja niiden vaikutustavoista ovat keskeisiä laadittaessa pitäviä kalakantojen hyödyntämismalleja ja arvioitaessa ihmisen toimintojen vaikutuksia kalakantoihin ja koko vesiekosysteemin toimintaan. Valitettavasti vuosiluokkien koon ennustaminen mäti- ja poikasmäärien perusteella on toistaiseksi erittäin vaikeaa, ellei mahdotonta. Tarvitaan runsaasti lisää tietoja kalanpoikasten elämään vaikuttavista bioottisista ja abioottisista tekijöistä. Viime aikoina on osoitettu kasvavaa kiinnostusta arvioida kalakannan kokoa ja rekrytointia mäti- ja poikastutkimuksien perusteella varsinkin merialueilla (Saville ja Schnack 1981, Lough ym. 1981, Alderdice 1985, Lasker 1987). Sisävesikalojen osalta tiedot poikasvaiheen biologiasta ovat kuitenkin vähäisiä.

Tämän kirjallisuusselvityksen tarkoituksena on kartoittaa kalanpoikasten elämää järvissä niiden ensimmäisen kesän aikana. Selvityksen lähtökohtana on vesi- ja ympäristöhallituksen vesistöjen säännöstelyjen vaikutusten arviointiin liittyvä kehittämisprojekti, jossa pyritään laatimaan matemaattinen malli säännöstelyn kalabiologisten vaikutusten arvioimiseksi.

2. RANTAVYÖHYKKEEN OLOSUhteISTA JA KALANPOIKASILLE TÄRKEÄN ELÄINPLANKTONIN KOOSTUMUKSESTA JA BIOLOGIASTA

Rantavyöhyke on kalojen kutu- ja poikasten kasvu- ja suoja- aluetta. Maamme järvien kevätkutuisista kalalajeista lähes kaikki kutevat ranta-alueella ja myös poikasten kehitys tapahtuu lähes yksinomaan matalassa vedessä. Syyskutuiset lajit voivat kutea myös ulapalla, mutta valtaosa näiden lajien poikasista tulee rantavyöhykkeeseen poikasvaiheen ajaksi.

Rantavyöhyke on järven osaekosysteemeistä tuottavin (esimerkiksi Kairesalo 1983). Rannan olosuhteita ohjaavat pääasiassa bioottiset tekijät, lähinnä kasvillisuus, kun puolestaan ulapalla abioottiset elementit ovat hallitsevampia (Pieczynska 1976). Rannan maaperän laatu, suojaisuusaste ja jyrkkyys vaikuttavat kasvillisuustyyppien muotoutumiseen ja luovat perustan erilaisille rantahabitaateille. Lisäksi rannan pienvaluma-alueelta huuhtouvien ravinteiden ja detrituksen määrä vaikuttaa litoraalin toiminnan monimuotoisuuteen vapaan veden ravinnemäärän ohella. Ravinteiden hyväksikäytön ja detrituksen hajotuksen tehokkuus vaihtelevat habitaateittain (Sarvala 1981, Hellsten ym. 1988, Palomäki 1987).

Ranta voidaan jakaa kolmeen vyöhykkeeseen: eulitoraaliin, litoraaliin ja sublitoraaliin. Eulitoraali, maan ja veden raja, on alttein katastrofeille, joita voivat aiheuttaa mm. veden pinnan vaihtelut, pohjan jäätyminen, kuivuminen ja aallokon aiheuttama fysikaalinen rasitus. Kasvillisuus on keskittynyt varsinaiseen litoraaliin. Suurkasvivyöhyke on tuottavin ja tarjoaa eniten suojaa ja ravintoa eläimille. Litoraalin alaosassa, sublitoraalissa, harva uposlehtinen kasvillisuus ja päällyslevästä ovat hallitsevia.

Huolimatta rannan sisällä vallitsevasta monimuotoisuudesta on kullakin rantatyypillä havaittu olevan kasvillisuuden lisäksi sille tunnusomainen pohjaeläimistö (Pinder 1986, Palomäki 1987). Eläinplanktonin habitaattien mukainen esiintyminen on

kuitenkin todennäköisesti ajoittaista ja paljolti satunnaisten tekijäiden aikaan saamaa. Rantahabitaatissa vallitsevien olosuhteiden, lähinnä veden laadun, tulisi olla selvästi poikkeavaa ulapan ja muiden rantahabitaattien veden laadusta, jotta kullakin rantatyypillä olisi sille tyypillinen eläinplanktonkoostumus (Hakkari ja Veijola 1985, Kairesalo 1980). Ulapan vaikutus rannan eläinplanktoniin on huomattava ja selvästi voimakkaampi kuin esimerkiksi pohjaeläimistön kohdalla. Tyypillisimmillään rantapankton on keskikesällä vesikasvillisuuden ollessa kukkeimmillaan, mutta tällöinkin vuorovaikutus vapaan veden eläinplanktonin kanssa on runsasta. Tutkimuksia rantapanktonin dynamiikasta on kuitenkin perin vähän, eikä nykyisen tietämyksen perusteella ole poissuljettua, etteikö eri habitaateilla voisi ainakin osa lajistosta olla kulloinkin tarkasteltavalle habitaatille tyypillistä (DiFonzo ja Campbell 1988).

Eläinplanktoniyhteisön rakenne muuttuu kevään ja kesän kuluessa. Eläinplanktonin jaksottaiset massaesiintymiset ovat yleisempiä littoraalissa kuin pelagiaalissa. Rannassa on usein yksi hallitseva laji tietyn aikaa, kun taas ulapalla esiintyy yleensä useita lajeja rinnakkain runsaana. Ranta-alueilla yhden lajin massaesiintymiset voivat johtua lajien välisestä kilpailusta kulloinkin vallitsevan tilanteen mukaan (Gliwicz ja Rybak 1976, Sarvala 1981). Vuosien väliset erot eläinplanktoniyhteisöjen koostumuksessa voivat olla erittäin suuria (esimerkiksi Hakkari ja Veijola 1985, Paloheimo ja Fulthorpe 1987), mihin mm. kalayhteisön saalistuspaineella voi olla huomattava vaikutus (Boisclair ja Leggett 1985, Evans 1986, Post ja McQueen 1987, Mills ym. 1987a). Kalanpoikasille eläinplanktonin runsaalla ja tasaisella esiintymisellä on keskeinen merkitys.

Lehtovaaran ja Sarvalan (1984) mukaan Lammin ja Kosken Pääjärvässä voitiin rantavyöhykkeen eläinplanktonissa havaita ainakin kolme selvää toisistaan eroavaa vaihetta. Kevätjakso (1) toukokuussa ja kesäkuun alussa, jolloin makrokasvit ovat vielä veden alla ja veden vaihtuvuus rannan ja ulapan välillä on hyvä. Pelagiaalilla on suuri vaikutus rannan eläinplank-

tonyhteisöihin. Hankajalkaiset ja rataseläimet ovat eläinplanktonissa hallitsevia. Kesäjakson (2) aikana vesikasvit kukoistavat, veden vaihtuvuus on vähentynyt ja litoraaliplankton on tyypillisimmillään. Syksyyn saakka vesikirput ovat enemmistönä. Syksyllä (3) kasvillisuuden kuollessa hankajalkaiset ja pseudoplanktiset vesikirput tulevat vallitseviksi.

Keijustossa alkueläimet ja rataseläimet pystyvät hyötymään keväisestä levätuotannon kasvusta nopeimmin. Tämä on mahdollista rataseläinten suuren lisääntymisnopeuden ansiosta. Useilla lajeilla naaras tuottaa kesällä vajaan kahden viikon aikana yhteensä noin 15 lähes itsensä kokoista jälkeläistä, jotka lisääntyvät jo parin päivän ikäisinä. Rataseläinlajeilla on kesän mittaan tavallisesti yksi tai kaksi lyhytkestoista esiintymishuippua. Eri lajien huiput lomittuvat sekä ajallisesti että paikallisesti: jotkin lajit esiintyvät talvella, muutamat kesällä, toiset päällysvedessä, eräät alusvedessä (Sarvala 1981).

Kasvinsyöjävesikirppujen elintapa on samantapainen kuin rataseläimillä. Pohjassa talvehtineesta kestonunasta kuoriutuu keväällä naaras, joka neitseellisesti pystyy tuottamaan nopeasti munia. Edullisissa oloissa vesikirppujen uusi sukupolvi kasvaa lisääntymiskokoon (-ikään) noin viikossa. Viileässä vedessä kehitys on pitempi (Sarvala ym. 1987). Useimpien vesikirppulajien populaatiot ovat runsaimmillaan heinä-elokuussa, lämpiminä syksyinä vielä ehkä syyskuussakin. Runsauteen vaikuttavat sekä saaliiksi joutuminen että lajien välinen kilpailu ravinnosta, mahdollisesti myös leväyhteisön koostumus (Sarvala 1981).

Rataseläinten ja vesikirppujen menestyminen sisävesien keijustossa perustuu suvuttomaan lisääntymiseen normaalin suvullisen lisääntymisen ohella. Keijuston kolmannella yleisellä eläinplanktonryhmällä, hankajalkaisilla, suvullinen lisääntyminen on kuitenkin sääntönä (Nilssen 1978, Sarvala 1981). Nunasta kuoriutuu nauplius-toukka, joka muuttuu seitsemän nahanluonnin jälkeen kopepodiittivaiheeksi ja jälleen nahan-

luontien (5) kautta aikuiseksi. Hankajalkaiset kehittyvät ja kasvavat vesikirppuja hitaammin. Noin +20 °C vedessä sukupolven kesto nopeimminkin kehittyvillä lajeilla on pari viikkoa (Sarvala 1981). Eri hankajalkaislajien lisääntymisen ajoitus ja talvehtimisratkaisut vaihtelevat. Elinalueiden olosuhteista, kilpailijoista ja saalistuspaineen ajoittumisesta riippuen hankajalkaisten elämänkierrot toteutuvat eri järvissä erilaisina (Sarvala 1979a).

Alkueläin- ja rataseläinlajeja tavataan järvessä kesäaikaan jopa kaksinkertaisesti talveen verrattuna. Vesikirppuja ei talviplanktonissa yleensä ole. Hankajalkaisten lajimäärä on eri vuodenaikoina tasainen. Hankajalkaisia on suhteellisen runsaasti karuissa vesissä, vesikirput puolestaan viihtyvät yleensä paremmin rehevämmissä vesissä (Sarvala 1981).

3. ERI KALALAJIEN POIKASVAIHEIDEN PÄÄPIIRTEISTÄ

3.1. YLEISTÄ

Karkeasti yleistäen voidaan sisävesien kalojen poikasten biologian, lähinnä käyttäytymisen perusteella erottaa ainakin kolme 'poikastyyppiä'. Yhtä tyyppiä edustavat syys- ja talvikutuiset lajit, joilla mädin kehittymiskausi on pitkä ja sijoittuu talveen. Kuoriutumisen tapahtuu jäiden lähdön aikoihin keväällä, jonka jälkeen poikaset siirtyvät aktiivisesti tai passiivisesti rantavyöhykkeeseen. Metamorfoosi-vaiheen jälkeen eri lajien käyttäytyminen poikkeaa toisistaan (ks. jäljempänä).

Toisen tyyppin muodostavat hauki ja särkikalat, joiden biologissa on samoja piirteitä vaikkakin ravinto ja sen hankintatavat poikkeavat nuoruusvaiheessa toisistaan. Näiden lajien kutu tapahtuu rantavyöhykkeessä ja vastakuoriutuneet poikaset ovat kiinnittyneinä kasvillisuuteen tai muuhun alustaan ruska-aispussivaiheen ajan. Poikaset pysyttelevät koko ensimmäisen kesän rantavyöhykkeessä tai sen välittömässä läheisyydessä (ks. jäljempänä).

Kolmas tyyppi on ahven, jonka vastakuoriutuneet poikaset siirtyvät uloimpaan rantavyöhykkeeseen ja ulapalle ja palaavat metamorfoosi-vaiheen sivuutettuaan takaisin rantavyöhykkeeseen loppukesäksi (ks. jäljempänä).

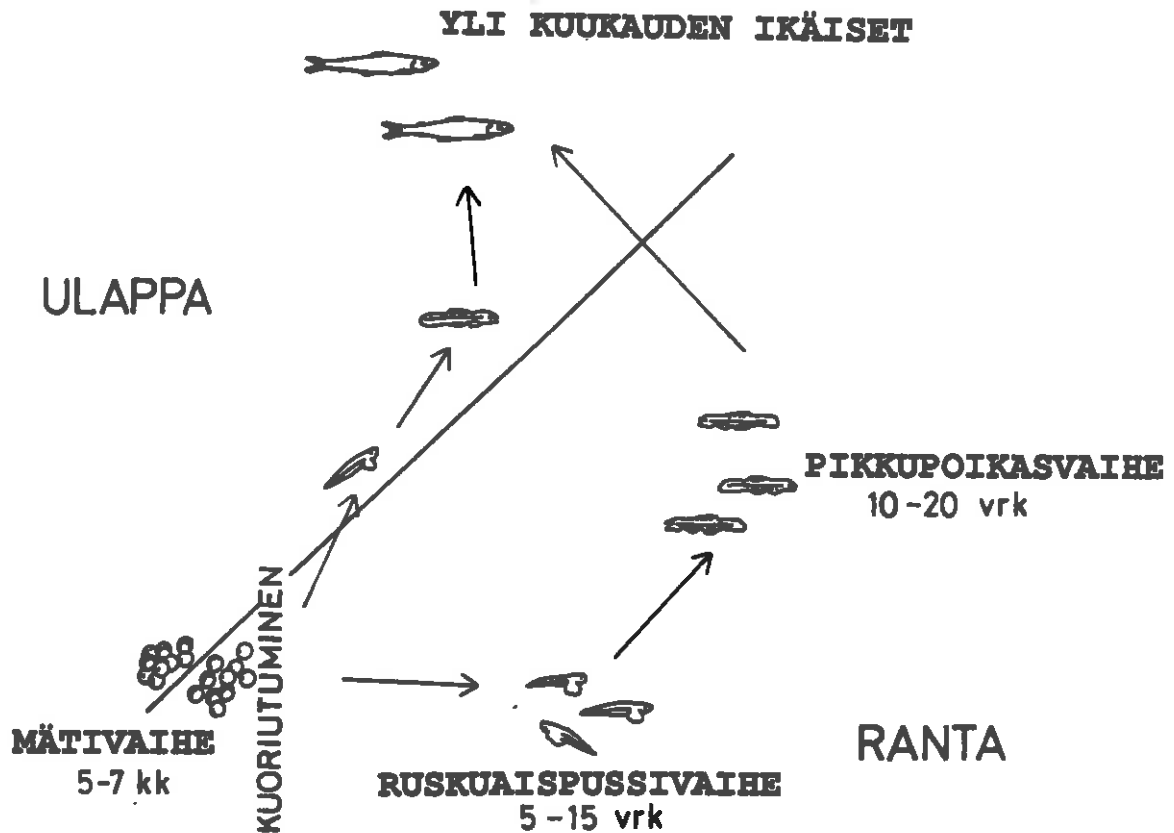
Syyskutuisten lajien poikaset ovat yleensä sivuuttaneet pikkupoikasvaiheen ja lisäksi runsaana esiintyvien syyskutuisten lajien poikaset ovat siirtyneet ulapalle tai rantavyöhykkeen ulkoreunaan ennen kevätkutuisten kalojen poikasten kuoriutumista. Usein syys- ja kevätkutuisten kalojen poikasten rantavyöhykkeessä esiintymisen välissä on ajanjakso, jolloin ruskuais-pussivaiheessa olevia poikasia on rantavyöhykkeessä vähän.

3.1.1. MUIKKU

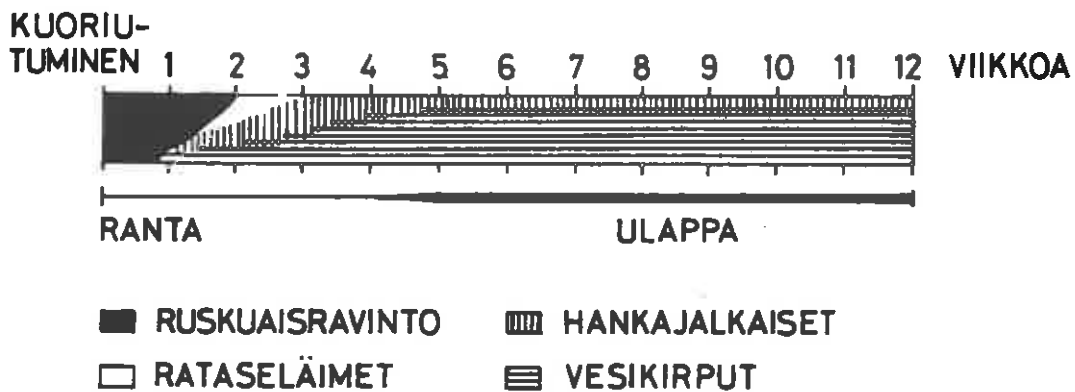
Muikku kutee yleensä mahdollisimman kiinteään ja puhtaan pohjan alueilla ja pohjan laadun mainitaan olevan kututapahtumaa ohjaava tekijä (esimerkiksi Hakkarainen 1972). Nissisen (1972) ja Viljasen (1986) havaintojen mukaan muikun mätiä esiintyy myös hyvinkin pehmeillä liejupohjilla (ks. myös Tiitinen 1982). Erosen (1987) mukaan muikun kutupaikat määräytyvät pitkälle järven talviaikaisten lämpötilojen ja toisaalta happi-olosuhteiden perusteella. Tavallisimmin kutu tapahtuu alle 10 metrin syvyisessä vedessä jonkin verran pohjan yläpuolella, mutta kutusyvyys vaihtelee huomattavasti eri järvissä (kts. Tiitinen 1982).

Kutu käynnistyy yleensä veden lämpötilan laskiessa $+6 - +4$ °C:een. Kudun jälkeen järven vesi jäähtyy säistä ja järven morfologiasta riippuen siten, että talviaikaiset lämpötilat vaihtelevat välillä $+0,5 - +3,0$ °C (Eronen 1987, Valkeajärvi 1988) ja mädin kehittyminen kestää 140-200 vuorokautta lämpötilasta riippuen. Mädin eloonjääminen on kevääseen mennessä yleensä muutamia prosentteja joskin siinä esiintyy suuria vaihteluita (Tiitinen 1982, Viljanen 1986, 1988a).

(A)



(B)



Kuva 1. Yleistetty esitys muikun poikasvaiheiden esiintymis-
alueista ja kestosta (A) sekä ravinnosta (B) (Valkeajärvi 1983,
Viljanen 1986, Auvinen 1988, Huusko ym. 1988a, 1988b, Sarvala
ym. 1988).

Kuoriuduttuaan poikaset ohjautuvat valon, lämpötilaerojen ja virtausten mukaan aluksi pintaveteen ja edelleen rantavyöhykkeeseen (kts. Huusko ym. 1988a). Eräissä järvissä pääosa poikasista pysyttelee poikkeuksellisesti ulapalla (Viljanen 1988a). Poikaset viettävät ruskuaispussi- ja pikkupoikasvaiheen rantavyöhykkeessä siirtyen ulapalle metamorfoosi-vaiheessa, jolloin poikanen alkaa muistuttaa aikuista (kuva 1).

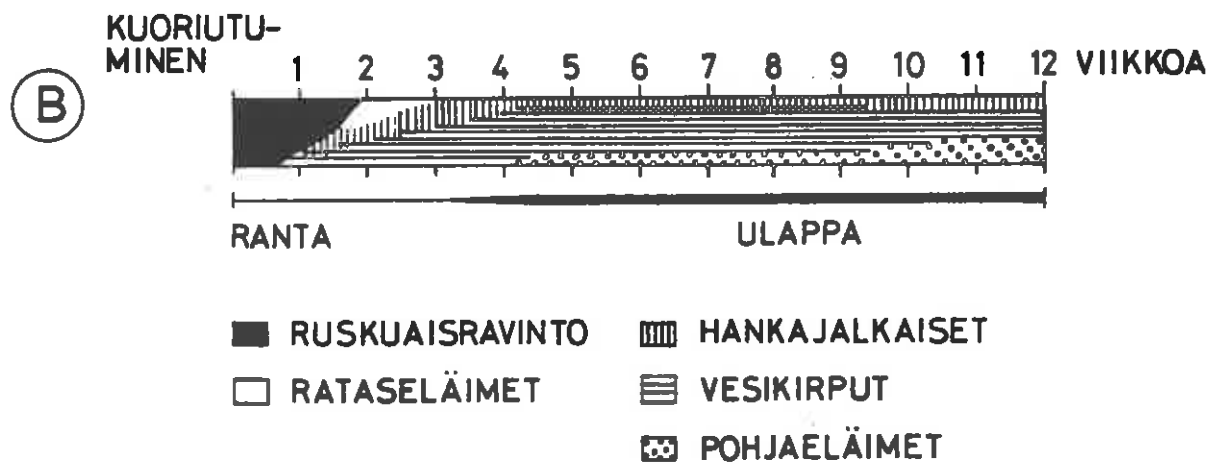
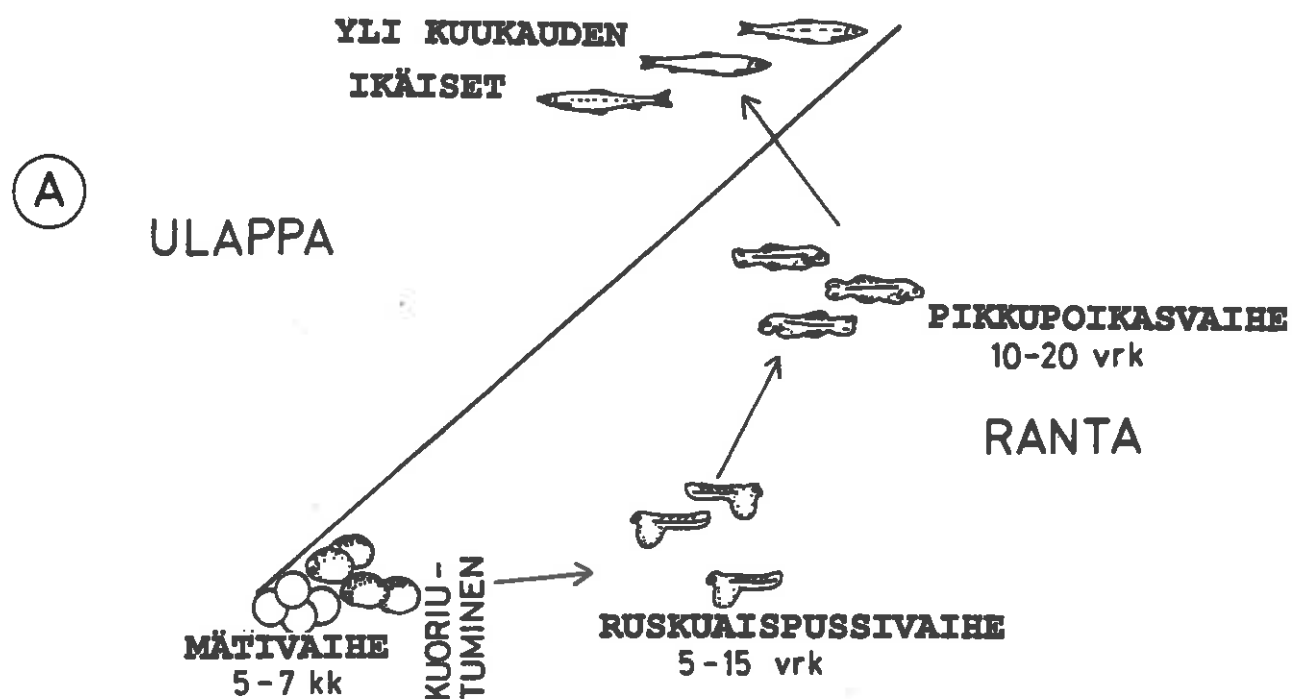
Ensiravintona poikasilla ovat pienet planktoneläimet (rataseläimet, hankajalkaisten ja vesikirppujen nuoruusvaiheet). pikkupoikasvaiheen lopulla ja myöhemmin kesällä poikasten ravinto koostuu lähes pelkästään vesikirpuista (kuva 1, Auvinen 1988, Huusko ym. 1988b, Sarvala ym. 1988). Poikasten ensimmäisen kesän kasvu riippuu mm. populaatiotiheydestä ja järven eläinplankton tuotantokyvystä. Erot poikasten pituudessa voivat eri järvien ja vuosiluokkien välillä olla moninkertaisia (Viljanen 1986).

3.1.2. **SIIKA**

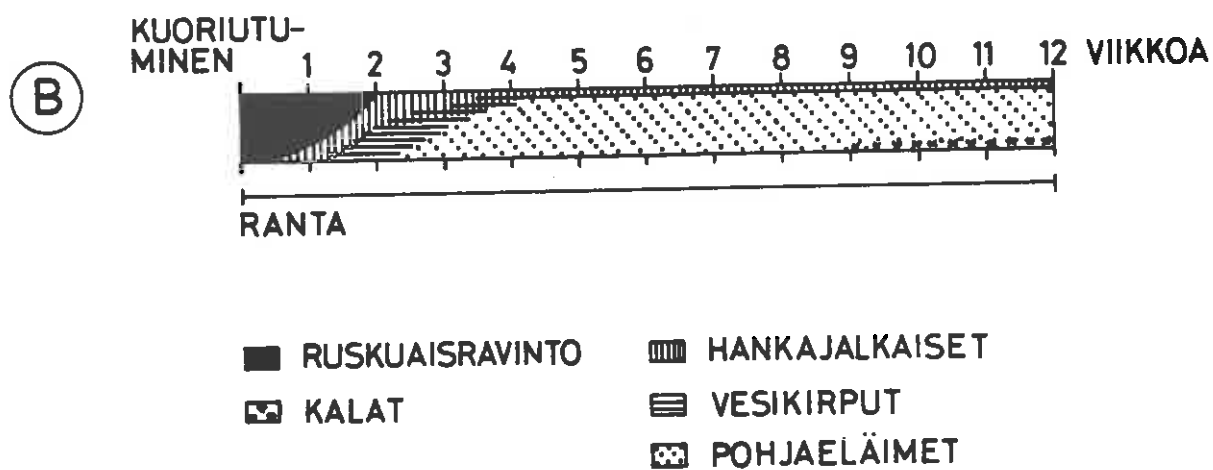
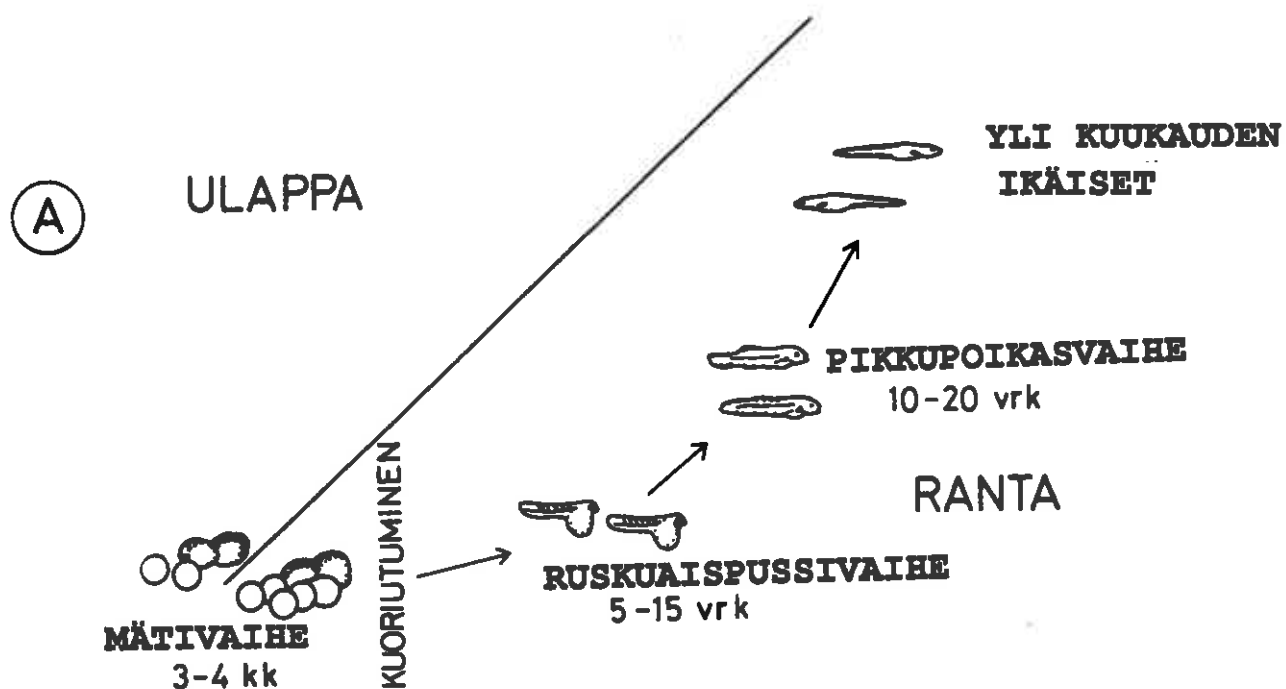
Järvikutuisen siian biologia mätä- ja poikasvaiheessa on samantapainen kuin muikulla (Huusko ym. 1988a). Huomatavimmat erot ovat kutuajassa, joka järvestä riippuen saattaa olla ennen, samaan aikaan tai myöhemmin kuin muikulla sekä kutusyvyydessä, joka siioilla on yleensä muutamia metrejä (Hakkari ja Kurttila 1981, Salojärvi ym. 1981, Huhmarniemi ym. 1985). Poikasten kuoriutuminen tapahtuu keväällä jäiden lähdön aikoihin ja poikaset rantautuvat (esimerkiksi Lindström 1962, Sarvala ym. 1988). Metamorfoosi-vaiheen sivuuttaneet poikaset viihtyvät ulapan ohella rantavyöhykkeen ulko-osissa ja käyttävät myös pohja- ja pintaravintoa eläinplanktonin ohella (kuva 2, Huusko ym. 1988a, Sarvala ym. 1988).

3.1.3. **MADE**

Made on viilleää vettä suosiva laji, jonka varhainen yksilönkehitys tapahtuu pääasiassa alle + 10 °C:n lämpötilassa. Kutu



Kuva 2. Yleistetty esitys siian poikasvaiheiden esiintymis-
alueista ja kestosta (A) sekä ravinnosta (B) (Lindström 1962,
Dabrowski ym. 1984, Näsje ym. 1986, Sarvala ym. 1988).



Kuva 3. Yleistetty esitys mateen poikasvaiheiden esiintymis-
alueista ja kestosta (A) sekä ravinnosta (B) (Sarvala 1981,
Eloranta 1986).

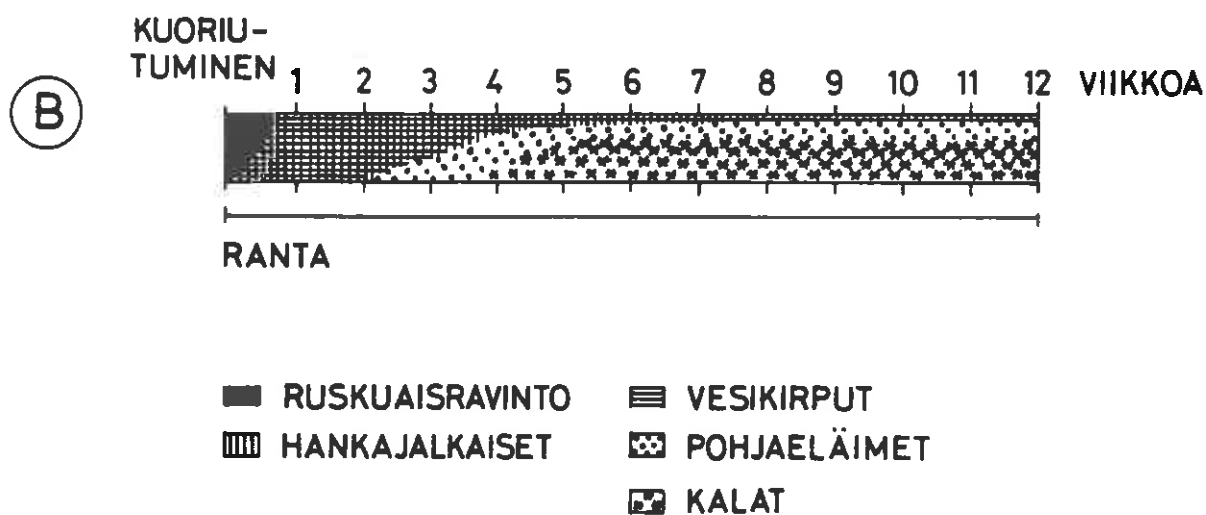
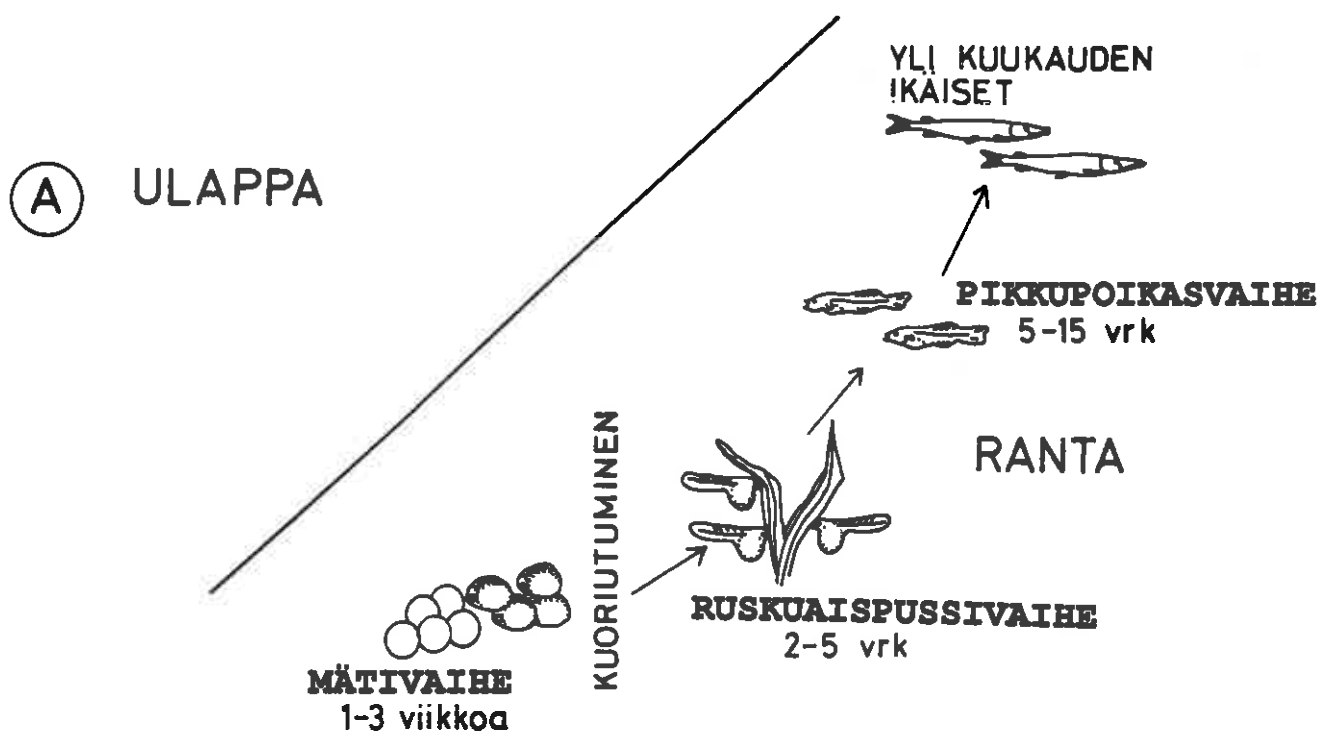
tapahtuu 0,5-4 metrin syvyydessä keskimäärin helmikuussa pääasiassa kivennäispohjilla (Valle 1934, Kirvelä 1943, Hakkari ym. 1978, Eloranta 1986). Puolikelluvan mädin kehittyminen jään alla ja kylmässä vedessä kestää useita kuukausia (110-150 päiväastetta) (McCrimmon 1959, Sorokin 1968). Kuoriutuminen ajoittuu jäiden lähtöön. Vastakuoriutunut poikanen pintaautuu ja ajautuu rantaan, jossa se aloittaa lyhyen vaiheen jälkeen pohjaelämän. Kuolevuus kohoaa jyrkästi ennen tätä pohjautumista ravinnon vaihdoksen, kevätmyrskyjen ja predaation vuoksi. Pohjaelämän aloittava poikanen on noin kuukauden ikäinen, 17-20 mm:n pituinen ja muistuttaa aikuista madetta (Fish 1930, Eloranta 1986). Poikaset asustavat rantavyöhykkeessä pari ensimmäistä elinvuottaan (kuva 3, Eloranta 1986).

Mateen poikasten ravinto koostuu aluksi hankajalkaisista ja vesikirpuista (Sarvala 1981, Eloranta 1986). Pohjautuneet poikaset alkavat käyttää ravintonaan pohjaeläimiä, joiden osuus lisääntyy poikasen koon kasvaessa. Syksyllä myös suuret äyriäiset (esimerkiksi Mysis) kuuluvat poikasten ravintoon. Noin 10-15 cm:n pituisena made alkaa syödä myös pieniä kaloja (kuva 3, Eloranta 1986).

3.1.4. HAUKI

Hauen kutu ajoittuu touko-kesäkuuhun. Kutu voi kestää yli kuukauden. Vuosittain kudun alku- ja loppupäivämäärissä voi olla huomattavia vaihteluita, kutu voi siirtyä peräkkäisinä vuosina jopa kuukaudella. Kutu on kiihkeimmillään yleensä tulvahuipun aikana tai vähän sitä ennen (Jääskeläinen 1917, Fabricius 1950, Kennedy 1969, Scott ja Crossmann 1973, Mann 1976, Koli 1984).

Hauki kutee yleensä suojaisiin, mataliin, ruohokasvillisuuspohjaisiin paikkoihin, usein tulvarannoille. Jos sopivia kutupaikkoja ei ole tarjolla, kutu voi tapahtua myös pehmeällä mutapohjalla, jossa on hajoavaa kasvillisuutta (Clark 1950). Joissakin tapauksissa kutu voi tapahtua myös jään alla syvään veteen (Koli 1984). Sama naaras kutee laajalla alueella. Mäti



Kuva 4. Yleistetty esitys hauen poikasvaiheiden esiintymis-
alueista ja kestosta (A) sekä ravinnosta (B) (Svårdson 1949,
Franklin ja Smith 1963, Koli 1984, Hakkari ja Bagge 1985).

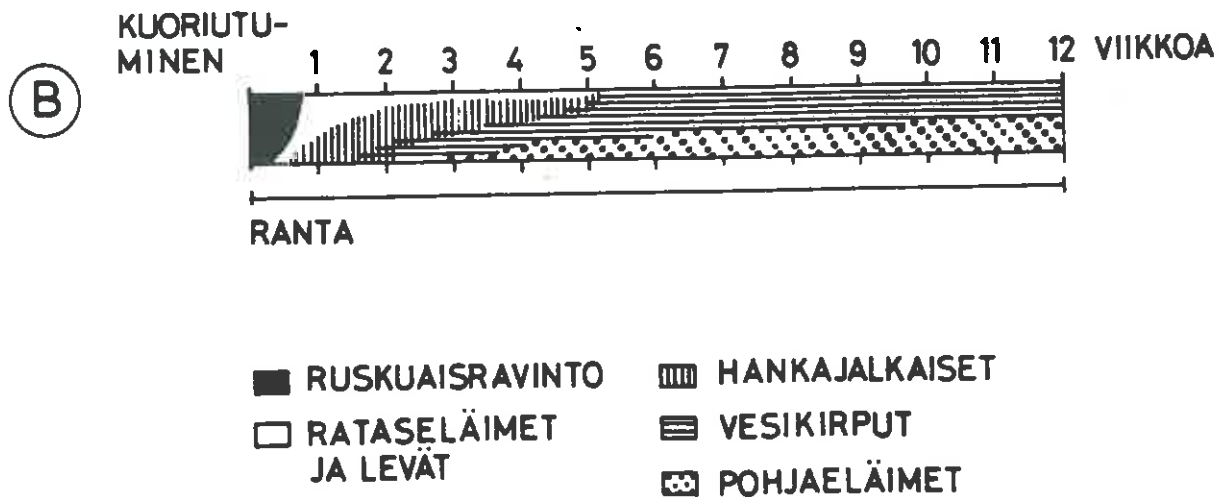
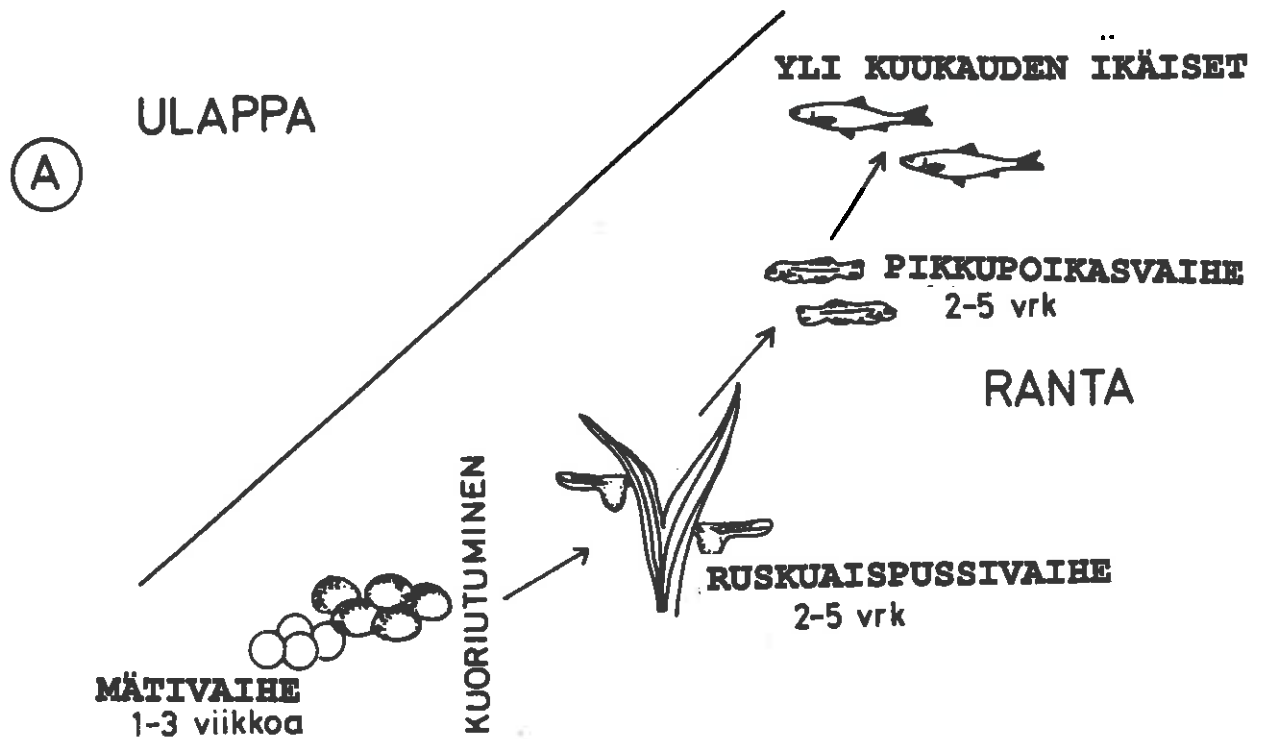
takertuu kutualustaan ja sen kehittyminen kestää 100-130 päiväästettä (Franklin ja Smith 1963). Yli +15 °C:n lämpötilat voivat olla mädille haitallisia (Woynarovich 1955). Mädin säilyvyys on yleensä korkea, 60-97 % (Svårdson 1949, Pliszka 1954, Franklin ja Smith 1963), joskin päinvastaisia havaintoja on myös olemassa (Hassler 1970, Scott ja Crossmann 1973). Kuoriuduttuaan poikaset ovat muutamien päivien pituisen ruskuaispussivaiheen kiinnittyneinä vesikasveihin (Franklin ja Smith 1963). Ulkoisen ravinnon oton alettua poikaset syövät aluksi hankajalkaisia ja vesikirppuja, mutta siirtyvät pian pohja-eläimiin ja kaloihin. Hauen poikaset oleskelevat koko ensimmäisen kesänsä rannan tuntumassa kasvillisuuden seassa (kuva 4, Frost ja Kipling 1967, Kennedy 1967, Sumari ja Westman 1969, Hakkari ja Bagge 1985, Wright ja Giles 1987)

3.1.5. SÄRKI

Särjen kutu on verrattain lyhytaikainen tapahtuma kestäen kiihkeänä muutamia päiviä (Lind ym. 1973, Fedorova ja Vetkasov 1976, Goldspink 1978). Kutu tapahtuu vesikasvillisuuden sekaan. Mäti takertuu kutualustaan, jossa se kehittyy 10-15 päivässä (Valle 1934, Koli 1984). Särjen mädin eloonjääminen on alhaisempaa kuin hauen, sillä oman lajin jo kuteneet yksilöt jäävät kutualueille syömään mätiä. Vastakuoriutuneet noin puolen senttimetrin mittaiset poikaset kiinnittyvät muutaman päivän kestävän ruskuaispussivaiheen ajaksi kasvillisuuteen.

Ensimmäisenä ravintonaan poikaset syövät rataseläimiä, hankajalkaisia ja pieniä vesikirppuja, jonkin verran myös leviä. Pikkupoikasvaiheen lopulla ravinto koostuu lähinnä vesikirpuista. Loppukesällä ravintoon tulevat mukaan pienet pohja-eläimet ja pintaravinto (kuva 5, Grigorash ym. 1972, Townsend ym. 1986, Weatherley 1987).

Poikaset oleskelevat alkuvaiheessa rantakasvillisuuden seassa. Metamorfoosi-vaiheen sivuuttaneet poikaset liikkuvat parvissa rantakasvillisuudessa ja sen reuna-alueilla tehden vuorokauden-



Kuva 5. Yleistetty esitys särjen poikasvaiheiden esiintymis-
alueista ja kestosta (A) sekä ravinnosta (B) (Grigorash ym.
1972, Koli 1984, Townsend ym. 1986, Winfield ja Townsend 1988).

aikojen mukaan horisontaalisiirtymisiä kasvillisuusvyöhykkeen ja avoimen, syvemmän rannan välillä.

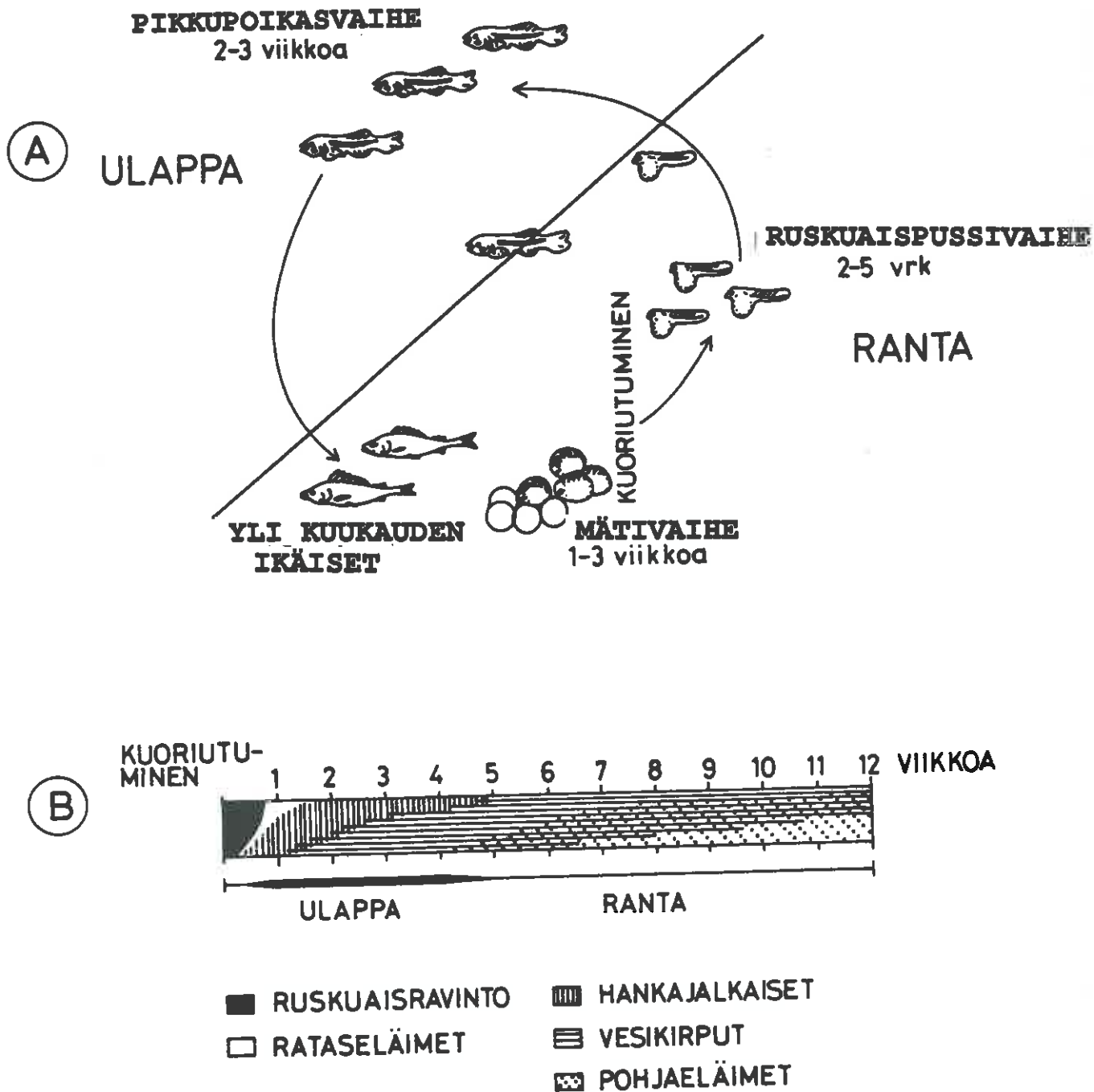
Myös monet muut särkikalat, kuten lahna, seipi ja säyneikin käyttäytyvät poikasvaiheessa särjen tavoin (Hudd ym. 1984, Weatherley 1987, ks. myös Kokko 1981). Ravinnon koostumuksessa ja eri ravintoryhmien painotuksissa on kuitenkin eroja (esimerkiksi Mills ym. 1985, Keast 1985) mm. lahna syö runsaammin pohjaeläimiä jo keskikesällä (Kennedy ja Fritzmaurice 1968, Hudd ym. 1984).

3.1.6. AHVEN

Ahvenen kutu kestää kaikkein kauimmin kevätkutuisista lajeista. Kutu ajoittuu noin kuukauden ajanjaksolle touko-kesäkuuhun. Ahven kutee melko matalassa vedessä kasvillisuus- ja some-rikkopohjilla. Mäti lasketaan nauhamaisena muodostelmana kasvillisuuden yms. päälle (Valle 1934, Kovalev 1973, Koli 1984). Mätiä peittää limavaippa, joka pitää nauhaa koossa ja estää muita kaloja ja pohjaeläimiä syömästä mätiä (Treasurer 1983, Newsome ja Aalto 1985). Mädin eloonjääminen, yleensä 90-100 % (Koli 1984, Viljanen ja Holopainen 1982), onkin erinomainen lyhyen hautoutumiskauden aikana. Mädin kehittynen vaatii 120-155 päiväastetta.

Kuoriuduttuaan poikaset ajautuvat joko aktiivisesti tai passiivisesti uloimpaan rantavyöhykkeeseen ja ulapalle, jossa ne viettävät pintavedessä ruskuaispussi- ja pikkupoikasvaiheensa. Poikaset palaavat rantavyöhykkeeseen noin kuukauden kuluttua kuoriutumisestaan metamorfoosi-vaiheen sivuuttaneina (kuva 6, Klein-Breteler 1978, Treasurer 1988, Whiteside ym. 1985, Huusko ym. 1988a).

Ulapalla ahvenen poikasten ravinto koostuu pienistä hankajalkaisista ja vesikirpuista. Rantavyöhykkeessä ravintoon tulevat vähitellen mukaan pienet pohjaeläimet (Klein-Breteler 1978, Guma'a 1978b, Whiteside ym. 1985). Rantavyöhykkeeseen



Kuva 6. Yleistetty esitys ahvenen poikasvaiheiden esiintymis-
alueista ja kestosta (A) sekä ravinnosta (B) (Guma'a 1978b,
Viljanen ja Holopainen 1982, Treasurer 1983, Whiteside ym.
1985, Mills ym. 1987).

alattuaan ahvenet liikkuvat parvissa kasvillisuuden ja avoveden rajavyöhykkeessä siirtyen horisontaalisesti vuorokaudenaikojen mukaan (Hudd ym. 1984, Viljanen ja Holopainen 1982, Hakkari ja Bagge 1985).

3.2. MÄDIN KEHITTYYMISEEN JA KUORIUTUMISEEN VAIKUTTAVISTA TEKIJÖISTÄ

Syyskutuisten kalojen mäti joutuu olemaan kutualustoilla lähes kymmenkertaisen ajan verrattuna kevätkutuisten kalojen mätiin. Syyskutuisten kalojen mäti on siten ajallisesti kauemmin alttiina kutualustojen epäedullisille muutoksille ja predatiolle verrattuna kevätkutuisten lajien mätiin, joskaan tämä ei välttämättä merkitse sitä, että syyskutuisten kalojen mädin eloonjääminen olisi heikompaa kuin kevätkutuisten lajien mädin eloonjääminen.

Mädin kuolleisuudessa on yleensä havaittavissa kaksi huippua, toinen heti kudun jälkeen (Alderdice ym. 1958, Colby ja Brooke 1973, Peterson ym. 1977), toinen kehittymiskauden lopulla edeltäen kuoriutumista (Franklin ja Smith 1963, Vladimirov 1975, Brooke 1975, Tiitinen 1982). Erityisesti syyskutuisilla lajeilla edellä mainittu piirre on selkeä, kevätkutuisilla lajeilla lyhyt kehittymisjakso todennäköisesti osaltaan peittää kuolleisuushuiput. Kehittymiskauden alun suuri kuolleisuus johtunee alkionkehityksen alkuvaiheessa tapahtuvista häiriöistä ja mädin hedelmöittymättömyydestä (Vladimirov 1975, Tiitinen 1982).

Syyskutuisten kalojen mädin eloonjäämisen kannalta veden happipitoisuus, happitilanteen kehitys talvella pohjalietteen pintaosissa ja lämpötila ovat merkityksellisimmät tekijät (Nissinen 1972, Tiitinen 1982, Wilkonska ja Zuromska 1982, Viljanen 1986, Valtonen 1987). Myös sedimentoituvan aineksen määrä ja laatu vaikuttavat mädin selviytymiseen, sillä runsaan sedimentaation seurauksena saattaa olla mädin peittyminen ja happiolosuhteiden ratkaiseva huononeminen (Tiitinen 1982). Toisaalta on esitetty, että vähäinen sedimentaatio ja siitä seuraava mädin

osittainen peittyminen suojaa mätää ainakin osittain kaloilta (Zuromska 1982). Kalojen aiheuttama predaatio lienee kuitenkin voimakkainta heti kudun jälkeen, jolloin mätimunat ovat pohjan pinnalla tai osittain pelagisia. Myös valaistusolot ovat tällöin paremmat kuin talvella, koska jää- ja lumikantta ei yleensä vielä järvessä ole. Pohjaeläimistä vesiperhosten ja sudenkorentojen toukat pystyvät syömään kalojen mätää (Mikkola ym. 1979, Tiitinen 1982, Pavlovskij ja Sterligova 1987).

Pääosalla kevätkutuisista kaloista kutu tapahtuu aikana, jolloin vesikasvillisuus rannoilla ei ole vielä täysin kehittynyt. Rantakasvillisuus koostuu edellisen vuoden kasvillisuuden jäänteistä. Veden vaihtuvuus on kutualustoilla tällöin hyvä, mutta vastaavasti rannat ovat alttiita tuulen vaikutuksille, jotka voivat alentaa mädin eloonjäämistä. Vaikka kasvillisuus puuttuu, voivat levätuotannosta johtuen esimerkiksi pH ja happipitoisuus vaihdella vuorokaudenajoittain voimakkaasti varsinkin suojaisilla matalilla alueilla (Kairesalo 1980) ja vaikuttaa haitallisesti mädin kehittymiseen (esimerkiksi Franklin ja Smith 1963).

Keväisellä veden korkeuden vaihtelulla (tulvan kestolla) on myös huomattava merkitys kevätkutuinten kalojen mädin kehittymiselle. Nopeasti laskeva tulva johtaa matalaan kudetun mädin kuivillejäämiseen ja tuulen/aallokon vaikutus korostuu hieman syvempään kudetun mädin osalta (Newsome ja Aalto 1985, Kallameyn 1987).

Predaatio lienee myös huomattava kevätkutuinten lajien mädin eloonjäämiseen vaikuttava tekijä, vaikkakin havaintoja predaatiosta on esitetty kirjallisuudessa vähän (ks. Dahlberg 1979). Predaation kokonaisvaikutusta mädin säilyvyydelle on vaikea arvioida, koska mätää syövien kalojen ja pohjaeläinten määrä ja syöntiaktiivisuus on yleensä tuntematon.

Eri lajeille on kehittynyt käyttäytymistapoja tai muita suojakeinoja predaatiota vastaan. Matalaan kudettu mätä säilyy parhaiten kalapredaatiolta, mitä osoittavat esimerkiksi hauen

mädin säilyvyysarvot (Svårdson 1949, Pliszka 1955, Franklin ja Smith 1963). Ahvenella mätiä suojaa maittavuudeltaan huono limavaippa (Newsome ja Aalto 1985) ja ahven kutee mädin kannalta suojattomillekin paikoille (Koli 1984). Sen sijaan särkikaloiilla lajitoverit syövät kutemassa olevien kalojen mätiä (Koli 1984).

Mädin kehittymiskauden olosuhteiden vaikutuksesta mäti voi kuoriutua ennenaikaisesti tai kuoriutumisen voi myös siirtyä keskimääräisestä ajasta myöhemmäksi. Tärkeimmät vaikuttavat tekijät ovat lämpötila ja happipitoisuus (Luczynski ja Kirklewska 1984). Lämpötila vaikuttaa alkion kykyyn hyödyntää munan vararavintoa ja osaltaan ohjaa kuoriutumisen ajoittumista (Laurence 1973, Gulidov ja Popova 1982). Riittämätön happipitoisuus puolestaan alentaa alkion kehitysnopeutta, viivästyttää kuoriutumista tietyissä rajoissa ja lisää kuoriutumisprosessin kestoa (Brooke ja Colby 1980). Vaihtelevan happipitoisuuden vaikutus alkionkehitykseen riippuu siitä, missä alkionkehityksen vaiheessa muutos hapen saannissa esiintyy. Alhainen happipitoisuus hautoutumiskauden alkuvaiheessa johtaa alkionkehityksen hidastumiseen. Alkionkehityksen loppuvaiheessa sama tilanne johtaa alkioiden kuolemaan tai liian varhaiseen kuoriutumiseen (syntyvät keskosina) (Alderdice ym. 1958, Luczynski ja Kirklewska 1984). Happipitoisuuden selvä kohoaminen alkionkehityksen loppuvaiheessa puolestaan viivästyttää kuoriutumista (Flüchter ja Berger 1976).

Kuoriutumisen ajoittumista on yleensä määritetty hautoutumisaajan lämpösummakertymän perusteella niin, että tietyissä rajoissa vaihtelevan lämpösumman tultua täyteen mäti kuoriutuu (esimerkiksi Colby ja Brooke 1973, Crisp 1981). Samalla lajilla voi kuitenkin esiintyä eri järvissä ja jopa samassakin järvessä huomattavia eroja hautoutumiskauden lämpösummissa (esimerkiksi Valkeajärvi 1988). Laboratoriokokeiden perusteella tiedetään, että jos syyskutuisten kalojen mätiä haudotaan viilleässä vedessä, kuoriutuminen siirtyy myöhemmäksi. Tuotaessa tällainen mäti kehittymiskauden lopulla lämpimään veteen, se kuoriutuu nopeasti (Luczynski 1985). Kokonaan lämpimässä

vedessä haudottu mäti kuoriutuu normaalia aikaisemmin, jolloin myös syntyvien poikasten pituus on pienempi ja ruskuaispussi suurempi kuin tavanomaisesti kuoriutuneilla poikasilla (Luczynski ym. 1984).

Luonnonoloissa syyskutuisten kalojen mädin kehittymiseen tarvittava lämpösumma voi täyttyä jo jään alla (Valkeajärvi 1988). Havaintoja poikasten kuoriutumisesta järven ollessa vielä jäässä ei kuitenkaan ole kirjallisuudessa esitetty. On mahdollista, että edellä mainitun kaltaisessa tapauksessa mädin kuoriutuminen siirtyy jäiden lähdön aikoihin, jolloin happipitoisuudessa tapahtuu muutoksia, lämpötilassa tapahtuu nopea nousu ja lisääntyvistä pohjavirtauksista aiheutuva mekaaninen ärsyke yhdessä laukaisevat joukkokuoriutumisen (Näsje ja Jonsson 1988, Saltveit ja Brabrand 1987, Sarvala ym. 1988), ts. minimilämpösumman tultua täyteen mäti kuoriutuu vasta sopivan mekaanisen ärsykkeen saadessaan. Ellei tällaista ärsykettä tule, mäti kuoriutuu kuoriutumiseen vaadittavan maksimilämpösummakertymän saavutettuaan.

Kevätkutuisten lajien mädin kuoriutuminen tapahtuu lämpösumman täyttymisen vuoksi nopeasti, koska rantavyöhykkeessä mäti on toisaalta jatkuvasti mekaanisen ärsytyksen kohteena (aallokko, virtaukset ym.) ja keskimääräisen lämpösumman tultua täyteen lämpösumma kasvaa nopeasti lämpimässä vedessä, mistä seuraa 'pakkokuoriutuminen'.

3.3. POIKASTEN RAVINNOSTA, RAVINNONKÄYTÖSTÄ JA KASVUSTA JA NIIHIN VAIKUTTAVISTA TEKIJÖISTÄ

Ruskuaispussivaiheessa olevat poikaset saavat suurimman osan energiastaan ruskuaisesta, vaikkakin poikaset jo söisivät ulkoista ravintoa (Hofer ja Burkle 1986, Raciborski 1987). Ruskuaisvaiheen kesto riippuu osin ruskuaisen koosta ja kulutusnopeudesta. Ruskuaisen koko on osaltaan lajin mätimunien koon määräämä, mutta siihen vaikuttaa myös kuoriutumisen ajankohta (Luczynski ym. 1984). Samanlämpöisessä vedessä myöhemmin kuoriutuneilla poikasilla on pienempi ruskuaispussi kuin

varhemmin kuoriutuneilla. Ruskuaisen kulutusnopeuteen vaikuttaa lämpötila: lämpimässä vedessä ruskuainen kulutetaan nopeammin kuin kylmässä vedessä. Syyskutuisten kalojen poikasten ruskuaisvaihe kestää yleensä 5-15 päivää. Kevätkutuisilla lajeilla se on huomattavasti lyhyempi, yleensä muutamasta päivästä viikkoon (kuvat 1-6).

Sopivan ravinnon saatavuus on kriittisimpiä tekijöitä kalanpoikasten varhaiskehityksessä. Ravinnon saatavuudessa on vaikein kausi aikaisin keväällä, jolloin eläinplanktonin kehitys vasta käynnistyy. Kesällä lämpimän veden aikaan vesikirppujen ja rataseläinten lisääntymisnopeus ja -kyky on suuri, ja ravinnon saatavuus ei liene rajoittava tekijä tai se rajoittaa poikasten menestymistä vain ajoittain (Sarvala 1986). Tällöin muilla ympäristötekijöillä voi olla suurempi merkitys poikasten hyvinvoinnille (Koonce ym. 1977, Frank ja Leggett 1982, Kallameyn 1987).

Vastakuoriutuneiden poikasten ravinnonotto on aluksi hapuilevaa ja kohdistuu usein ravinnoksi kelpaamattomiin hiukkasiin, kuten siitepölyyn, itiöihin yms. Ravinnonottotehokkuus on alhainen. Harjaantumisen tuloksena ruskuaispussivaiheisten poikasten saalistuskyky paranee melko nopeasti ja ravinnonotto kohdistuu usein tiettyihin planktereihin (Keast 1980, Huusko ym. 1988b). Ravinnonoton alkuvaiheessa kaikkien lajien poikaset syövät yleensä pienikokoisia planktereita, kuten rataseläimiä ja hankajalkaisten ja vesikirppujen nuoruusvaiheita (Hartmann 1986). Metamorfoosi-vaiheen sivuuttaneet poikaset kykenevät yleensä syömään kaikkia keijuston eläimiä. Yleensä poikasten ehdollistuminen tiettyyn ravintokohteeseen on lyhytaikaista ja vaihtelee ravintokohteen esiintymisen runsauden ja laikutaisuuden mukaan (Mills ym. 1987b).

Kasvava toukkavaiheen poikanen voi periaatteessa tyydyttää lisääntyvän ravinnontarpeensa syömällä uusia kohteita, useampia kohteita, useampia yksilöitä tai suurempia yksilöitä, joita tarvitaan määrällisesti vähemmän. Poikanen voi eri kehitysvaiheessa myös muuttaa ravinnonottotaktiikkaansa (Hartmann

1983). Useimmilla kalanpoikasilla suun koko on ravintopartikkelien valintaa ohjaava tekijä, mutta se ei ole kuitenkaan ainoa kokoselektiivista ravinnonvalintaa ohjaava seikka (Mikheev 1984, Dabrowski ym. 1984, Dabrowski ja Bardega 1984, Michaletz ym. 1987). Poikasen kehittyessä myös motorinen valmius saalistukseen kehittyy nopeasti, ruoansulatuskanava kypsyy ja suun koosta johtuvat ravinnonoton morfologiset rajoitukset vähenevät (Mills ym. 1987b). Poikasen pituuden kasvaessa ja uintikyvyn parantuessa poikanen kykenee siivilöimään aikayksikössä suuremman vesitilavuuden (esimerkiksi Dabrowski ym. 1988). Hartmannin (1983) mukaan poikasten ravinnonottoon ja -valintaan vaikuttaa monimutkainen eri tekijöiden verkosto, jossa pääkomponentteina ovat ympäristötekijät (valo, lämpötila, aika), saalistiheys ja saaliin laatu (väritys, koko, käyttäytyminen, ravintoarvo, maku) sekä poikasen kehitysvaihe ja viretila (näköaisti, hyökkäyskyky, uimarakon täyttyminen, siivilähampaiden rakenne, suun muoto ja koko, ravinnonottotekniikka, aikaisempi kokemus, nälkä ym.) (myös Blaxter 1986, Mills ym. 1987b).

Poikasten kasvun ja elintoimintojen ylläpitämiseksi tarvittavan riittävän ravinnon määrää on vaikea mitata, koska varsin monet tekijät vaikuttavat ravinnonkulutukseen. Ruoansulatuskanavasta kulloinkin havaitut ravintomäärät eivät välttämättä kerro kalan ravitsemuksellisesta tilasta ellei ravinnonotto-olosuhteista ole samanaikaisia tietoja (Rösch 1987). Koska ravintopartikkelien koko voi vaihdella kertaluokissa, on mahan sisällön biomassa usein soveltuvin mitta, joskin ravintopartikkelien määrä on jo informatiivinen (Zaika ja Ostrovskaya 1972, Huusko ym. 1988b, Sarvala ym. 1988). Selvä otetun ravinnon määrän kasvu (joko partikkelien lukumääränä, kokona tai biomassana) poikasen ruoansulatuskanavassa näyttää olevan eräs mahdollinen poikasten säilyvyyttä ennakoiva tekijä ainakin muikulla (Huusko ym. 1988b, Sarvala ym. 1988).

Ravinnon laadulla saattaa olla jopa määrää oleellisempi merkitys pikkupoikasille ja niiden kehityksen etenemiselle (Flüchter 1980, Dabrowski ja Rusiecki 1983, Flüchter ja Rembold

1986, Eckmann ym. 1986, Rembold ja Flüchter 1988). Kalanpoikasilla ei ole ruskuaisen lisäksi muita lipidivarastoja energian saamiseksi ja nälkiintymistilanteessa poikanen joutuu hyödyntämään heti ruumiin valkuaisaineita (Raciborski 1987). Tällöin haiman toiminta häiriintyy ja ruoansulatus estyy johtaen nälkiintymisen etenemiseen huolimatta siitä, että ravintoa tulisikin tarjolle (Pitcher ja Hart 1982, Jezierska ym. 1979). Tiettyjä aineita sisältävällä dieetillä mm. siian poikaset selviytyvät hyvin toukkavaiheeseen ajoittuvista ravitsemuksellisista vaikeuksista (Rembold ja Flüchter 1988). Dabrowskin ja Rusieckin (1983) mukaan ravinnon vapaiden aminohappojen määrällä saattaa olla ratkaiseva merkitys poikasten ravitsemuksessa.

Poikasten kasvu on suurelta osin sidoksissa vallitseviin ravinto-olosuhteisiin ja lämpötilaan. Zweifel ja Lasker (1976) erottavat kalanpoikasten kasvussa kolme jaksoa, jotka ovat yleistettävissä useimpiin kalalajeihin. Välittömästi kuoriutumisen jälkeen muutaman päivän aikana (1) poikasen pituus lisääntyy melko nopeasti. Tätä seuraa ruskuaispussivaiheen ajan kestävä jakso (2), jota luonnehtii heikko kasvunopeus ja yksilöiden välisten kokoerojen pieni vaihtelevuus. Ulkoisen ravinnonoton alettua (3) poikasten keskikoko alkaa kasvaa nopeasti samoin kuin poikaspopulaation yksilöiden keskipituuden hajonta. Poikasten väliset kasvuerot voivat olla huomattavia (Viljanen 1986). Myös pituus/paino -suhde saattaa vaihdella poikasten eri kehitysvaiheissa.

Ruskuaispussivaiheessa poikasen kasvua säätelee ruskuaisen kulutusnopeus, joka on sidoksissa lämpötilaan. Ulkoiseen ravinnonottoon siirtymisen jälkeen poikasen kasvua säätelee ravinnon kulutusnopeus, joka on riippuvainen lämpötilasta ja ravinnon saatavuudesta (Houde 1977, Eldridge ym. 1982, Dabrowski ym. 1988). Ravinnon sulatusnopeus laskee eksponentiaalisesti alenevan lämpötilan suhteen (esimerkiksi Mills ja Forney 1981, Mills ym. 1984). Hyvässäkin ravintotiheydessä poikaset voivat kasvaa hitaasti, jos lämpötila on alhainen (esimerkiksi Sarvala ym. 1988). Alhaisissa lämpötiloissa

poikasten assimilaatiotehokkuus on vähäinen ja ravinto voi kulkea suolen läpi lähes sulamatta.

3.4. POIKASTEN ELOONJÄÄMISESTÄ JA SIIHEN VAIKUTTAVISTA TEKIJÖISTÄ

Kirjallisuudessa on esitetty runsaasti arvioita seikoista, jotka johtavat poikasmäärien jyrkkään vähenemiseen nuoruusvaiheiden aikana ja johtavat vuosiluokkien koon voimakkai-
siinkin vaihteluihin. Nälkiintymisen ja predaation katsotaan yleisimmin olevan syynä poikasten suureen kuolevuuteen (esimerkiksi Rice 1985, Alderdice ja Houston 1985, Mansfield ja Jude 1986, Salojärvi 1987, Persson 1987, Viljanen 1988a). Ympäristön fysikaalisten tekijöiden merkitystä on myös korostettu yhtenä kuolevuutta lisäävänä tekijänä (esimerkiksi Järvi 1942, Koonce ym. 1977, Kallemeyn 1987, Eckmann ym. 1988). Esimerkkinä olkoon keskieurooppalainen Bodensee-järvi, jonka siikojen rekrytointia on pyritty selittämään mm. mätimäärän tuotannon suhteella emokantaan (Nümann 1973, Hartmann 1978), poikasiin kohdistuvalla predaatiolla (Nümann 1967), kannibalismilla (Nümann 1973), poikasten ravintovaroilla (Einsele 1941, Nümann 1967), istutuksilla (Nümann 1973, Todd 1986) ja viimeiksi ilmastollisilla tekijöillä sekä tiheydestä riippuvilla lajin sisäisillä tekijöillä (Eckmann ym. 1988) pääsemättä yhdelläkään menetelmällä kattavaan ratkaisuun.

Ravinnon puutteen tai paaston vaikutusta vastakuoriutuneiden poikasten säilyvyyteen on selvitetty laboratorio-olosuhteissa runsaasti erityisesti siioilla (Dabrowski 1976, Jezierska ym. 1979, Taylor ja Freeberg 1984, Viljanen ym. 1987), mutta luonnonoloista tietoja ravinnon puutteesta on vähän (Theilacker 1978, Martin ym. 1985, Powell ja Chester 1985, Rice ym. 1987, Martin ja Wright 1987, Setzler-Hamilton ym. 1987, Huusko ym. 1988a). Poikasten kuolevuuden kannalta ravinnon saatavuudella on suuri merkitys vaiheessa, jolloin poikaset aloittavat ulkoisen ravinnon oton. Syyskutuisilla lajeilla tämä tapahtuu noin + 10 °C:n lämpötilassa runsaan viikon ikäisenä (Jezierska ym. 1979), kevätkutuisilla lajeilla muutaman päivän kuluessa

kuoriutumisesta johtuen korkeammasta lämpötilasta. Jos poikaset eivät ole saaneet riittävästi ravintoa, ne menehtyvät muutaman päivän kuluessa, vaikka ravintotilanne paranisi (Pitcher ja Hart 1982, Jezierska ym. 1979). Jezierskan ym. (1979) mukaan liian vähäinen ravintomäärä ulkoisen ravinnon oton alkuvaiheessa saattaa aiheuttaa vielä nopeamman kuoleman kuin täydellinen paasto. Hyvässä ravintotiheydessä poikaset kasvavat hyvin ja säilyvyys on korkea (Jezierska ym. 1979, Taylor ja Freeberg 1984, Huusko ym. 1988b, Sarvala ym. 1988, Dabrowski ym. 1988).

Kevätkutuisten lajien osalta ravintopula on epätodennäköisempi kuolinsyynä kuin syyskutuisilla lajeilla (esimerkiksi Clady 1976, Kallemeyn 1987), sillä poikasten kuoriutumisen aikaan rannan eläinplanktontuotanto on korkea (Sarvala 1981, Sarvala ja Lehtovaara 1984). Lisäksi eri lajien poikasten ravinnonkäyttö eriytyy sekä poikasten morfologisten ominaisuuksien että elinalueiden kautta niin, että ravintokilpailu lajien kesken ei ole erityisen voimakasta (Keast 1980, 1985, Michaletz ym. 1987). On kuitenkin olemassa havaintoja, joiden mukaan esimerkiksi särkikaloilla puute sopivimmasta ravinnosta olisi todennäköinen säilyvyyttä säätelevä tekijä johtuen poikasten spesifisistä ravintovaatimuksista (Lemly ja Dimmick 1982).

Ravinnon määrällinen riittävyys ei välttämättä pelasta poikasia, vaan myös ravinnon laadulla saattaa olla ratkaiseva merkitys poikasten säilyvyydelle. Poikasten normaalin kehityksen kannalta saattaa olla oleellista, että tietyt laatuvaatimukset täyttyviä planktonlajeja kuuluu niiden ravintoon (esimerkiksi Rembold ja Flüchter 1986, Dabrowski ja Rusiecki 1983). Ravinnon laatuksymyksiä ja niiden merkitystä on kuitenkin tutkittu luonnonoloissa vähän (Theilacker ja Kimball 1984, Mills ym. 1987b). Ravinnon laatuksymykset voivat kytkeytyä riittävän energian sisältävien 'lajistopakkausien' käyttöön, ts. tiettyä ravintokohdetta käyttäen poikaset voivat tyydyttää ravitsemukselliset tarpeensa optimaalisemmalla hyötysuhteella kuin heikompilaatuista ravintoa käytettäessä.

Poikasten nälkiintyminen ei aina johda nälkäkuolemaan, vaan predaattorit voivat korjata heikkokuntoiset yksilöt ennen niiden menehtymistä (Rice ym. 1987a, 1987b). Jos ravinto-olot ovat huonot, seuraa tästä heikko kasvunopeus ja poikaset ovat pitkään pieniä ja petokalojen helposti saalistettavissa (Ricker ja Foester 1948, Shepherd ja Cushing 1980, Houde 1987). On todennäköistä, että Suomen oloissa predaatio kohdistuu -- olipa kyse huono- tai hyväkuntoisista poikasista -- voimakkaammin kevätkutuisten lajien poikasiin kuin syyskutuisten lajien poikasiin. Kesällä useimpien potentiaalisten predaattorien nuoret ikäryhmät ovat ranta-alueilla (poikasalueilla), jolloin potentiaalisten predaattorien ja pienten poikasten kohtaamistodennäköisyys on suurempi kevätkutuisten lajien osalla.

Nälkiintymisen ajoittuminen on nähtävissä poikasten otoliiteista kasvurenkaiden muutoksina (Rice 1985, Eckmann ja Rey 1988). Rice (1985) päätyi pohjoisamerikkalaisella Michigan-järvellä tekemissään tutkimuksissa tulokseen, että useiden lajien predaatio aiheutti nälkiintyneiden *Coregonus hoyi*-lajin poikasten katoamisen populaatiosta ja johti vuosittain voimakkaisiin rekrytointieroihin. Predaation merkitystä on kuitenkin vaikea tutkia, sillä kalanpoikaset sulavat verraten nopeasti pedon mahassa, jolloin petokalojen mahoja tutkimalla ei välttämättä saada selville predation laajuutta (Rice 1985).

Nälkiintymisen ja predation lisäksi voivat poikasvaiheessa aiheuttaa kuolleisuutta joko suoraan tai välillisesti hyvin monet tekijät. Varsinkin poikaskehityksen alkuvaiheessa erilaiset epämuodostumat ja rakenteelliset heikkoudet johtavat poikasen kehityksen pysähtymiseen ja menehtymiseen (Vladimirov 1975). Osaltaan poikasten elinkykyyn voi vaikuttaa jo emokalojen sukutuotteiden laatu (Hamrin ja Persson 1986, Wilkonska ja Zuromska 1988). Ympäristöolosuhteet ja monet muut satunnaisesti vaihtelevat tekijät voivat yksistään selittää huomattavan osan eri kalalajien vuosiluokkien vahvuuksien vaihtelusta (Järvi 1942, Nelson ja Walburg 1977, Kallameyn 1987, Eckmann ym. 1988, Henderson ja Nepszy 1988). Voimakkaat tuulet voivat heittää poikaset rannalle, kuljettaa

epäedullisille alueille tai tuoda ulapalta kylmää vettä, mikä johtaa ravinnon tuotannon hidastumiseen. Myös veden samennuksella voi olla oma vaikutuksensa mm. poikasten ravinnonottoon (esimerkiksi Vinyard ja O'Brien 1976). Konalaisuutena vakaat ympäristöolosuhteet luovat myös poikasille otollisimman kehittymisympäristön (Eckmann ym. 1988). Newsomen ja Aallon (1987, ks. myös Guma'a 1978a) mukaan ahvenen poikasten kuolevuus aiheutuu jo mätivaiheessa tapahtuneista äkillisten ympäristöolosuhteiden muutoksien aiheuttamista vaurioista, jotka johtavat poikasten rakenteellisiin heikkouksiin. Poikaskuolevuutta tarkasteltaessa on pidettävä mielessä myös sekä poikasten että ympäristöolosuhteiden tarkasteluhetkeä aikaisempi kehitys.

4. KALOJEN POIKASVAIHEITA KUVAAVISTA MALLEISTA

4.1. KUTUKANNAN JA REKRYTTIMÄÄRÄN VÄLISESTÄ SUHTEESTA

Rekrytoinnilla tarkoitetaan kalabiologiassa yleensä uuden vuosiluokan liittymistä kalastettavaan osakalakantaan tai kutukantaan. Siten sen voidaan ajatella edustavan kalakannan uudistumista, ja tekijät, jotka säätelevät rekrytoituvien yksilöiden määrää, säätelevät myös kalakannan kokoa. Rekrytointiprosessi on monimutkainen seuraanto kalan elämänsyklin kierron vaiheita pitäen sisällään kudun, kuoriutumisen, pikku-poikasvaiheen, metamorfoosin, kasvun ja säilyvyyden poikasalueilla ja lopulta liittymisen aikuiskantaan syönnösalueilla tai kutualueilla (Pitcher ja Hart 1982).

Kirjallisuudessa rekrytointia on pyritty kuvaamaan periaatteessa kahdella mallilla, Rickerin (1954, 1958) rekryyttikäyrällä ja Beverton ja Holtin (1957) asymptoottisella rekryyttikäyrällä. Sittemmin näistä malleista on tehty erilaisia sovelluksia ja niitä on kehitetty edelleen (esimerkiksi Harris 1975, Ware 1980, Munoz 1986). Rickerin (1954) havaintojen mukaan hyvin suuresta kutupopulaatiosta seurasi usein pienempiä rekryyttimääriä kuin keskimääräisistä kutupopulaatioista. Ricker johti kutupopulaation ja rekryyttimäärän

välille yhtälön ja oletti, että poikasten hetkellinen kuolevuus on niiden alkuperäisestä lukumäärästä ja siten kutupopulaation koosta riippuva tekijä (esim. Pitcher ja Hart 1982). Rickerin rekryyttikäyrän yhtälö kuvaa kuperien käyrien perhettä, jossa on alhainen rekryyttimäärä kun emokanta on runsas.

Beverton ja Holt (1957) olettivat, että kalanpoikasten luonnollinen kuolevuus tietyllä hetkellä on poikasten sen hetkisestä tiheydestä riippuva lineaarinen funktio. Pelkkä tietyn hetken tiheydestä riippuva kuolevuus ei voi aiheuttaa rekryyttimäärien vähenemistä suurilla kutukannoilla. Beverton ja Holtin (1957) malli kattaa asymptoottisten käyrien perheen, jossa rekrytointi on vakaa tietyn populaatiotiheyden alapuolella. Eberhardt (1977) on osoittanut, että pienillä kasvukertoimen arvoilla Rickerin käyrän muoto lähestyy asymptoottista käyrää ja asymptoottinen käyrä on eräs Rickerin käyrän erikoistapaus.

Kuperan rekrytointikäyrän edellytys on, että kuolevuus poikasvaiheessa on riippuvaista sekä vuosiluokan tiheydestä että alkuperäisestä kutukannasta (Cushing ja Horwood 1977, Ware 1980). Jo Ricker (1954) esitti, että kutukannasta riippuvan kuolleisuuden aiheuttaisi muniin ja poikasiin kohdistuva kannibalismi siten, että kutupopulaation kasvaessa kannibalismin tehokkuus kasvaa ja poikasten eloonjäämismahdollisuudet pienevät. Sittemmin on arveltu, että kuolevuuden syy voi olla joillakin lajeilla ravinnon puutteesta johtuva nälkiintyminen tai useiden lajien predaatio (esimerkiksi Cushing 1981). Pitcher ja Hart (1982) esittävät, että Rickerin rekryyttikäyrän laskeva osa olisi jyrkkä lajeilla, joilla voimakas ravintokilpailu aiheuttaa kaikkien kilpailijoiden elinmahdollisuuksien heikkenemisen. Loiva laskeva osa seuraisi taas tapauksessa, jossa poikaset kilpailevat resursseista, joita ne eivät voi tuhota, esimerkiksi reviiireistä.

Sekä Rickerin että Beverton ja Holtin mallissa kutevien kalojen fekunditeetin oletetaan olevan koko- ja ikäspesifinen vakio ja siten munatuotanto on suoraan verrannollinen kutukantaan.

Samanikäisten ja -kokoisten kalojen fekunditeetin on havaittu vaihtelevan kannan koosta riippuen (esim. Nikolsky ym. 1973). Ware (1980) yhdisti em. malleihin mahdollisuuden, että yksittäisen kalan fekunditeetti saattaa olla kutevan kannan koon suhteen laskeva funktio, jolloin kutupopulaation koon kasvaessa populaation munamäärä alkaa laskea.

Ympäristöolojen heilahtelut voivat aiheuttaa vaihtelua eri vuosien lisääntymistulokseen ja rekrytoituvien kalojen määrään. Lisäksi kutupopulaation koon ja rekryyttien määrän arvioinnissa tapahtuu usein mittausvirheitä, joten on ymmärrettävää, että kutukannan ja rekryyttimäärän välistä riippuvuutta on vaikea osoittaa. Jos kutukannan satunnaisen mittausvirheen suuruus on yli 30 %, kutukannan ja rekryyttimäärän välinen riippuvuus häviää näkyvistä (Walters ja Ludwig 1981). Ympäristötekijöiden aiheuttamien häiriöiden poistamiseksi on viime vuosina kehitetty erilaisia suodatusmenetelmiä (Welch 1986, 1987a, 1987b, 1987c, Tang 1985). Joka tapauksessa rekryyttikäyrien laadinta edellyttää aina vankkoja tietoja mätä- ja poikasvaiheen biologiasta.

4.2. MÄTIVAIHEEN KUVAAMISEEN KÄYTETYISTÄ MALLEISTA

Alderdice ja Velsen (1978), Crisp (1981, 1988), Elliott ym. (1987) ja Wallace ja Heggberget (1988) ovat testanneet useilla lohikaloilla erilaisia matemaattisia yhtälöitä kuvatakseen mallinomaisesti lämpötilan ja mädin kehittymisajan välistä riippuvuutta perustuen laboratoriokokeista saatuihin tuloksiin. Parhaaksi osoittautui toisen asteen polynomifunktio, joka voitiin sovittaa useimpiin havaintosarjoihin sekä suoran että käyrän muodossa. Hyvään tulokseen Elliott ym. (1987) päätyivät myös logistisen käyrän sovituksella. Vastaavanlaisia havain-toja ovat tehneet myös Colby ja Brooke (1973), Brooke (1975) ja Berlin ym. (1977) siikalajeilla, Luczynski ja Kirklewska (1984) muikulla ja Sarvala (1979b) hankajalkaisäyriäisillä tekemissään munien hautoutumiskokeissaan. Regressiomallin avulla voidaan ennustaa mädin massakuoriutumisen ajankohta ja myös kulloinen

alkionkehitysvaihe tiettyinä hautoutumiskauden päivänä veden keskimääräisten lämpötilojen perusteella.

Useimpien mädin kehittymisajan ja lämpötilan välistä riippuvuutta kuvaavien mallien perusta on luotu laboratorioolosuhteissa. Lämpötilan suhteen laadittujen mädin kehittymistä kuvaavien mallien soveltaminen suoraan luonnonoloihin johtaa usein likiarvioon massakuoriutumisesta, sillä alkionkehitystä säätelevät monet tekijät lämpötilan lisäksi. Lämpötila on kuitenkin tärkein ja muutokset lämpötilassa aiheuttavat vastaavan muutoksen alkionkehityksnopeudessa.

Riittämättömän happipitoisuuden on havaittu vähentävän alkionkehityksnopeutta, viivästyttävän kuoriutumista ja lisäävän kuoriutumisjakson pituutta riippuen kuitenkin siitä, missä alkionkehityksen vaiheessa hapenpuute esiintyy (Luczynski ja Kirklewska 1984). Hautoutumisaajan pituutta kuvaavien mallien ennustavuus todennäköisesti paranisi huomattavasti, jos niihin voitaisiin kytkeä happitilannetta kutualustoilla kuvaava muuttuja.

Mädin eloonjäämistä hautoutumiskaudella on selvitetty lähinnä erilaisin aikaväleihin todettujen mätitiheyksien perusteella ja sumputuskokein (esim. Viljanen 1988a, Huhmarniemi ym. 1985). Tiitisen (1982) mukaan muikun mädin kuolleisuus ei ole lineaarista vaan säilyvyyttä kuvaa parhaiten eksponentiaalinen yhtälö. Tämä perustuu oletukseen, että mädin kuolleisuus on suhteellisesti vakio aikayksikköä kohti (Tiitinen 1982). Jos tämän mallin perusteella arvioidaan pelkästään syksyllä kutualustoilla esiintyvän mätimäärän perusteella keväällä kuoriutuvaa poikasmäärää, aiheuttavat jo hyvin pienet (suuruusluokkaa 0,001 yksikköä) muutokset regressiokertoimen (=suhteellinen kuolevuus aikayksikössä) arvossa viidenneksen muutoksen 180 vuorokauden hautoutumisjakson perusteella arvioitussa kuoriutuvien poikasten määrässä (Tiitinen 1982).

Eri lajien mädin eloonjääminen on usein järvikohtainen. Eloojäämisen kannalta keskeisten tekijöiden vaikutus mätiiin on

eri järviissä samansuuntainen, mutta eri tekijöiden vaikutusvoimakkuus vaihtelee laajoissa rajoissa eri järviissä ja samankin järven eri osissa. Lisäksi esimerkiksi predaation merkitystä mädin selviytymiseen on erittäin vaikea mitata. Erilaisten mädin eloonjäämistä ja mädistä kuoriutuvien poikasten määrää ennustavien mallien kannalta lienee tarkoituksenmukaisinta käyttää keskimääräisiä mädin eloonjäämisarvoja tai mädin eloonjäämisen ja ympäristön olosuhteita kuvaavia riippuvuuksia, jotka on saatu empiiristen kokeiden ja havaintojen perusteella. Mädin säilyvyyskokeiden tulokset eri tyyppisistä järvistä tulisi koota yhteen ja pyrkiä hahmottamaan niiden perusteella mädin säilyvyyden suhteelliset arvot kulloinkin tarkasteltaviin olosuhteisiin.

Bennett ym. (1985) ovat laatineet tietokoneohjelman, jonka avulla voidaan ennustaa vedenkorkeuden vaihteluiden vaikutusta mädin kehittymisen onnistumiseen. Ohjelma käyttää lähtötietoina vedenkorkeushavaintoja, veden lämpötilatietoja ja kutusyvyyden frekvenssijakaumaa. Malliin liittyy kahdeksan aliohjelman, jotka sisältävät matemaattisia yhtälöitä mädin kehittymisen ja kuoriutumisen riippuvuuksista veden lämpötilasta ja vedenkorkeudesta. Aliohjelmien tarvitsemat parametrit voidaan sovittaa kirjallisuuden tai kenttäkokeiden perusteella. Bennettin ym. (1985) mukaan mallin arvo on sen kyvyssä ennustaa kudun onnistumista kun lämpötila ja veden korkeus vaihtelevat.

4.3. POIKASTEN KASVUN, RAVINNONKÄYTÖN JA KUOLEVUUDEN KUVAAMISEEN KÄYTETYISTÄ MALLEISTA

Kalanpoikasten kasvua, ravinnonkäyttöä ja kuolevuutta kuvaavat mallit perustuvat suurelta osin laboratorioissa tehtyihin tutkimuksiin, joissa ympäristötekijöiden ja ravintomäärien hallitseminen on yksinkertaisempaa kuin esimerkiksi järven rantavyöhykkeessä. Laboratoriokokeiden ja maastossa tehtyjen tutkimusten keskinäisen vertailtavuuden ja sovellettavuuden parantamisella on todennäköisesti ratkaiseva merkitys kalanpoikasten säilyvyyden ja rekrytoinnin tutkimuksessa.

Laurence (1977) laati laboratoriokokeidensa perusteella bio-energeettisen mallin, joka simuloi lämpötilan, saaliseläintiheyden ja poikasen koon vaikutusta poikasen kykyyn hankkia riittävästi ravintoa kasvuun ja metabolian ylläpitoon. Mallissa yksilökohtaiset kasvunopeudet olivat eksponentiaalisessa suhteessa ravintotiheyteen. Päivittäin ravinnonhankintaan käytetty aika oli suorassa suhteessa ravintotiheyteen. Tulosten perusteella Laurence (1977) päätteli, että eläinplanktontiheudessa on olemassa tietty taso, jonka alapuolella poikanen ei ehdi hankkia riittävästi ravintoa tyydyttääkseen energiatarpeensa vaan poikanen ennen pitkää kuolee. Tämä taso on korkein juuri poikasten syömään opettelun alkuvaiheessa ja laskee viikon kahden kuluttua poikasen ravinnonoton tehostuttua. Metamorfoosi-vaiheen jälkeen poikanen sietää jo lyhytaikaista ravinnonvähyyttä käyttäen tällöin hyväkseen jo kertyneitä energiareservejä. Poikasen edelleen kasvaessa tämä ominaisuus tulee vahvemmaksi.

Beyer ja Laurence (1980, 1981) kehittivät Laurencen (1971, 1974) aineistoon perustuen mallin, joka tarkastelee poikasten kasvua ja kuolevuutta oloissa, joissa yksinomaan ravintoolosuhteet ovat määrääviä tekijöitä. Mallin perusolettamuksena on tietty kasvunopeus, jonka poikasen täytyy saavuttaa, jotta pysyisi elossa. Poikasen kyky sietää nälkiintymistä on siis poikasen hetkellisen kunnon funktio ja perustuu poikasen aiemmin tapahtuneen ravinnon hankinnan onnekkuuteen. Minimik kasvunopeudeksi Beyer ja Laurence (1981) määrittivät 3 % kulloinkin elossa olevista poikasista kevyimmän painosta. Poikasten ravinnon hyödyntämis- ja saalistustehokkuuteen tekijät sovelsivat kirjallisuudessa esitettyjä ja Laurencen (1971, 1974, 1977) tekemien laboratoriokokeiden tuloksia. Mallin antamat ennusteet olivat kokolailla sopusoinnussa luonnonolosuhteista saatujen tulosten kanssa.

Jones ja Hall (1973, 1974, Jones 1979) muotoilivat turskakalojen rekrytointimallin, jonka tavoitteena oli päätellä, voitiinko realistisia poikasten kuolevuus- ja kasvuarvoja luoda

simuloimalla poikasten ja ravinnon kohtaamistodennäköisyyksiä ja voiko vuosiluokkien koon vaihtelun syynä olla vaihtelu tarjolla olevassa ravintomäärässä. Molemmat seikat voitiin havainnollistaa mallin avulla ja tulokset olivat lisäksi samankaltaisia kuin luonnosta tehdyt havainnot. Mallin poikasvaihetta kuvaavassa osassa poikasten ja ravintoeläinten kehitystä seurataan rinnakkain. Perusolettamuksena on, että tietyn kokoinen poikanen kykenee syömään tietyn kokoista ravintoa. Tällöin tietyllä ajankohtana syntyneillä poikasilla on käytävissä tietyllä poikasten syntymää edeltävällä ja seuraavalla ajanjaksolla syntyneiden eläinplanktereiden määrä. Ravinnon riittävyttä ja poikasten säilyvyyttä voidaan mallissa simuloida, kun tiedetään poikasten ja eläinplanktonin alkutiheydet, poikasten saalistustehokkuus ja eläinplanktonin kehitysnopeus ja poikasten kasvunopeus.

Vlymenin (1977) malli kuvaa kalanpoikasten kasvun, ravintoeläinten määrän ja mikrojakauman sekä poikasten käyttäytymisen välisiä suhteita. Malli kattaa poikasten toukka-vaiheen koostuen viidestä osamallista ja niiden perusteella tapahtuvasta poikasten kasvun simuloinnista. Mallin perusteella Vlymen (1977) päätteli, että poikasten kasvu oli erittäin tärkeää ravinnon esiintymisen mikrojakauma. Parhaat kasvunopeudet saavutettiin keskimääräisillä ravintotiheyksillä (myös Werner ja Blaxter 1980).

Äskettäin Dabrowski ym. (1988) ovat esittäneet bioenergeettisen mallin planktonsyöjäkalojen ravinnonkäytöstä, kasvusta ja metaboliasta ottamalla edellä mainituissa malleissa esitettyjen muuttujien lisäksi huomioon kalan liikkumisnopeuden ja sen merkityksen ravinnonhankinnassa. Dabrowskin ym. (1988) mukaan, jos ravinnonotto ja predaation välttäminen ovat oleellisen tärkeitä säilyvyydelle, täytyy ravinnonkäyttöä, kasvua ja säilyvyyttä tarkastelemaan malliin liittää myös kalan uintikykyä kuvaava muuttuja. Uintinopeuden kasvaessa kasvaa myös perusmetabolian tarvitsema energiamäärä. Dabrowskin ym. (1988) mallin mukaan poikasten kasvu on parasta tietyllä uintinopeudella ja vähenee tästä uintinopeuden pienetessä tai kasvaessa.

Mallia voidaan käyttää ennustettaessa eri ravintokohteiden, ravintotiheyden, lämpötilan ym. tekijöiden vaikutusta poikasten kasvuun. Beyerin ja Laurencen (1981) mallin tavoin voidaan

asettamalla tavoitteeksi esimerkiksi tietty poikasen päivittäinen kasvunopeus, arvioida poikasten säilyvyyttä suhteessa tarjolla oleviin resursseihin.

Kuten em. malleista ilmenee, joudutaan kalan poikasten elämä jakamaan osiin, jos sitä halutaan tarkastella yksityiskohtaisemmin kuin perinteisillä kutukannan ja rekryyttimäärän välisiä suhteita kuvaavilla malleilla. Jaon perusteena voi olla joko poikasten elinalueiden vaihdokset (litoraali/pelagiaali) tai ravinnonkäytössä tapahtuvat muutokset tai molemmat, jolloin joudutaan etenemään lyhyimmin aika-askelein. Tarkastelun lähtötietoina tarvitaan poikasten alkutiheyttä, jona voidaan käyttää esimerkiksi kuoriutuvan poikasmäärän arviota, poikasten ravinnon etsintätehokkuutta, sopivan ravinnon alkutiheyttä, syödyn ravinnon määrää aikayksikössä ja kriittistä kasvunopeutta aikayksikössä (Jones 1979, Beyer ja Laurence 1981, Dabrowski ym. 1988). Tarkastelu edellyttää lähtötiedoilta korkeaa tasoa, jota ei toistaiseksi ole maamme sisävesien kaloista saatavilla. Kirjallisuudesta voitaneen löytää sovelluskelpoisia tietoja. Ongelmallisina lienee poikaille sopivan eläinplanktonfraktion ja sen tuotannon ja riittävyyden laskeminen koko eläinplanktonkoostumuksesta (Frank 1988). Näin varsinkin silloin, kun poikasten käyttämät alueet vaihtelevat rantavyöhykkeen ja ulapan kesken. Myös ympäristötekijöiden ottaminen huomioon on vaikeaa, esimerkiksi tuulisuudella voi olla ratkaiseva vaikutus poikasten syöntinopeuteen ja saalistustehokkuuteen eläinplanktonissa tapahtuvien muutosten välityksellä (Wroblewski 1984, Wroblewski ja Richman 1987, Parsons ja Kessler 1987, Taggart ja Leggett 1987). Aiemmin esitellyissä malleissa ympäristön satunnaistekijät on jätetty huomioon ottamatta.

On todennäköistä, että kalan poikasten alkutiheydellä suhteessa ravintoeläinten alkutiheyteen on tietty kynnsarvo, jonka

alapuolella ravinto ei ole säilyvyyttä rajoittava tekijä ja jonka yläpuolella säilyvyys heikkenee poikasten alkutiheyden kasvun mukaan (Swartzman ym. 1977, Laurence 1977). Jos kriittinen tiheys on suurempi kuin luonnossa havaitut poikastiheydet, on säilyvyys tällöin tiheydestä riippumatonta. Seurauksena on osittain kupolimainen säilyvyyskäyrä, jossa nouseva osuus on tasainen ja kriittisen tiheyden ylittävällä osalla tapahtuu jyrkkä lasku. Ympäristötekijöiden vaikutuksesta rekrytointia voi kuitenkin kohdata katastrofi käyrän molemmilla osilla (Jones ja Hall 1973, Valtonen ja Marjomäki 1988).

Säkylän Pyhäjärvellä suoritettujen tutkimusten perusteella näyttää ilmeiseltä, että ravinto rajoittaa kalojen kasvua ja eloonjäämistä vain ajoittain (Sarvala 1986). Poikasten kannalta kriittisiksi kausiksi voidaan tällöin päätellä kevät ja keskikesän eläinplanktonminimikaudet. Syyskutuisten lajien osalta kriittinen ajanjakso olisi noin kuukausi kuoriutumisesta, mikä vastaa myös poikasten metamorfoosi-ikää. Noin kuukauden vanhojen poikasten perusteella on jo esimerkiksi muikkuvuosiluokkien koko melko hyvin ennustettavissa (Viljanen 1988b) ja poikaspopulaatiota voidaan tarkastella aikuisten tavoin (ks. myös Peterman ym. 1988). Kevätkutuisten lajien osalta tilanne on epäselvempi, koska ravinnon riittävyys ei todennäköisesti sittenkään ole niin rajoittava tekijä kuin syyskutuisten lajien poikasten kohdalla, vaan ympäristötekijöillä voi olla huomattava merkitys (Clady 1976, Koonce ym. 1977, Newsome ja Aalto 1985, Kallameyn 1987). Useimpien kevätkutuisten lajien poikasvaihe ajoittuu lähes samaan aikaan, mutta eri lajien poikaset eroavat toisistaan ajan, paikan ja käytettävien ravintokokoluokkien suhteen niin, että ylenmääräistä kilpailua resursseista ei esiinny (Keast 1980, 1985). Useiden lajien samanaikainen resurssien käyttö vaikeuttaa ravinnon oikean alkutiheyden ja ravinnon uusiutuvuusnopeuden arviointia edellä mainittujen mallien kaltaista tarkastelutapaa etsittäessä.

5. SÄÄNNÖSTELYN VAIKUTUKSISTA KALOJEN MÄTIIN JA POIKASTEN ELÄMÄÄN

5.1. KALOJEN MÄTIVAIHEESTA JA MÄDIN KUORIUTUMISESTA SÄÄNNÖSTELLYSSÄ JÄRVESSÄ

Säännöstellyn järven kalojen lisääntymiseen ja poikasten menestymiseen vaikuttaa harjoitettu säännöstelykäytäntö. Jos säännöstelyä aloitettaessa veden pintaa on nostettu, aiheutuu tästä kalojen kutupaikkojen ja poikasalueiden sijainnissa muutoksia ja olosuhteet entisillä kutualueilla huononevat sekä syys- että kevätkutuisten lajien osalta. Jos kesäveden taso säilytetään entisenä, muuttuvat voimakkaimmin varhain keväällä ja alkukesällä kutevien lajien kutupaikat viivästyneen kevättulvan vuoksi. Syyskutuiset lajit kutevat todennäköisesti tällaisessa järvessä entisillä kutupaikoillaan ellei niissä tapahdu sedimentaation yms. johdosta sellaisia muutoksia, jotka estäisivät kutua. Kesävedenpinnan lasku aiheuttaa veden pinnan noston tapaan kutualueiden sekä alueellisia että laadullisia muutoksia. Säännöstellyssä järvessä on tehtävä säännöstelytilannetta vastaava laadullinen ja määrällinen kutualuekartoitus, jos kutualueiden määrää halutaan verrata luonnon-tilaan.

Syksyllä ja alkutalvella säännöstellyssä järvessä syyskutuisten lajien mädin säilyvyydessä ei liene merkittäviä eroja luonnon-tilaan nähden. Säilyvyydessä tapahtuu merkittävä heikkeneminen talvella veden pinnan laskun myötä. Tällöin routiintuvan pohjan alueelta mäti tuhoutuu ja eloonjääminen on jäänpainamavyöhykkeessä vähäistä. Veden peittämällä alueella elonjääminen riippuu veden laadusta ja pohjan olosuhteista (Tiitinen 1982, Huhmarniemi ym. 1985, Huusko ym. 1988a). Mädin kuolleisuuden kannalta säännöstelyn alarajan sijainnin taso on ratkaiseva. Jos säännöstely yltää optimaaliselle kutusyvyysvyöhykkeelle, tuhoutuu todennäköisesti suurin osa kulloisestakin kudusta (Salojärvi ym. 1981, Tiitinen 1982, Heikinheimo-Schmid ja Huusko 1987, Huusko ym. 1988a).

Jos kutu tapahtuu järvessä jäänpainamavyöhykettä syvemmillä ja veden happipitoisuus tällä vyöhykkeellä on hyvä läpi talven, ei säännöstely todennäköisesti aiheuta mädille lisäkuolevuutta. On kuitenkin mahdollista, että vedenpinnan talvisen laskun myötä virtausolosuhteet muuttuvat mädin säilyvyyden kannalta epäedulliseen suuntaan ja sedimentaatio kasvaa. Toisaalta mädin säilyvyydelle positiiviset vaikutukset, esimerkiksi happitilanteen paraneminen järven viipymän pienentyessä säännöstelyn myötä, ovat mahdollisia (Kinnunen 1986). Joka tapauksessa suoraan talvisen routa-jäänpainamavyöhykkeen laajuuden perusteella ei tuhoutuvan mädin määrää voida tarkasti laskea, vaan tarvitaan tietoja myös veden laadusta ja pohjaolosuhteista ja niiden kehityksestä mädin kehittymiskauden ajalta. Syyskutuisten kalalajien mädin eloonjäämistä säännöstellessä järvessä voidaan ennustaa samoin periaattein kuin pohjaeläimistön menestymistä (Tikkanen ym. 1988, Alasaarela ym. 1988), koska mädin eloonjäämistä säätelevät paljolti samat tekijät kuin pohjan pinnalla liikkuvien pohjaeläinten kohdalla.

Kevätkutuisten lajien osalta kudun ajoittuminen on säännöstellessä järvessä ongelmallinen. Kevättulvaa ei yleensä ole ja kesäveden korkeus saavutetaan vasta myöhään kesällä. Luonnontilaan nähden kutualustojen laatu on tällöin heikompi, koska kasvillisuutta ja edellisen vuoden kasvillisuusjäänteitä ei ole säännösteltyyn järven rantavyöhykkeessä kuten on laita luonnontilaisen järven tulvarannalla. Jos kalojen kutusyvyys ja -aika eivät ole muuttuneet oleellisesti luonnontilasta, tapahtuu mädin hautoutuminen säännöstellessä järvessä kauempana rannasta, syvemmassä ja viileämmässä vedessä kuin aikaisemmin joutuessa veden pinnan noususta (Huusko ym. 1988a, Kallemeyn 1987). Varhain alkukesällä lyhyellä ajanjaksolla kutevilla lajeilla säännöstelyn vaikutukset tulevat kevätkutuisista lajeista korostuneimmin esille. Jos kutuaika on pitkä, on todennäköistä, että ainakin osa populaatiosta kutee vasta, kun vedenpinta on noussut lähelle kesäveden tasoa eli varsinaiseen rantaan saakka.

Mädin kehittymiskautena kevätkutuihin lajien mätä on alttiimpaa aallokon vaikutuksille kuin luonnontilaisessa järvessä johtuen kasvillisuuden ym. kutualustan suojaisuutta lisäävien tekijöiden puutteesta. Myös mätäin kohdistuva predaatio lienee voimakkaampaa em. syistä.

5.2. POIKASTEN KASVUSTA, RAVINNOSTA JA RAVINNONKÄYTÖSTÄ SEKÄ KUOLEVUUDESTA SÄÄNNÖSTELLYSSÄ JÄRVESSÄ

Säännöstellyssä järvessä poikasten levittäytyminen tavanomaisille poikasalueille voi olla poikkeavaa johtuen mädin säilyvyyden alueellisista eroista, veden virtausolosuhteissa tapahtuneista muutoksista, ravinnon tuotannossa tapahtuneista muutoksista ja mahdollisesti veden laadussa ja lämpötilassa tapahtuneista muutoksista (Huusko ym. 1988a).

Syyskutuisten kalojen mätä selviytyy merkittävässä määrin säännöstellyssä järvessä vain talven alimpia vedenkorkeuksia syvemmillä, jolloin poikaset kuoriutuvat luonnontilaan nähden syvemmän veden alueella, ulapalla. Tällöin syyskutuisten kalojen poikasille tyypillinen rantautumisilmiö saattaa muuttua epämääräisemmäksi, etenkin jos järven virtausolosuhteet muuttuvat säännöstelyn seurauksena. Myös tulvan nousurytmi on ratkaiseva, sillä hitaasti nouseva veden pinta estää syyskutuisten lajien poikasia pääsemästä rantaan tulvavyöhykkeeseen. Säännöstellyssä järvessä syyskutuisten lajien poikaset näyttävät oleskelevan suuremmissa määrin ulapalla, jossa poikasten kannalta kevättilanteessa on yleensä huonommat olosuhteet kuin tulvarannalla.

Eläinplanktonin koostumuksessa on havaittu eräissä tapauksissa eroja säännöstellyn ja vastaavantyyppisen luonnontilaisen järven ranta-alueilla varhain keväällä (Huusko ym. 1988a). Jatkuva veden nousu, veden sekoittuneisuus pohja-aineksen kanssa ja puuttuva tulva huonontavat vesikirppujen elinolosuhteita ja mahdollisesti hidastavat lisääntymistä vähentäen poikasille tarjolla olevaa ravintovaraa (Tiitinen 1982, Hakkari ja Toivonen 1985, Huusko ym. 1988a). Ravinnon saannin ja

riittävyys kannalta säännöstellyn järven rantavyöhyke on keväällä huonompi elinympäristö verrattuna luonnontilaisen järven rantavyöhykkeeseen.

Kevätkutuisten lajien poikasten kuoriutumisen aikaan veden pinta on kuitenkin jo yleensä saavuttanut kesäveden tason, jolloin poikaset voivat hakea suojaa rannasta, joskin kasvillisuuden vähyys voi rajoittaa hyvien poikasalueiden määrää. Rannan eläinplanktonin kehitys ja riittävyys on säännöstellyssä järvessä todennäköisesti kesäveden tasossa luonnontilaisten järvien suuruusluokkaa (Hakkari ja Toivonen 1985, Hakkari ja Veijola 1985). Rantakasvillisuuden vähäisyydestä johtuen säännöstellyssä järvessä ulapan vaikutus rannan eläinplanktonyhteisöihin on todennäköisesti suurempi kuin luonnontilaisessa järvessä. Jos säännöstelyn seurauksena syyskutuisten lajien poikasmäärät ovat vähentyneet merkittävästi, saattaa kevätkutuisten lajien poikasille tarjolla oleva ravintomäärä olla ainakin suhteellisesti suurempi kuin tilanteessa, jossa syyskutuisten lajien poikaset hyödyntävät jo alkukesällä osan eläinplanktonituotannosta.

Keski- ja loppukesällä, jolloin osa sekä syys- että kevätkutuisten lajien poikasista käyttää tavallisesti ravinnokseen pohjaeläimiä, saattaa säännöstellyn järven pohjaeläimistöissä tapahtuneiden negatiivisten muutosten seurauksena olla eläinplanktoniin kohdistunut lisääntynyt saalistuspaine (esimerkiksi Palomäki 1987). Tällöin normaalitilanteessa pohjaeläimiä syövien lajien kasvu yleensä hidastuu.

TIIVISTELMÄ

Käsillä olevassa kirjoituksessa selvitetään kirjallisuuden perusteella kalojen mätä- ja poikasvaiheiden ekologiaa järvissä. Selvitys liittyy vesi- ja ympäristöhallituksen vesistöjen säännöstelyjen vaikutusten arviointiin liittyvään kehitysprojektiin, jossa pyritään laatimaan matemaattinen malli säännöstelyjen kalabiologisten vaikutusten arvioimiseksi.

Kirjoituksessa kuvataan kalojen kutu- ja poikasten elinalueena tärkeän rantavyöhykkeen olosuhteita ja kalanpoikasten ravintona käyttämän eläinplanktonin perusominaisuuksia. Tärkeimpien kalalajien poikasten elinalueet, mätä- ja poikasvaiheiden kesto ja ravinto esitellään pääpiirteiltään. Mädin ja poikasten eloon-jäämiseen sekä poikasten ravinnonkäyttöön ja kasvuun vaikuttavia mekanismeja ja niiden kuvaamiseksi laadittujen mallien periaatteita esitellään yksityis-kohtaisesti. Lopuksi pohditaan järven veden korkeuden säännöstelyn mahdollisia vaikutuksia kalojen mätä- ja poikasvaiheiden menestymiseen.

SAMMANDRAG: LITTERATURUTREDNING ANGÅENDE FISKARS ROM- OCH YNGELSTADIERS EKOLOGI

Arbetet är en litteraturutredning av fiskars rom- och yngelstadiers ekologi i insjöar. Utredningen hänför sig till Vatten-och miljöstyrelsens utvecklingsprojekt för att bedöma vattendragsregleringens verkningar. Projektets mål är att uppgöra en matematisk modell för uppskattning av vattendragsregleringens fiskeribiologiska effekter.

Arbetet beskriver förhållandena i de för rom och fiskyngel viktiga strandvattnen och basegenskaper hos de former av djurplankton som äts av ynglen. Levnadsområdena för de viktigaste fiskarternas yngel, rom- och yngelstadiernas längd, samt födans sammansättning beskrivs i huvuddrag. Faktorer som påverkar yngelstadiernas överlevnad, ynglens näringsutnyttjande och tillväxt, samt principerna för de modeller som används för att undersöka dessa relateras utförligt. Till slut dryftas de eventuella följderna för fiskens yngelstadier av vattenståndsregleringar i insjöar.

KIRJALLISUUS

Alasaarela, E., Hellsten, S., Huusko, A. & Tikkanen, P. 1988. Järvissäännöstelyn ekologiset vaikutukset ja niiden huomioon ottaminen säännöstelykäytäntöä tarkistettaessa. Valtion teknillinen tutkimuskeskus. Rakennuslaboratorio, Oulu. 41 s. Käsikirjoitus.

Alderdice, D. F. 1985. A pragmatic view of early life history studies of fishes. Trans. Am. Fish. Soc. 114, p. 445-451.

Alderdice, D. F. & Houston, A. S. 1985. Factors influencing development and survival of Pacific herring (*Clupea harengus pallasii*) eggs and larvae to beginning of exogenous feeding. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 42 (Suppl. 1), p. 56-68.

Alderdice, D. F. & Velsen, F. P. J. 1978. Relation between temperature and incubation time for eggs of chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*). J. Fish. Res. Board. Can. 30, p. 69-75.

Alderdice, D. F., Wickett, W. P. & Brett, J. R. 1958. Some effects of temperate exposure to low dissolved oxygen levels on Pacific salmon eggs. J. Fish. Res. Board. Can. 15, p. 229-249.

Auvinen, H. 1988. Factors affecting the year-class strength of vendace (*Coregonus albula* L.) in Lake Karjalan Pyhäjärvi, Eastern Finland. Finnish Fish. Res. 9, p. 235-243.

Bennett, D. H., Maughan, O. E. & Jester, Jr. D. B. 1985. Generalized model for predicting spawning success of fish in reservoirs with fluctuating water levels. N. Am. J. Fish. Management 5, p. 12-20.

Berlin, W. H., Brooke, L. T. & Stone, L. J. 1977. Verification of a model for predicting the effect of inconstant temperature on embryonic development of lake whitefish (*Coregonus clupeaformis*). Techn. Papers U. S. Fish. and Wildlife Serv. 92: p. 1-6.

Beverton, R. J. H. & Holt, S. J. 1957. On the dynamics of exploited fish populations. Fish. Invest. London, Ser II, 19, p. 1-533 (ref. Harris 1975).

Beyer, J. E. & Laurence, G. C. 1980. A stochastic model of larval fish growth. Ecol. Modelling 8, p. 109-132.

Beyer, J. E. & Laurence, G. C. 1981. Aspects of stochasticity in modelling growth and survival of clupeoid fish larvae. Rapp. P.-v. Reun. Cons. int. Explor. Mer. 178, p. 17-23.

Blaxter, J. H. S. 1986. Development of sense organs and behaviour of teleost larvae with special reference to feeding and predator avoidance. Trans. Am. Fish. Soc. 115, p. 98-114.

- Boisclair, D. & Leggett, W. C. 1985. Rates of food exploitation by littoral fishes in a mesotrophic north-temperate lake. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 42, p. 556-566.
- Brooke, L. T. 1975. Effect of different constant incubation temperatures on egg survival and embryonic development in lake whitefish (*Coregonus clupeaformis*). *Trans. Am. Fish. Soc.* 3, p. 555-559.
- Brooke, L. T. & Colby, P. J. 1980. Development and survival of embryos of lake herring at different constant oxygen concentrations and temperatures. *Prog. Fish-Cult.* 42, p. 3-9.
- Clady, M. D. 1976. Influence of temperature and wind on the survival of early stages of yellow perch, *Perca flavescens*. *J. Fish. Res. Board Can.* 33, p. 1887-1893.
- Clark, C. F. 1950. Observations on the spawning habits of the northern pike, *Esox lucius*, in north-western Ohio. *Copeia* 4, p. 285-288.
- Colby, P. J. & Brooke, L. T. 1973. Effects of temperature on embryonic development of lake herring (*Coregonus artedii*). *J. Fish. Res. Board Can.* 30, p. 799-810.
- Crisp, D. T. 1981. A desk study of the relationship between temperature and hatching time for the eggs of five species of salmonid fishes. *Freshwat. Biol.* 11, p. 361-368.
- Crisp, D. T. 1988. Prediction, from temperature, of eyeing, hatching and "swim-up" times for salmonid embryos. *Freshwat. Biol.* 19, p. 41-48.
- Cushing, D. H. 1981. Fisheries biology: a study in population dynamics. University of Wisconsin Press. 295 p.
- Cushing, D. H. & Harris, J. G. K. 1973. Stock and recruitment and the problem of density-dependence. *Rapp. P.-v. Reun. Cons. int. Explor. Mer.* 164, p. 142-155.
- Cushing, D. H. & Horwood, J. W. 1977. Development of a model of stock and recruitment. In: *Fisheries Mathematics*. Ed. J. H. Steele. Academic Press, London. p. 21-35.
- Dabrowski, K. 1976. An attempt to determine the survival time for starving fish larvae. *Aquaculture* 8, p. 189-193.
- Dabrowski, K. & Rusiecki, M. 1983. Protein bound and free amino acids in zooplankton constituting fish larvae diet. *Aquaculture* 30, p. 31-42.
- Dabrowski, K. & Bardega, R. 1984. Mouth size and predicted food size preferences of larvae of three cyprinid fish species. *Aquaculture* 40, p. 41-46.
- Dabrowski, K., Murawska, E., Terlecki, J. & Wielgosy, S. 1984. Studies on the feeding of *Coregonus pollan* (Thompson)

alevins and fry in Lough Neagh. Int. Revue ges. Hydrobiol. 69(4), p. 529-540.

Dabrowski, K., Takashima, F. & Law, Y. K. 1988. Bioenergetic model of planktivorous fish feeding, growth and metabolism: theoretical optimum swimming speed of fish larvae. J. Fish. Biol. 32, p. 443-458.

Dahlberg, M. D. 1979. A review of survival rates of fish eggs and larvae in relation to impact assessments. Marine Fisheries Review 41(3), p 1-12.

DiFonzo, C. D. & Campbell, J. M. 1988. Spatial partitioning of microhabitats in littoral cladoceran communities. J. Freshwat. Ecol. 4(3), p. 303-313.

Eberhardt, L. L. 1977. Relationship between stock-recruitment curves. J. Fish. Res. Board Can. 34, p. 425-428.

Eckmann, R. & Ray, R. 1987. Daily increments on the otoliths of larval and juvenile *Coregonus* spp., and their modification by environmental factors. Hydrobiologia 148, p. 137-143.

Eckmann, R., Gaedke, V. & Wetzlar, H. J. 1988. Effects of climatic and density-dependent factors on year-class strength of *Coregonus lavaretus* in Lake Constance. Can. J. Fish. Aquat. Sci 45, p. 1088-1092.

Eckmann, R., Rösch, R., Ortlepp, J. & Kleifeld, G. 1986. Survival and growth of coregonid larvae from Lake Constance fed on zooplankton of different origin. Arch. Hydrobiol. Beih. 22, p. 203-214.

Einsele, W. 1941. Fischereiwissenschaftliche Probleme in deutschen Alpenseen. Fisch.-Zeit. 44, p. 1-16.

Eldridge, M. E., Whipple, J. A. & Bowers, M. J. 1982. Bioenergetics and growth of striped bass, *Morone saxatilis*, embryos and larvae. Fishery Bulletin 80(3), p. 461-474.

Elliott, J. M, Humpesch, U. H. & Hurley, M. A. 1987. A comparative study of eight mathematical models for the relationship between water temperature and hatching time of eggs of freshwater fish. Arch. Hydrobiol. 109(2), p. 257-277.

Eloranta, A. 1986. Made Kuohijärven kivikkorannassa. Suomen kalastuslehti 93(6), s. 280-284.

Eronen, T. 1987. Muikun elinkierto ja lisääntymisbiologia. In: Voidaanko muikkukantoja hoitaa? Ed. E. Lahti & T. Eronen. Innovaatioseminaari. Kuopion yliopisto 9.10.1986. Kuopion yliopiston julkaisuja. Luonno tieteeet. Tilastot ja selvitykset 1/1987, s. 18-33.

Evans, M. S. 1986. Recent major declines in zooplankton populations in the inshore region of Lake Michigan: Probable causes and implications. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 43, p. 154-159.

- Fabricius, E. 1950. Heterogenous stimulus summation in the release of spawning activities in fish. Rep. Inst. Freshw. Res. Drottningholm 31, p. 57-99.
- Fedorova, G. V. & Vetkasov, S. A. 1976. Biological characteristics and abundance of the Lake Ilman roach, *Rutilus rutilus*. J. Ichthyol. 16(5), p. 723-729.
- Fish, M. P. 1930. Contribution to the natural history of burbot, *Lota maculosa* (Le Seur). Bull. Buffalo Soc. Nat. Sci. 15, p. 5-20.
- Flüchter, J. 1980. Review on the present knowledge of rearing whitefish (*Coregonidae*) larvae. Aquaculture 9, p. 191-208.
- Flüchter, J. & Berger, M. 1976. Erbrütung von Renkenlaich unter verbesserten Sauerstoffbedingungen Fischer Teichwirt, 12.
- Flüchter, J. & Rembold, H. 1986. Soluable factor essential for metamorphosis of coregonid larvae has been partially purified from *Artemia salina*. Arch. Hydrobiol. Beih. 22. p. 197-202.
- Frank, K. T. 1988. Independent distributions of fish larvae and their prey: natural paradox or sampling artefact? Can. J. Fish. Aquat. Sci 45, p. 48-59.
- Frank, K. T. & Leggett, W. C. 1982. Environmental regulation of growth rate, efficiency and swimming performance in larval capelin (*Mallotus villosus*), and its application to the match/mismatch hypothesis. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 39, p. 691-699.
- Franklin, D. R., Smith, L. L. 1963. Early life history of the northern pike, *Esox lucius* L., with special reference to the factors influencing the numerical strength of year classes. Trans. Am. Fish. Soc. 92(2), p. 91-110.
- Frost, W. E. & Kipling, C. 1967. A study of reproduction, early life, weight-length relationship and growth of pike, *Esox lucius* L., in Windermere. J. Anim. Ecol. 36, p. 651-693.
- Gliwicz, Z. M. & Rybak, J. I. 1976. Zooplankton. In: Selected problems of lake littoral ecology Ed. E. Pieczynska. University of Warsaw. Institute of zoology. Department of hydrology. Warsaw. p. 69-96.
- Goldspink, C. R. 1978. Comparative observations on the growth and year class strength of roach, *Rutilus rutilus* (L.), in two cheshire lakes, England. J. Fish. Biol. 12(5), p. 421-433.
- Grigorash, V. A. & Sponovskaya, V. D. & Lebedeva, T. V. 1972. The availability of food to underyearling roach (*Rutilus rutilus* (L.)) in Mozhaysk reservoir. J. Ichthyol. 12, p. 457-465.

Gulidov, M. V. & Popova, K. S. 1982. Survival, hatching dynamics and morphological characteristics of prelarvae of *Rutilus rutilus kutum* (Kamensky) (Cyprinidae) in relation to temperature. Vopr. Ikhtirol. 22, p. 432-440.

Guma'a, S. A. 1978a. The effects of temperature on the development and mortality of eggs of perch, *Perca fluviatilis*. Freshwat. Biol. 8, p. 221-227.

Guma'a, S. A. 1978b. The food and feeding habits of young perch, *Perca fluviatilis*, in Windermere. Freshwat. Biol. 8, p. 177-187.

Hakkari, L. & Bagge, P. 1985. Saimaan kasvillisuusrantojen kalastosta rantanuottausten perusteella. In: Saimaan ekologinen tutkimus vuosina 1980-1983. Ed. L. Hakkari. Vesihallitus. Tiedotus 255, s. 207-226.

Hakkari, L., Ellonen & T., Selin, P. 1978. Säännöstelyn vaikutuksesta Päijänteen arvokalakantoihin ja pohjaeläimistöön. Vesihallitus. Helsinki. 31 s. Käsikirjoitus.

Hakkari, L. & Kurttila, I. 1981. Säännöstelyn vaikutuksesta Saarijärven Pyhäjärven siikakantaan. Hydrobiologian tutkimuskeskuksen tiedonantoja 70, s. 1-22.

Hakkari, L. & Toivonen, J. 1985. Arvio suunnitellun säännöstelyn vaikutuksista Saimaan ekologiaan ja kalatalouteen. In: Saimaan ekologinen tutkimus vuosina 1980-1983. Ed. L. Hakkari. Vesihallitus. Tiedotus 255, s. 367-380.

Hakkari, L. & Veijola, H. 1985. Saimaan eläinplankton vuosina 1980-1983. In: Saimaan ekologinen tutkimus vuosina 1980-1983. Ed. L. Hakkari. Vesihallitus. Tiedotus 255, s. 83-136.

Hakkarainen, E. 1972. On the distribution, ecology and economical significance of vendace, *Coregonus albula* L. Aqua Fennica 1, p. 109-131.

Hamrin, S. & Persson, L. 1986. Asymmetrical competition between age classes as a factor causing population oscillations in an obligate planktivorous fish. Oikos 47, p. 223-232.

Harris, J. G. K. 1975. The effect of density-dependent mortality on the shape of the stock and recruitment curve. J. Cons. int. Explor. Mer. 36, p. 144-149.

Hartmann, J. 1978. Laichzeitbestand und Jahrgangserfolg beim Boden seefelchen. Fischwirt. 24, p. 70-72.

Hartmann, J. 1983. Two feeding strategies of young fishes. Arch. Hydrobiol. 96(4), p. 496-509.

Hartmann, J. 1986. Interspecific predictors of selected prey of young fishes. Arch. Hydrobiol. Beih. 22, p. 373-386.

- Hassler, T. J. 1970. Environmental influences on early development and year-class strength of northern pike in lakes Oahe and Sharpe, south Dakota. Trans. Am. Fish. Soc. 99(2), p. 369-375.
- Heikinheimo-Schmid, O. & Huusko, A. 1987. Kemijärven kalatalouden nykytila ja ehdotukset kalakantojen hoitotoimenpiteiksi. Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitos, kalantutkimusosasto. Monistettuja julkaisuja 69, s. 1-212.
- Hellsten, S., Keränen, R., Neuvonen, I., Nykänen, M. & Alasaarela, E. 1988. Säännöstelyn vaikutus järven rantavyöhykkeen rakenteeseen, rantaprosesseihin ja vesikasvillisuuteen. VTT. Rakennuslaboratorio. Oulu. Käsikirjoitus.
- Henderson, B. A. & Nepszy, S. J. 1988. Recruitment of yellow perch (*Perca flavescens*) affected by stock size and water temperature in lakes Erie and St. Clair, 1965-1985. J. Great Lakes Res. 14(2), p. 205-215.
- Hjort, J. 1914. Fluctuations in the great fisheries of northern Europe viewed in the light of biological research. Rapp. P.-v. Reun. Cons. Int. Explor. Mer. 20, p. 1-228.
- Hofer, R. & Burkle, O. 1986. Daily food consumption, gut passage rate and protein utilization in whitefish larvae (*Coregonus* sp.). Arch. Hydrobiol. Beih. 22, p. 189-196.
- Houde, E. D. 1977. Food concentration and stocking density effect on survival and growth of laboratory-reared larvae of bay anchovy *Anchoa mitchilli*, and lined sole, *Achimo lineatus*. Mar. Biol. 43, p. 332-341.
- Houde, E. D. 1987. Fish early life dynamics and recruitment variability. Am. Fish. Soc. Symp. 2, p. 17-29.
- Hudd, R., Hildén, M., Urho, L., Axell, M-B. & Jåfs, L-A. 1984. Kyrönjoen suisto- ja vaikutusalueen kalatalousselvitys 1980-1982. Vesihallitus, Tiedotus 242 A, 275 s.
- Huhmarniemi, A., Palomäki, R., Koskenniemi, E. & Niemi, A. 1985. Säännöstelyn vaikutukset kalastoon ja rantojen pohja-eläimistöön Oulun läänin Pyhäjärveissä. Kokkolan vesipiiri, Kokkola. 73 s. Käsikirjoitus.
- Hunter, J. R. (ed.) 1976. Report of a colloquium on larval fish mortality studies and their relation to fishery research, January 1975. NOAA tech. Rep. NMFS CIRC 395, p. 1-5.
- Huusko, A., Sutela, T., Karjalainen, J., Hellsten, S. & Hirvonen, A. 1988a. Säännöstelyn vaikutus kalojen mädin ja poikasten selviytymiseen. VTT. Rakennuslaboratorio. Oulu. 85 s. Käsikirjoitus.
- Huusko, A., Sutela, T., Karjalainen, J., Auvinen, H. & Alasaarela, E. 1988b. Feeding of vendace (*Coregonus albula* L.) fry in a natural-state and a regulated lake in Northern Finland. Finnish Fish. Res. 9, p. 447-456.

- Jezierska, B., Korwin-Kossakowski, M. & Jowko, G. 1979. The effect of starvation and temperature conditions on vendace (*Coregonus albula* L.) larvae. *Polsk. Arch. Hydrobiol.* 26, p. 387-395.
- Jones, R. 1979. A current view of fish population dynamics theory. *Inv. Pesq.* 43(1), p. 1-20.
- Jones, R. & Hall, W. B. 1973. A simulation model for studying the population dynamics of some fish species. In: *The mathematical theory of the dynamics of biological populations.* Ed. M. S. Bartlett & W. Hiorns. Academic Press. London and New York. p. 35-59.
- Jones, R. & Hall, W. B. 1974. Some observations on the population dynamics of the larval stage in the common gadoids. In: *The early life history of fish.* Ed. J. H. S. Blaxter. The proceedings of an international symposium held at the Dumstaffnoge marine research laboratory of the Scottish Marine Biological Association at Obon, Scotland. May 17-23, 1973. p. 87-102.
- Järvi, T. H. 1942. Die Bestände der kleinen Maränen (*Coregonus albula* L.) und ihre Schwankungen. 2. Ober- und Mittel-Keitele. *Acta. Zool. Fenn.* 33, p. 1-145.
- Jääskeläinen, V. 1917. Pohjois-Laatokan kaloista ja kalastuksesta. *Suomen kalatalous* 4, s. 218-302.
- Kairesalo, T. 1980. Diurnal fluctuations within a littoral plankton community in oligotrophic Lake Pääjärvi, southern Finland. *Freshwat. Biol.* 10, p. 533-537.
- Kairesalo, T. 1983. Litoraaliyhteisön, erityisesti päällyskasvustojen aineenvaihdunta ja dynamiikka Pääjärvessä. Väitöskirja. Kasvitieteen laitos, Helsingin yliopisto, Helsinki. 62 s.
- Kallemeyn, L. W. 1987. Correlations of regulated lake levels and climatic factors with abundance of young-of-the-year walleye and yellow perch in four lakes in Voyageurs National Park. *N. Am. J. Fish. Management* 7, p. 513-521.
- Keast, A. 1980. Food and feeding relationships of young fish in the first weeks after the beginning of exogenous feeding in Lake Opinicon, Ontario. *Env. Biol. Fish.* 5, p. 305-313.
- Keast, A. 1985. Development of dietary specializations in a summer community of juvenile fishes. *Env. Biol. Fish.* 13(3), p. 211-224.
- Kennedy, M. 1969. Irish pike investigations. 1. Spawning and early life history. *Irish Fish. Investig. Serie A (Freshw.)* 5, p. 1-33.

- Kennedy, M. & Fritzmaurice, P. 1968. The biology of the bream, *Abramis brama* (L.), in Irish waters. Proc. R. Irish. Acad. 67 (Sect. 3.5.), p. 95-157.
- Kinnunen, K. 1986. Kemijärven ja siitä pengerrettyjen järvien tilan kehittyminen Kemijärven säännöstelyn aikana. Avustavan virkamiehen lausunto Kemijärven säännöstelyn lopputarkastusta varten. Lapin vesi- ja ympäristöpiirin moniste. Rovaniemi. 88 s.
- Kirvelä, M. 1943. Eräitä huomioita Oulujärven kalojen kudusta ja veden pinnan muutteluista. Suomen kalastuslehti 50, s. 126-127.
- Klein-Breteler, P. H. M. 1978. General aspects of the perch (*Perca fluviatilis*) in Lake Pyhäjärvi, eastern Finland, with special references to development and food habits during it's first summer. Agricultural University Wageningen, Department for Fishculture and Inland Fisheries. Netherlands. 109 s. Manuscript.
- Kokko, H. 1981. Eräiden kevätkutuisten kalalajien ja mateen lisääntymisbiologiasta luonnontilaisissa ja säännöstellyissä vesissä. Vesihallituksen monistesarja 1981: 59, 56 s.
- Koli, L. 1984. Suomen eläimet. Osa 3. Weilin-Göös. Espoo. 343 s.
- Koonce, J. F., Bagenal, T. B., Carline, R. F., Hokanson, K. E. F. & Nagiec, M. 1977. Factors influencing year-class strength of percids: a summary and a model of temperature effects. J. Fish. Res. Board Can. 34, p. 1900-1909.
- Kovalev, P. M. 1973. Natural reproductive conditions of the pikeperch (*Lucioperca lucioperca* (L.)), perch (*Perca fluviatilis* (L.)) and ruffe (*Acerina cernua* (L.)) of Lake Ilman. J. Ichthyol. 13(6), p. 943-946.
- Lasker, R. 1987. Use of fish eggs and larvae in probing some major problems in fisheries and aquaculture. Am. Fish. Soc. Symp. 2, p. 1-16
- Laurence, G. C. 1971. Digestion rate of larval largemouth bass. N. Y. Fish. Game J. 18(1), p. 52-56.
- Laurence, G. C. 1973. Influence of temperature on energy utilization of embryonic and prolarval tautog, *Tautoga onitis*. J. Fish. Res. Board Can. 30, p. 435-442.
- Laurence, G. C. 1974. Effects of planktonic prey concentration on growth and survival of haddock larvae, *Melanogrammus aeglefinus*. J. Fish. Res. Board Can. 31, p. 1415-1419.
- Laurence, G. C. 1977. A bioenergetic model for the analysis of feeding and survival potential of winter flounder, *Pseudopleuronectes americanus*, larvae during the period from hatching to metamorphosis. Fishery Bulletin 75(3), p. 529-546.

- Lehtovaara, A. & Sarvala, J. 1984. Seasonal dynamics of total biomass and species composition of zooplankton in the littoral of an oligotrophic lake. Verh. Internat. Verein. Limnol. 22, p. 805-810.
- Lemly, A. D. & Dimmick, J. F. 1982. Growth of young-of-the-year and yearling centrarchids in relation to zooplankton in the littoral zone of lakes. Copeia 1982(2), p. 305-321.
- Lind, E. A., Hytinkoski, P., Keränen, M. & Kukko, O. 1973. Särjen, *Rutilus rutilus* (L.), kudusta ja populaatiorakenteesta Kuusamon Kiutajärvessä. Oulu. Pohjois-Suomen kalatutkimus 1, s. 1-30.
- Lindström, T. 1962. Life history of whitefish young (*Coregonus lavaretus* L.) in two lake reservoirs. Rep. Inst. Freshw. Res. Drott. 44, p. 113-144.
- Lough, R. G. Bolz, G. R., Grosslein, M. D. & Plotter, D. C. 1981. Abundance and survival of sea herring (*Clupea harengus* L.) larvae in relation to environmental factors, spawning stock size and recruitment for the Georges Bank area, 1968-1977. Rapp. P.-v. Reun. Cons. int. Explor. Mer. 178, p. 220-222.
- Luczynski, M. 1985. Survival of *Coregonus albula* (L.) embryos incubated at different thermal conditions. Hydrobiologia 121, p. 51-58.
- Luczynski, M., Dlugosz, M., Szutkiewicz, B. & Kirklewska, A. 1984. The influence of the incubation temperature on the body length and the yolk sac volume of *Coregonus albula* (L.) eleutheroembryos. Acta hydrochem. et hydrobiol. 12(6), p. 615-628.
- Luczynski, M. & Kirklewska, A. 1984. Dependence of *Coregonus albula* embryogenesis rate on the incubation temperature. Aquaculture 42, p. 43-55.
- Mann, R. H. K. 1976. Observations on the age, growth, reproduction and food of the pike, *Esox lucius* (L.), in two rivers in southern England. J. Fish. Biol. 8, p. 179-197.
- Mansfield, P. J. & Jude, D. I. 1986. Alewife (*Alosa pseudoharengus*) survival during the first growth season in southeastern Lake Michigan. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 43, p. 1318-1326.
- Martin, F. D. & Wright, D. A. 1987. Nutritional state analysis and its use in predicting striped bass recruitment: Laboratory calibration. Am. Fish. Soc. Symp. 2, p. 109-114.
- Martin, F. D., Wright, D. A., Means, J. C. & Setzler-Hamilton, E. M. 1985. Importance of food supply to nutritional state of larval striped bass in the Potomac river estuary. Trans. Am. Fish. Soc. 114, p. 137-145.

- McCrimmon, H. R. 1959. Observations on spawning of burbot in Lake Simcoe, Ontario. *J. Wildlife Management* 23(4), p. 447-449.
- Michaletz, P. H., Unkenholz, D. C., Stone, C. C. 1987. Prey size selectivity and food partitioning among zooplanktivorous age-0 fishes in Lake Francis Case, South Dakota. *Am. Midl. Nat.* 117(1), p. 126-138.
- Mikheev, V. N. 1984. Prey size and food selectivity in young fishes. *J. Ichthyol.* 24(2), p. 66-76.
- Mikkola, H., Oksman, H. L. & Shemeikka, P. 1979. Experimental study of mortality in vendace and whitefish eggs through predation by bottom fauna and fish. *Aqua Fennica* 9, p. 68-72.
- Mills, C. A., Beaumont, R. C. & Clarke, R. T. 1985. Sources of variation in the feeding of larval dace, *Leuciscus leuciscus* in an English River. *Trans. Am. Fish. Soc.* 114, p. 519-524.
- Mills, E. L. & Forney, J. L. 1981. Energetics, food consumption, and growth of young yellow perch in Oneida Lake, New York. *Trans. Am. Fish. Soc.* 110, p. 479-488.
- Mills, E. L., Green, D. M. & Schiavone, Jr., A. 1987a. Use of zooplankton size to assess the community structure of fish populations in freshwater lakes. *N. Am. J. Fish. Management* 7, p. 369-378.
- Mills, E. L., Widzowski, D. V. & Jones, S. R. 1987b. Food conditioning and prey selection by young yellow perch (*Perca flavescens*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 44, p. 549-555.
- Mills, E. L., Ready, R. C., Jahncke, M., Hanger, C. R. & Trowbridge, C. 1984. A gastric evacuation model for young yellow perch, *Perca flavescens*. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 41(3), p. 513-518.
- Munoz, V. M. G. 1986. A general model of stock and recruitment. *Inv. Pesq.* 50(3), p. 421-435.
- Nelson, W. R. & Walburg, C. H. 1977. Population dynamics of yellow perch (*Perca flavescens*), sauger (*Stizostedion canadense*) and walleye (*S. vitreum vitreum*) in four main stem Missouri River reservoirs. *J. Fish. Res. Board Can.* 34, p. 1748-1763.
- Newsome, G. E., Aalto & S. K. 1985. An egg-mass census method for tracking fluctuations in yellow perch (*Perca flavescens*) populations. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 41(6), p. 1221-1232.
- Nilssen, J.-P. 1978. On the evolution of life histories of limnetic cyclopoid copepods. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.* 36, p. 193-214.
- Nikolsky, G., Bogdanov, A. & Lapin Y. 1973. On fecundity as a regulatory mechanism in fish population dynamics. *Rapp. P.-v. Reun. Cons. Perm. int. Explor. Mer.* 64, p. 174-177.

- Nissinen, T. 1972. Mätitiheys ja mädin eloonjääminen muikun, *Coregonus albula* L., kutupaikoilla Puruvedessä ja Oulujärvessä. Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitos, kalantutkimusosasto. Tiedonantoja 1(1), p. 1-144.
- Nümann, W. 1967. Ungerwollte und gezielte Eingriffe in die Populations dynamik der Blaufelchen. Arch. Fischwiss. 18, p. 12-24.
- Nümann, W. 1973. Versuch einer Begründung für der wandel in der qualitativen und quantitativen Zusammensetzung der Fischbestandes im Bodensee während der letzten 60 Jahre und eine Bewertung der Besatzmassnahmen. Schweiz. Z. Hydrol. 35, p. 206-238.
- Näsje, T. F. & Jonsson, B. 1988. Impacted stress: A causal agent of reduced whitefish (*Coregonus lavaretus*) egg incubation time. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 45, p. 27-31.
- Näsje, T. F., Sandlund, O. T. & Jonsson, B. 1986. Habitat use and growth of age-0 whitefish, *Coregonus lavaretus*, and cisco, *C. albula*. Env. Biol. Fish. 15, p. 309-314.
- Paloheimo, J. E. & Fulthorpe, R. R. 1987. Factors influencing plankton community structure and production in freshwater lakes. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 44, p. 650-657.
- Palomäki, R. 1987. Säännöstelyn vaikutukset kalojen ravinto-eläimiin. Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitos, kalantutkimusosasto. Helsinki. 26 s. Käsikirjoitus.
- Parsons, T. R. & Kessler, T. A. 1987. An ecosystem model for the assessment of plankton production in relation to the survival of young fish. J. Plankton Res. 9(1), p. 125-137.
- Pavlovskij, S. A. & Sterligova, O. P. 1987. Predation of ruffe, *Gymnocephalus cernuus*, and benthic invertebrates on the eggs of Lake Syam whitefish, *Coregonus lavaretus pallasii*. J. Ichthyol. 27, p. 80-86.
- Persson, L. 1987. The effects of resource availability and distribution on size class interactions in perch, *Perca fluviatilis*. Oikos 48, p. 148-160.
- Peterman, R. M., Bradford, M. J., Lo, N. C. H. & Methot, R. D. 1988. Contribution of early life stages to interannual variability in recruitment of northern anchovy (*Engraulis mordax*). Can. J. Fish. Aquat. Sci. 45, p. 8-16.
- Peterson, R. H., Spinney, H. C. E. & Sreedharan, D. 1977. Development of Atlantic salmon, *Salmo salar*, eggs and alewins under varied temperature regimes. J. Fish. Res. Board Can. 34, p. 31-43.
- Pieczynska, E. 1976. Some regularities in the functioning of lake littoral. In: Selected problems of lake littoral ecology.

Ed. E. Pieczynska. University of Warsaw, Institute of zoology, Department of hydrobiology. Warsaw. p. 211-228.

Pinder, L. C. V. 1986. Biology of freshwater chironomidae. Ann.Rev. Entomol. 31, p. 1-23.

Pitcher, T. J. & Hart, P. J. B. 1982. Fisheries Ecology. The Avi publishing company, Inc. Connecticut. 414s.

Pliszka, F. R. 1954. Spostrzezenia nad wyplwem warunkow rozroder ryb jeziorowych na liczebosc populacji ich stadiorv mlodocianych. Polsk. Arch. Hydrobiol. 1, p. 165-188.

Powell, A. B. & Chester, A. J. 1985. Morphometric indices of nutritional condition and sensitivity to starvation of spot larvae. Trans. Am. Fish. Soc. 114, p. 338-347.

Post, J. R. & McQueen, D. J. 1987. The impact of planktivorous fish on the structure of a plankton community. Freshwat. Biol. 17, p. 79-89.

Raciborski, K. 1987. Energy and protein transformation in sea trout (*Salmo trutta* L.) larvae during transition from yolk to external food. Polsk. Arch. Hydrobiol. 34(4), p. 437-502.

Rembold, H. & Flüchter, J. 1988. Nutritional factor essential for metamorphosis of coregonid larvae. Finnish Fish. Res. 9, p. 339-344.

Rice, J. A. 1985. Mechanism that regulate survival of larval bloater *Coregonus hoyi* in Lake Michigan. Ph. D. thesis, University of Wisconsin, Madison. WI. 213 p.

Rice, J. A., Crowder, L. B. & Binkowski, F. P. 1987a. Evaluating potential sources of mortality for larval bloater (*Coregonus hoyi*): starvation and vulnerability to predation. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 44, p. 467- 472.

Rice, J. A., Crowder, L. B. & Holey, M. E. 1987b. Exploration of mechanisms regulating larval survival in Lake Michigan bloater: a recruitment analysis based on characteristics of individual larvae. Trans. Am. Fish. Soc. 116, p. 703-718.

Ricker, W. E. 1954. Stock and recruitment. J. Fish. Res. Board Can. 11, p. 559-623.

Ricker, W. E. 1958. Handbook of computations for biological statistics of fish populations. Fish. Res. Board. Can. Bull. 119, p. 1-300.

Ricker, W. E. & Foester, R. E. 1948. Computation of fish production. Bull. Bingham oceanogr. Coll. 11, s. 173-211.

Rösch, R. 1987. Effect of experimental conditions on the stomach evacuation of *Coregonus lavaretus* L. J. Fish. Biol. 30, p. 521-531.

- Salojärvi, K. 1987. Why do vendace (*Coregonus albula* L.) populations fluctuate. *Aqua Fennica* 17(1), p. 17-26.
- Salojärvi, K., Auvinen, H. & Ikonen, E. 1981. Oulujoen vesistön kalatalouden hoitosuunnitelma Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitos, kalantutkimusosasto. Monistettuja julkaisuja 1, 277s.
- Saltveit, S. V. & Brabrand, Å. 1987. Predicting the effects of a possible temperature increase due to stream regulation on the eggs of whitefish (*Coregonus lavaretus*) - a laboratory approach. In: Regulated streams. Eds. J. F. Craig & J. B. Kemper. *Advances in Ecology*. Plenum Press. New York. p. 219-228.
- Sarvala, J. 1979a. Benthic resting periods of pelagic cyclopoids in a oligotrophic lake. *Holarctic Ecol.* 2, p. 88-100.
- Sarvala, J. 1979b. Effect of temperature on the duration of egg, nauplius and copepodite development of some freshwater benthic copepoda. *Freshwat. Biol.* 9, p. 515-534.
- Sarvala, J. 1981. Veden ja pohjan pienet asukkaat. In: Suomen Luonto, osa 3. Vedet. Ed. J. Meriläinen. s. 255-264.
- Sarvala, J. 1986. Järven kalatuotantoa säätelevät tekijät. Loppuraportti Suomen Akatemialle. Biologian laitos, Turun yliopisto, Turku. 53 s.
- Sarvala, J., Sainio, J., Nevalainen, J. & Vuorinen, I. 1987. Population dynamics and production of *Bosmina coregoni* in a mesotrophic lake having high production of planktivorous fish. Turun yliopisto, Biologian laitos, Turku. 18 s. Käsikirjoitus.
- Sarvala, J., Rajasilta, M., Hangelin, C., Hirvonen, A., Kiiskilä M. & Saarikari, V. 1988. Spring abundance, growth and food of 0+ vendace (*Coregonus albula* L.) and whitefish (*C. lavaretus* L. s.l.) in Lake Pyhäjärvi, SW Finland. *Finnish. Fish. Res* 9, p. 221-233.
- Saville, A. & Schnack, D. 1981. Some thoughts on the current status of studies of fish egg and larval distribution and abundance. *Rapp. P.-v. Reun. Cons. int. Explor. Mer.* 178, p. 153-157.
- Scott, W. B. & Crossman, E. J. 1973. Freshwater fishes of Canada. *Bull. Fish. Res. Board Canada* 184, p. 1-966.
- Setzler-Hamilton, E. M., Wright, D. A., Martin, D. F., Millsaps, C. V. & Whitlow, S. I. 1987. Analysis of nutritional condition and its use in predicting striped bass recruitment: Field studies. *Am. Fish. Soc. Symp.* 2, p. 115-128.
- Shepherd, J. G. & Cushing, D. H. 1980. A mechanism for density-dependent survival of larval fish as the basis of a stock recruitment relationship. *J. Cons. int. Explor. Mer.* 39(2), p. 160-167.

Sorokin, V. N. 1968. Biology of the young burbot *Lota lota* (L.) Problems Ichthyol. 8, p. 469-472.

Sumari, O. & Westman, K. 1969. Haukikantojen hoito. Suomen Kalatalous 43, s. 1-24.

Svärdson, G. 1949. Notes on spawning habits of *Leuciscus erythrophthalmus* (L.), *Abramis brama* (L.), and *Esox lucius* L. Inst. Freshwat. Res. Drottningholm 29, p. 102-107.

Swartzman, G., Deriso, R. & Cowan, C. 1977. Comparison of simulation models used in assessing the effects of power plant-induced mortality on fish populations. In: Assessing the effects of power plant induced mortality on fish populations. Ed. W. van Winkle. Pergamon Press. p. 333-361.

Taggart, C. T. & Leggett, W. C. 1987. Wind-forced hydrodynamics and their interaction with larval fish and plankton abundance: a time series analysis of physical-biological data. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 44, p. 438-451.

Tang, Q. 1985. Modification of the Ricker stock-recruitment model to account for environmentally induced variation in recruitment with particular reference to the blue crap fishery in Chasepeake bay. Fisheries Research 3, p. 13-21.

Taylor, W. W & Freeberg, M. H. 1984. Effect of food abundance on larval lake whitefish, *Coregonus clupeiformis* Mitchill, growth and survival. J. Fish. Biol. 25, p. 733-741.

Theilacker, G. H. 1978. Effect of starvation on the histological and morphological characteristics of jack mackerel, *Trachurus symmetricus*, larvae Fish. Bull. U.S. 76, p. 403-414.

Theilacker, G. H. 1980. Starvation-induced mortality of young sea-caught jack mackerel, *Trachurus symmetricus*, determined with histological and morphological methods. Fishery Bulletin 84(1), p. 1-17.

Theilacker, G. H. & Kimball, A. S. 1984. Comparative quality of rotifers and copepods as foods for larval fishes. CalCOFI Rep. XXV, p. 80-86.

Tiitinen, J. 1982. Muikkukantojen runsauden vaihtelut Lappajärvessä mätitutkimusten ja saalisvaihtelujen perusteella. Vesihallitus. Tiedotus 220, s. 1-78.

Tikkanen, P., Kantola, L., Niva, T. & Yrjänä, T. 1988. Säännöstelyn vaikutus järven pohjaeläimistöön ja aikuisten kalojen ravintoon. VTT. Rakennuslaboratorio, Oulu. Käsikirjoitus.

Todd, T. N. 1986. Stocking and natural recruitment of larval coregonines in the Bodensee. Arch. Hydrobiol. Beih. 22, p. 337-342.

- Townsend, C. R., Winfield, I. J., Peirson, G. & Gryer, M. 1986. The response of young roach, *Rutilus rutilus*, to seasonal changes in abundance of microcurstacean prey: a field demonstration of switching. *Oikos* 46, p. 372-378.
- Treasurer, J. W. 1988. The distribution and growth of lacustrine 0+ perch, *Perca fluviatilis*. *Env. Biol. Fish.* 21 (1), p. 37-44.
- Valkeajärvi, P. 1983. Muikun (*Coregonus albula* L.) kuolevuus ja saalisvarat Konnevedessä. Jyväskylän yliopiston Biologian laitoksen Tiedonantoja 33, s. 7-38.
- Valkeajärvi, P. 1988. On the temperatures of egg incubation time related to the stock fluctuation of vendace (*Coregonus albula* L.) in Finnish lakes. *Finnish Fish. Res.* 9, p. 255-265.
- Valle, K. J. 1934. Suomen kalat. Helsinki. 228 s.
- Valtonen, T. 1987. Voiko muikun elinympäristöä parantaa? In: Voidaanko muikkukantoja hoitaa? Ed. E. Lahti & T. Eronen. Innovaatioseminaari. Kuopion yliopisto 9.10.1986. Kuopion yliopiston julkaisuja. Luonnontieteet. Tilastot ja selvitykset 1/1987, s. 80-90.
- Valtonen, T. & Marjomäki, T. 1988. Stock-recruitment relationships in certain Finnish vendace populations. *Finnish. Fish. Res.* 9, p. 267-270.
- Viljanen, M. 1986. Biology, propagation, exploitation and management of vendace (*Coregonus albula* L.) in Finland. *Arch. Hydrobiol. Beih.* 22, p. 73-97.
- Viljanen, M. 1988a. Population dynamics of vendace (*Coregonus albula* L.) in Finland. Joensuun yliopiston luonnontieteellisiä julkaisuja n:o 12, 19 s.
- Viljanen, M. 1988b. Relations between egg and larval abundance, spawning stock and recruitment in vendace (*Coregonus albula* L.). *Finnish Fish. Res.* 9, p. 271-289.
- Viljanen, M. & Holopainen, I. J. 1982. Population density of perch (*Perca fluviatilis* L.) at egg, larval and adult stages in the dys-oligotrophic Lake Suomunjärvi, Finland. *Ann. Zool. Fennici* 19, p. 39-46.
- Viljanen, M., Koho, J., Karjalainen, J. 1987. Muikun kannanvaihteluun liittyvät mekanismit. Haudontaolosuhteiden ja ravinnon saatavuuden vaikutus muikkukantojen uudistumiseen. Joensuun yliopisto. Karjalan tutkimuslaitos. Joensuu. 28 s. Käsikirjoitus.
- Vinyard, G. L. & O'Brien, W. J. 1976. Effects of light and turbidity on the reactive distance of bluegill (*Lepomis macrochirus*). *J. Fish. Res. Board. Can.* 33, p. 2845-2849.
- Vladimirov, V. I. 1975. Critical periods in the development of fishes. *J. Ichthyol.* 15, p. 851-868.

Vlymen, W. J. 1977. A mathematical model of the relationship between larval anchovy (*Engraulis mordax*) growth, prey micro-distribution and larval behaviour. *Env. Biol. Fish.* 2(3), p. 211-233.

Wallace, J. E. & Heggberget, T. G. 1988. Incubation of eggs of Atlantic salmon (*Salmo salar*) from different Norwegian streams at temperatures below 1°C. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 45, p. 193-196.

Walters, C. J. & Ludwig, D. 1981. Effects of measurement errors on the assessment of stock-recruitment relationships. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 38, p. 704-710.

Ware, D. M. 1980. Bioenergetics of stock and recruitment. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 37, p. 1012-1024.

Weatherley, N. S. 1987. The diet and growth of 0-group dace, *Leuciscus leuciscus* (L.), and roach, *Rutilus rutilus* (L.) in a lowland river. *J. Fish. Biol.* 30, p. 227-247.

Welch, D. W. 1986. Identifying the stock-recruitment relationship for age-structured populations using time-invariant linear filters. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 43, p. 108-123.

Welch, D. W. 1987a. Frequency domain filtering at age-structured population data. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 44, p. 605-618.

Welch, D. W. 1987b. Influence of three life history strategies on the information content of stock-recruitment data. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 44, p. 1375-1379.

Welch, D. W. 1987c. Efficient frequency domain filtering algorithm for small data sets. *Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci.* N:o 1559, 27 p.

Werner, R. G. & Blaxter, J. H. S. 1980. Growth and survival of larval herring (*Clupea harengus*) in relation to prey density. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 37, p. 1063-1069.

Whiteside, M. C., Swindoll, C. M. & Doolittle, W. L. 1985. Factors affecting the early life history of yellow perch, *Perca flavescens*. *Env. Biol. Fish.* 12(1), p. 47-56.

Wilkonska, H. & Zuromska, H. 1982. Effect of environmental factors and egg quality on the mortality of spawn in *Coregonus albula* (L.) and *Coregonus lavaretus* (L.). *Polsk. Arch. Hydrobiol.* 29(1), p. 123-157.

Wilkonska, H. & Zuromska, H. 1988. The effect of environment on *Coregonus albula* (L.) spawners, and influence of their sexual products on numbers and quality of offspring. *Finn. Fish. Res.* 9: p. 81-88.

Winfield, I. J. & Townsend, C. R. 1988. Factors affecting prey selection by young bream, *Abramis brama*, and roach,

- Rutilus rutilus*: insights provided by parallel studies in laboratory and field. *Env. Biol. Fish.* 21(4), p. 279-292.
- Woynarovich, E. 1955. Biologische Beobachtungen in Zusammenhange mit der künstlichem Zuchtung von Fishen. *Act. Biol. Acad. Sci. Hungar.* 6, p. 146-149.
- Wright, R. M., Giles, N. 1987. The survival growth and diet of pike fry, *Esox lucius*. L., stocked at different densities in experimental ponds. *J. Fish. Biol.* 30, p. 617-629.
- Wroblewski, J. S. 1984. Formulation of growth and mortality of larval northern anchovy in a turbulent feeding environment. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 30, p. 13-22.
- Wroblewski, J. S. & Richman, J. G. 1987. The non-linear response of plankton to wind mixing events - implications for survival of young fish. *J. Plankton Res.* 9(1), p. 125-137.
- Zaika, V. Ye. & Ostrovskaya, N. A. 1972. Indicators of the availability of food to fish larvae. I. The presence of food in the intestines as an indicator of feeding conditions. *J. Ichthyol.* 12, p. 94-103.
- Zuromska, H. 1982. Egg mortality and its causes in *Coregonus albula* (L.) and *Coregonus lavaretus* (L.) in two Mantsurian lakes. *Polisk. Arch. Hydrobiol.* 29(1), p. 29-69.
- Zweifel, J. R. & Lasker, R. 1976. Prehatch and posthatch growth of fishes - a general model. *Fishery Bulletin* 74(3), p. 609-621.



- No. 1. SARVALA, J.: Kalatutkimus puntarissa: Suomalainen kalatutkimus 1980-luvulla. (Fisheries research in Finland during the 1980s - an analysis based on published papers). s. 1-19.
VBHANEN, T. ja NIEMITALO, V.: Pohjois-Suomen keskuskalaviljelylaitoksen siianpoikasten viljelyyn käytettyjen luonnon-ravinolammikoiden tuotosta ja tuottoon vaikuttavista tekijöistä. (Production of natural food rearing ponds and the factors affecting it in whitefish culture at the Fish Culture Station for Northern Finland). s. 21-99. Helsinki 1990.
- No. 2. HEIKINHEIMO-SCHMID, O., RAHKONEN, R., WESTMAN, K. and TUUNAINEN, P.: Country report of Finland for the interessional period of the European Inland Fisheries Advisory Commission (EIFAC) 1988-1989. (Suomen kansallinen raportti Euroopan sisävesikalastuskomission (EIFAC) istuntojen väliseltä ajalta 1988-1989). 33 s. Helsinki 1990.
- No. 3. Status of crayfish stocks, fisheries, diseases and culture in Europe. Report of the FAO European Inland Fisheries Advisory Commission (EIFAC) Working Party on Crayfish. (Rapunkannat, ravustus, taudit ja viljely Euroopassa. Euroopan sisävesikalastuskomission (EIFAC) raputyöryhmän raportti). Edited by (toim.) Westman, K., Pursiainen, M. and Westman, P. 206 p. Helsinki 1990.
- No. 4. KALLIO-NYBERG, I. ja KOLJONEN, M.-L.: Kalakantarekisteri: siika, muikku ja harjus. (Summary: The Finnish fish stock register: whitefish, vendace and grayling). 54 s. Helsinki 1990.
- No. 5. ERKAMO, E.: Ravun (*Astacus astacus* L.) biologiasta, kannanarvioinnista ja istutuksen kannattavuudesta pienessä hapantvetisessä metsäjärvessä. (Summary: Crayfish, *Astacus astacus* L., in a small, acidic forest lake: Biology, stock assessment and profitability of stocking). 97 s. Helsinki 1990.
- No. 6. LEHTONEN, H.: Vuorikemian tehtaiden jätevesien kalataloudellisista vaikutuksista Porin edustan merialueella. (Summary: Effect of effluent from the Vuorikemia titanium dioxide factory on fish stocks and fisheries off Pori, the Bothnian Sea). s. 1-10.
PARMANNE, R. ja SALMI, J.: Silakoiden vaellukset Selkämerellä keuhkilla 1982 suoritettujen merkintöjen perusteella. (Migration of Baltic herring in the Bothnian Sea revealed by tagging experiments in spring 1982). s. 11-24.
PARMANNE, R. ja SALMI, J.: Silakan troolipyyntin kehityminen Porin edustan merialueella syksyllä 1976-85 ja silakoiden kasvu, kuntokerroin ja poikasten määrä Selkämerellä. (Development of the Baltic herring trawl fishery off Pori in the autumn of 1976-1985 and the growth, condition factor and larval abundance of Baltic herring in the Bothnian Sea). s. 25-35.
LEHTONEN, H. ja JÄRVINEN, A.: Kalastajien havaintoja pyydyksissä tapahtuneista kalakuolemista Selkämerellä 1980-luvulla. (Observations of fishermen on fish deaths in fishing gear in the Bothnian Sea in the 1980s). s. 37-47.
JÄRVINEN, A. ja LEHTONEN, H.: Siian mädin sumputuskoeket Porin edustalla 1985. (Cage incubation experiments with whitefish eggs off Pori in 1985). s. 49-58.
JÄRVINEN, A., LEHTONEN, H. ja BYLUND, G.: Kalojen sumputuskoeket Porin edustalla 1985. (Fish cage experiments off Pori in 1985). s. 59-73.
OULASVIRTA, P. ja RISSANEN, J.: Vuorikemian tehtaiden jätevesien vaikutuksista silakan alkionkehitykseen ja poikasten elinkykyyn. (Effect of effluent from the Vuorikemia titanium dioxide factory on the embryonal development and larval fitness of Baltic herring). s. 75-108. Helsinki 1990.
- No. 7. MIKKOLA, J., SAURA, A., IKONEN, E. ja POIKOLA, K.: Kymijoen kalaportaiden rakentamiseen liittyvät kalataloudelliset selvitykset 1987-1988. (Fisheries investigation related to construction of fish ladders in the Kymijoki River in 1987-1988). Helsinki 1990. 37 s.
- No. 8. TUUNAINEN, P., VUORINEN, P.J., RASK, M., JÄRVENPÄÄ, T., VUORINEN, M. ja NIEMELÄ, E.: Happaman laskeuman vaikutukset kaloihin ja rapuihin. Raportti vuodelta 1989. (Summary: Effects of acidic deposition on fish and crayfish. Report 1989). Helsinki 1990. 97 s.
- No. 9. HYVÄRINEN, P.: Yksikkösaaliiden vaihtelu ja siihen vaikuttavat tekijät Oulujärvellä. (The variation of catch per unit effort in Lake Oulujärvi and the factors influencing it). Helsinki 1990. 72 s.
- No. 10. ROMAKKANIEMI, A.: Tornion-Muonionjoen harjus ja harjuksen kalastus. (Grayling stocks and fisheries in the River Tornion-Muonionjoki). Helsinki 1990. 111 s.
- No. 11. RAHKONEN, R. ja WESTMAN, K.: Tarttavat kalataudit. Tilanne Suomessa, tautien leviäminen ja torjunta. (Infectious diseases of fish. The situation in Finland, spread of the diseases and their prevention). Helsinki 1990. 88 s.
- No. 12. LEHTONEN, H.: Kalanimistö: suomi, latina, ruotsi, norja, englanti, saksa ja ranska. (Multilingual list of fish names in Finnish, Latin, Swedish, Norwegian, English, German and French). Helsinki 1990. 27 s.
- No. 13. HUUSKO, A.: Kirjallisuusselvitys kalojen mää- ja poikasvaiheiden ekologiasta. (Ecology of eggs and larvae of freshwater fish - a review of the literature). Helsinki 1990. 58 s.

RIISTA-JA KALATALOUDEN TUTKIMUSLAITOS

**KALATUTKIMUKSIA -
FISKUNDERSÖKNINGAR**



SISÄLTÖ – INNEHÅLL – CONTENTS

HUUSKO, A.: Kirjallisuusselvitys kalojen mätä- ja poikasvaiheiden ekologiasta.
(Sammandrag: Litteraturutredning angående fiskars rom- och yngelstadiers ekologi) (Ecology
of eggs and larvae of freshwater fish – a review of the literature). 58 s.

ISSN 0787-8478
Helsinki 1990
Yliopistopaino