

UUSIEN LAJIEN LEVIÄMINEN ILMASTON MUUTTUESSA –
TULOKASLAJI KIISKEN (*GYMNOCEPHALUS CERNUUS* (L.)) JA
POHJASIIAN (*COREGONUS LAVARETUS* (L.)) EKOLOGISTEN
LOKEROIDEN PÄÄLLEKKÄISYYS SUBARKTISISSA
JÄRVISSÄ

TIINA HOLOPAINEN

Pro gradu -tutkielma
Itä-Suomen yliopisto
Biologian laitos
2013

ITÄ-SUOMEN YLIOPISTO

Biologian laitos

HOLOPAINEN, TIINA: Uusien lajien leviäminen ilmaston muuttuessa – tulokaslaji kiisken (*Gymnocephalus cernuus* (L.)) ja pohjasiian (*Coregonus lavaretus* (L.)) ekologisten lokeroitten päällekkäisyys subarktisisa järvissä.

Pro gradu- tutkielma, 62 s., liitteitä 7

Helmikuu 2013

Ilmastonmuutoksen voimistuessa kasvihuonekaasut ilmakehässä lisääntyvät ja auringosta tuleva säteily ei pääse yhtä tehokkaasti poistumaan maanpinnalta kuin aikaisemmin. Tämän seurauksena on ilmaston lämpeneminen, joka puolestaan voi muuttaa lajien levinneisyyteen vaikuttavia tekijöitä. Lämpeneminen on arvioitu olevan nopeinta arktisilla alueilla. Lämpeneminen edesauttaa uusien kalalajien leviämistä subarktisiin järviin Pohjois-Suomessa ja eräs näistä lajeista on kiiski (*Gymnocephalus cernuus*).

Tässä tutkimuksessa haluttiin selvittää miten tulokaslaji kiiski vaikuttaa alkuperäislajin siian (*Coregonus lavaretus*) elinpaikkoihin, ravinnon käyttöön, kasvuun ja suhteelliseen kannantiheyteen subarktissa järvissä. Erityisesti haluttiin selvittää nämä vaikutukset pohjasiikamuotoon. Lisäksi selvitettiin onko eri järvien kiiskipopulaatioiden välillä eroja. Kaikki neljä tutkimusjärveä sijaitsevat koivumetsävyöhykkeellä Pohjois-Suomessa. Oiko- ja Palojärvi edustavat siika-kiiskijärviä ja Kolta- ja Kuohkimajärvi puolestaan siikajärviä. Kaikki paitsi Palojärvi ovat oligotrofisia karuja järviä. Palojärvi on hieman muita järviä rehevämpi mesotrofinen järvi. Aineistot kerättiin elo- ja syyskuun aikana kalojen kasvukauden lopulla vuosina 2009- 2011.

Keskeisimpinä tuloksina havaittiin, että elinpaikat olivat Oikojärven kiiskillä hyvin samanlaiset pohjasiian kanssa Schoenerin indeksin mukaan. Yksikkösaaliiden mukaan runsaiten pohjasiikoja oli Oiko- ja Kuohkimajärvessä ja Palojärvessä niitä oli vähiten. Kiiskillä oli pohjasiikoja suurempi tiheys Palojärvessä ja pienempi Oikojärvessä. Kolta- ja Palojärvessä pohjasiiat olivat kasvaneet parhaiten ja eläneet pisimpään. Kasvukäyrien ja pituus-painosuhteiden perusteella erityisen hyvin ovat kasvaneet Palojärven kiisket ja pohjasiiat. Syötyjen ravintokohteiden lukumäärä populaatioilla vaihteli järvittäin ja runsainten niitä havaittiin Koltajärven pohjasiioilla. Ravintonaan molemmat lajit olivat käyttäneet mm. pohjanpinnalla eläviä *Eurycercus*-vesikirppuja, surviaissääsken ja vesiperhosen toukkia sekä hernesimpukoita. Kalojen ravinto oli samankaltaista Oikojärven pienimpien kiiskien ja pohjasiikojen välillä. Samankaltaisuutta ravinnossa oli myös osassa pohjasiikapopulaatioita. Palo- ja Oikojärven kiiskien ravinto ei ollut keskenään samankaltaista.

Näiden tulosten perusteella voidaan päätellä, että kiiski sopeutuu hyvin uusille elinalueille. Mahdollisesti kylmän kesän seurauksesta Palojärvestä puuttuivat neljän vuoden ikäiset kiisket. Oletettavaa on, että kiiski vaikuttaa pohjasiika tiheyteen vähentävästi, mutta tätä ei tämän tutkimuksen perusteella voida varmuudella sanoa. Kiisken ei voitu havaita syövän pohjasiian mätiä, koska kalanäytteet kerättiin ennen siian kudun alkua. Ilmastonmuutoksesta johtuva vesistöjen lämpeneminen ja valuntavesien mukana tulevat ravinteet voivat kasvattaa järvien perustuotantoa ja näin ollen tarjota kaloille enemmän ravintoa. Jatkossa olisi hyvä seurata kiisken leviämistä pohjoiseen ja tarkkailla vakiintuvaa kiiskipopulaatiota ja vaikutusta pohjasiikakantaan Oikojärvessä, jotta saataisiin lisää varmuutta siihen miten kiisket vaikuttavat pohjasiikakantoihin uusilla levinneisyysalueillaan.

Avainsanat: elinpaikka, kasvu, pohjaeläimet, populaatio, veden lämpötila

UNIVERSITY OF EASTERN FINLAND

Department of Biology

HOLOPAINEN, TIINA: Climate change and invasion of new species – ecological niche overlap between invasive ruffe (*Gymnocephalus cernuus* (L.)) and native whitefish (*Coregonus lavaretus* (L.)) in subarctic lakes.

MSc. Thesis, 62 pp., 7 Appendices

February 2013

Increased atmospheric concentrations of greenhouse gases will raise the air temperatures. Especially in the Arctic region. Annual average temperatures will continue rising and it will also effect on distribution of species. New invasive fish species are expanding their distribution towards subarctic lakes in the Northern Finland. One of the invasive species is ruffe (*Gymnocephalus cernuus*).

The aim of this thesis was to describe the effects of ruffe invasion on native whitefish morph (*Coregonus lavaretus*, LSR, large sparsely rakered whitefish). The effects on habitat, diet, growth and density of whitefish population were studied. Also, the differences of ruffe populations between different lakes were studied. The study was conducted during years 2009-2011. Four subarctic research lakes located in Finnish Lapland. Lakes Kolta and Kuohkima were whitefish dominated non-invaded lakes. Lakes Oiko and Palo contained both whitefish and ruffe. Lake Palo was mesotrophic and the other lakes were oligotrophic. Sampling was conducted during August and September at the end of growing season.

Habitat similarity between ruffe and whitefish were studied using Schoener's index. The habitat use of both species was similar. According to catch per unit effort, density of whitefish was the highest in the Lakes Oiko and Kuohkima and the lowest in the Lake Palo. In addition, the density of ruffe was higher than density of whitefish in the Lake Palo and lower in the Lake Oiko. The largest and oldest whitefishes were caught in the Lakes Kolta and Palo. The growth of ruffe and whitefish populations was estimated using the von Bertalanffy growth equation. Ruffe and whitefish populations in the Lake Palo had grown particularly well. Variation in the amount of prey items between different lakes was observed. Whitefish in the lake Kolta had the highest amount of prey items. Both fish species fed on benthic zooplankton (*Eurycerus* sp.), chironomid larvae, trichoptera larvae and mollusca (*Pisidium*). Diet of small ruffe and whitefish (length <20 cm) was similar in the lake Oiko. In addition, similarities between some whitefish populations were found. Diet of ruffe in the Lakes Palo and Oiko was dissimilar.

Findings of this thesis indicate that ruffe adapts well to new habitat in the subarctic lakes. Ruffe does not have specific habitat requirements. Since subarctic lakes are warmer due to climate change, cold water is not limiting the distribution. However occasional cold summers may affect on population structure. Possibly, Lake Palo does not have four-year-old ruffes due to cold summer. Ruffe likely effects on density of whitefish population, but more research on the effects of ruffe on whitefish population in Lake Oiko is needed. In this research, sampling was done before beginning of spawning season of whitefish and ruffe feeding on roe of whitefish was not observed. In the future, sampling could be done during spawning season. Also, the base production of subarctic lakes may increase due to rising water temperatures and nutrients that enter to lakes via surface runoff. Furthermore the increasing amount of nutrients may effect on fish populations. Therefore follow-up of ruffe population in the new distribution area and its effects on native species is needed.

Key words: benthic prey, growth rate, habitat, population, water temperature

SISÄLLYSLUETTELO

1 JOHDANTO.....	2
2 ILMASTONMUUTOS JA LAJIEN LEVIÄMINEN SUBARKTISILLA ALUEILLA	3
2.1 Ilmastonmuutoksen vaikutukset subarktisilla alueilla.....	3
2.2 Kiisken leviäminen ilmaston muuttuessa ja sen vaikutus pohjasiikaan	5
2.3 Tutkimusalue ja tutkimuskalojen ekologiaa	6
2.3.1 Tutkimusalue.....	6
2.3.2 Pohjasiika.....	7
2.3.3 Kiiski.....	8
3 TUTKIMUKSEN TAVOITTEET JA HYPOTEESEIT	9
4 AINEISTOT JA MENETELMÄT	10
4.1 Aineiston keruu.....	10
4.2 Tutkimusjärvet ja näytekalojen pyynti	11
4.3 Näytekalojen käsittely, mittaukset ja iänmääritys	13
4.4 Kalojen ravinnon saatavuus järvissä.....	14
4.5 Tilastollinen käsittely	15
5 TULOKSET	18
5.1 Kalojen suhteelliset runsaudet, elinpaikat ja yksikkösaaliit	18
5.2 Kalayhteisön vaikutus ravintovaroihin	21
5.3 Tutkimuskalojen koko- ja ikärakenne	22
5.4 Tutkimuskalojen kuntoisuus ja pituuden ja painon-suhde järvissä	26
5.5 Tutkimuskalojen kasvu.....	33
5.6 Kalojen sukukypsyys järvissä.....	36
5.7 Kalojen vatsalaukkujen täyteisyys, ravinnonkäyttö ja ravintokilpailu järvissä.....	38
5.8 Ravintokohteiden pituus järvissä pohjasiioilla ja kiiskillä	45
5.9 Ravintokohteiden pituuksien vertailu kiisken ja pohjasiian kesken.....	48
6 TULOSTEN TARKASTELU	49
6.1 Keskeisimmät tulokset.....	49
6.2 Tulokaslaji kiisken vaikutus pohjasiian elinpaikkoihin ja ravinnonkäyttöön	49
6.3 Kiisken vaikutus pohjasiian kasvuun ja kannantiheyteen	52
6.4 Kiiskipopulaatiot Palo- ja Oikojärvessä	54
6.5 Järvien kalastuspaineen, perustuotannon ja ilmaston vaikutus kalakantoihin.....	55
6.6 Jatkotutkimukset ja virhearvio.....	56
6.7 Yhteenveto.....	57
KIITOKSET	58
LÄHDELUETTELO	58
LIITTEET	

1 JOHDANTO

Ilmastonmuutos on globaali-ilmiö, joka on vahvistunut erityisesti 1900-luvun alusta teollistumisen seurauksena (IPCC 2007). Kasvihuonekaasujen lisääntyminen ilmakehässä estävät auringon säteilyn pois pääsyn ilmakehästä ja tästä seuraa ilmaston lämpeneminen. Ilmastonmuutoksen vaikutukset voidaan havaita jo Suomessa. Viimeisen sadan vuoden aikana erityisesti talvien ja keväiden keskilämpötila on noussut (Tietäväinen ym. 2010). Ilmastonmuutos on nopeinta arktisilla alueilla ja tällä ilmiöllä on suuri vaikutus myös Suomen subarktisilla alueilla sijaitseviin tunturijärviin. Tunturijärvistä suurin osa on karuja ja pieniä ekosysteemejä, joihin pienetkin ympäristömuutokset voivat aiheuttaa suuria muutoksia (Vuori ym. 2006). Lämpötilan uskotaan nousevan arktisella alueella seuraavan vuosisadan aikana 4-7 asteella (mm. Hulme ym. 1999, ACIA 2004 ja Ficke ym. 2007). Ilmaston lämpötilojen vaihtelu on luonnollinen ilmiö, mutta lyhyellä aikavälillä ihminen on aiheuttanut nykyisen ilmaston nopean lämpenemisen lisäämällä kasvihuonepäästöjä (Graham & Harrod 2009). On arvioitu, että ilmastonmuutos tulee tulevaisuudessa vaikuttamaan suuresti eliöiden elinympäristöihin, lajien välisiin vuorovaikutussuhteisiin ja yksittäisiin eliöihin (Parmesan & Yohe 2003, Root ym. 2003).

Siika (*Coregonus lavaretus* (L.)) on hyvin yleinen ja elinvoimainen kalalaji subarktisissa tunturijärvissä. Alueen yleisin siikamuoto on pohjasiika (Hayden mm. 2012). Sen kasvuun vaikuttaa muun muassa ravintovarojen saatavuus sekä, lajinsisäinen ja lajien välinen ravintokilpailu (Mayr 2001, Amundsen ym.2002, Kahilainen ym. 2003). Ilmaston lämpeneminen voi vaikuttaa siikaan monin tavoin, esimerkiksi aineenvaihdunnan ja kasvunopeuden muutoksina että muutoksina ravintokohteiden saatavuudessa ja ravintokilpailun lisääntyminen muiden lajien välillä (Kangur & Kangur 1996, Rösch & Schmid 1996, Graham & Harrod 2009). Ilmaston lämpeneminen mahdollistaa uusien lämpimämmän veden lajien leviämisen etelästä pohjoisemmaksi. Esimerkiksi kiiski (*Gymnocephalus cernuus* (L.)) tai useammat muut lajit voivat laajentaa levinneisyyttään luonnollisesti vesistöjä pitkin pohjoisemmaksi (Graham & Harrod 2009, Hayden ym. 2013b). Tulokaslajit voivat vaikuttaa pohjasiian kasvuun, sillä kiisken ravinto koostuu pohjasiian tapaan selkärangattomista pohjaeläimistä. Pohjanpinnalla elävä eläinplankton kuuluu myös kiisken käyttämiin ravintokohteisiin. Kiisken on myös havaittu käyttävän ravinnoksi siian mätiä (Ogle ym. 1995, Rösch & Schmid 1996).

Pro Gradu –tutkielmani tavoitteena oli selvittää, miten Tornio-Muoniojoki vesistöalueelle ilmastonmuutoksen vaikutuksesta levinneen kiisken ja alkuperäinen pohjasiian elinpaikat ja ravinnonkäyttö poikkeavat toisistaan. Lisäksi tutkittiin vaikuttaako kiiski pohjasiian ekologiseen lokeroon. Kiisken vaikutusta pohjasiikaan tutkittiin vertailemalla vesistön latvajärviä, joissa esiintyy ainoastaan pohjasiikaa (Kolta- ja Kuohkimajärvi) järviin, joissa esiintyy sekä pohjasiikaa että kiiskeä (Oiko- ja Palojärvi). Lisäksi tutkielmassa tarkasteltiin vaikuttaako kiiski pohjasiian kasvuun ja sen suhteellisiin kannantiheyksiin. Tutkimuksessa vertailtiin myös kiiskipopulaatioiden runsaussuhteita keskenään. Ihmisen vaikutuksesta tapahtunutta kiisken leviämistä ja sen vaikutusta muihin lajeihin on tutkittu paljon, mutta kiisken luonnollista leviämistä vesistöjen lämmitessä ja sen vaikutuksista alkuperäisiin lajeihin uusilla elinalueilla tunnetaan varsin heikosti.

2 ILMASTONMUUTOS JA LAJIEN LEVIÄMINEN SUBARKTISILLA ALUEILLA

2.1 Ilmastonmuutoksen vaikutukset subarktisilla alueilla

Ilmastonmuuttumiseen vaikuttavat abioottiset tekijät ja ihmisen toiminta, joista jälkimmäinen on nopeuttanut muutosta huomattavasti viimeisen vuosisadan aikana (Bolin ym. 1986, ACIA 2004, Ficke ym. 2007). Teollisen vallankumouksen myötä käyttöön otetut fossiiliset polttoaineet lisäävät ilmakehän hiilidioksidipitoisuutta ja muita kasvihuonekaasuja (mm. metaani), mikä vahvistaa kasvihuoneilmiötä ja näin ollen ilmastonmuutosta. Ilmastonmuutoksesta aiheutuva lämpötilan kohoaminen vaikuttaa kaikkiin ekosysteemeihin maapallolla, kuten myös subarktisilla alueilla sijaitseviin järvi-ekosysteemeihin (Smol ym. 2005).

Oletettavat muutokset ilmastossa tulevat vaikuttamaan suurimmin juuri arktisilla alueilla (mm. ACIA 2004 ja Bonebrake & Mastrandrea 2010). Pohjois-Lapissa avovesikauden ilmanlämpötila on kohonnut viimeisen 30 vuoden aikana. Lisäksi lapin sademäärät ovat kasvaneet ja talvet ovat aikaisempaa lämpimämpiä (Jylhä ym. 2009). Ilmastonmuutoksen vaikutuksia vesistöihin on jo havaittavissa arktisilla alueilla muun muassa talvien ja järvien jääpeitteen keston lyhentymisellä ja eliölaajimäärien ja niiden elinpaikkojen muutoksina (Parmesan & Yohe 2003, IPCC 2007).

Edellä mainitut muutokset vaikuttavat arktisten ja subarktisten järvien ekologiaan ja näiden tekijöiden lisäksi järviin vaikuttavat myös muun muassa veden- ja ilmanlämpötila sekä

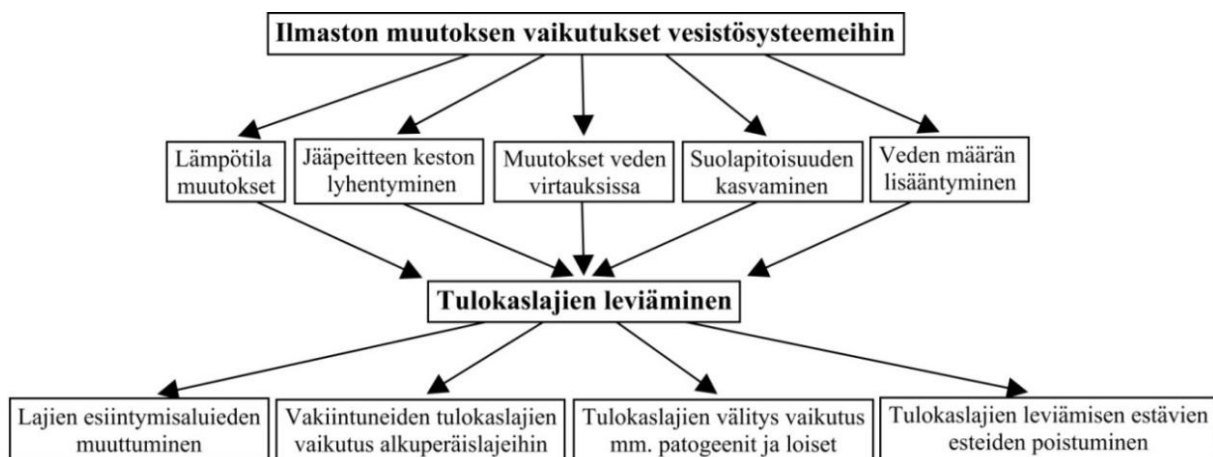
sateisuus (ACIA 2004). Erityisesti vedenlämpötilan nousuun arvioidaan vaikuttavan kaloihin aina solutasolta koko populaatiotasolle saakka (Graham & Harrod 2009). Ilmaston muutoksen aiheuttama nopea lämpötilan kohoaminen voi olla lajien sopeutumiskyvylle liian nopeaa, jolloin uhkana on lajien sukupuuttoon kuoleminen, ellei uusia entisen kaltaisia elinalueita löydy (ACIA 2004).

Lämpötilamuutosten takia myös sademäärissä tapahtuu muutoksia. Arktisilla aluilla keskimääräisen sademäärän on arveltu kasvavan ilmaston muutoksen myötä. Eri ennustusmallien ennusteet poikkeavat hieman toisistaan mutta keskimäärin sademäärän arvioidaan kasvavan noin 4,3 % vuosien 2011–2030 aikana (ACIA 2004). Sademäärien on arvioitu kasvavan eniten talvella ja vähenevän keväällä ja syksyllä arktisilla alueilla. Kasvavien sademäärien vaikutukset biodiversiteettiin tunnetaan huonosti, sillä ei ole varmuutta miten nouseva lämpötila ja sademäärä yhdessä vaikuttavat eliöiden kuntoon (Bonebrake & Mastrandrea 2010).

Kaloihin sademäärän kasvu yhdessä lämpötilan kohoamisen kanssa voi aiheuttaa metaboliatason nousemista, veden limnologisten muutosten takia (Särkkä 1996, Brander 2007, Bonebrake & Mastrandrea 2010, Magnuson 2010). Tällaisia veden muutoksia voivat muun muassa olla veden happamoituminen eli pH:n laskeminen ja happipitoisuuden runsas vaihtelu. Sateisuuden lisääntymisen takia vesistöihin pääsee valumavesien mukana enemmän ravinteita ja hiilidioksidia. Ravinteet voivat lisätä järven perustuotantoa, joka vaikuttaa myös kasvattaa hapen kulutusta järvessä. Hiilidioksidin lisääntyminen puolestaan lisää vesien happamoitumista. Kasvanut veden lämpötila voi olla kaloille letaali, kasvua nopeuttava tai rajoittava tekijä. Jokaisella kalalajilla on optimilämpötila jolloin sen kasvu on nopeinta, mutta liiallinen lämpötilan kasvu aiheuttaa kalan kasvunopeuden äkillistä hidastumista (Magnuson ym. 1979). Pohjois-Suomessa esiintyvät pohasiit viihtyvät parhaiten viileissä vesissä. Niiden optimilämpötilan on havaittu olevan 15-18 °C (Siikavuopio ym. 2013). Liian lämmin vedenlämpötila voi puolestaan rajoittaa pohjasiiian kasvua. Kiiski tarvitsee riittävän lämpimän veden, jotta mätimunista kehittyisi poikasia (Saat & Veersalu 1996). Kalojen ja kalakantojen muutoksia ilmastonmuutoksen seurauksesta on kuitenkin vaikea ennustaa, sillä edellä mainittujen tekijöiden kasvuun vaikuttavat monet muutkin tekijät, esimerkiksi ravinnonsaataavuus järvissä ja lisääntynyt ravintokilpailu muiden lajien välillä.

2.2 Kiisken leviäminen ilmaston muuttuessa ja sen vaikutus pohjasiikaan

Ilmastonmuutos mahdollistaa lajien leviämisen vesistösystemeissä esimerkiksi veden lämpötilan kasvun ja pohjoisilla alueilla avovesikauden pidentymisen vaikutuksesta (kuva 1). Leviämisesteen poistuminen, esimerkiksi leviävälle lajille liian kylmien vesien lämpeneminen, mahdollistaa lajien esiintymisalueiden laajenemisen. Kiisket tarvitsevat keväisin riittävän lämmintä vettä, jotta lisääntyminen onnistuisi (Ogle 1998). Jos kevääät ovat kylmiä, mätimunat eivät kehity, jonka takia lisääntymien voi epäonnistua. Tulokaslajit, kuten kiiski, voivat levittyään uusille alueilla vakiinnuttaa paikkansa järvessä, ja levitessään ne voivat kaventaa alkuperäislajien ekolokeroa ja mahdollisesti levittää uusille elinalueilleen uusia loisia tai patogeenejä (Rahel & Olden 2008).



Kuva 1. Ilmastonmuutoksesta johtuvat muutokset vesistöissä ja niiden vaikutukset lajien leviämiseen (Rahel & Olden 2008).

Taloudellisesti merkittävien lajien leviämistä on tutkittu huomattavasti enemmän kuin lajien, joiden taloudellinen merkitys on pieni, kuten esimerkiksi kiiski (Lappalainen & Kjellman 1998). Uusille alueille levinneillä taloudellisesti merkityksettömillä lajeilla voi olla kuitenkin suuri vaikutus taloudellisesti arvokkaisiin alkuperäisiin lajeihin, muun muassa niiden lisääntymiseen ja kannankokoon, jos lajeilla on samankaltainen ekolokero (Winfield ym. 1996, Rösch & Schmid 1996, Lorenzoni ym. 2007).

Kiisket sopeutuvat hyvin uusille elinalueilleen, koska niillä ei ole havaittu tiukkoja vaatimuksia esimerkiksi muiden lajien suhteen selviytyäkseen (Lappalainen & Kjellman 1998). Pohjaeläimiä ravintonaan käyttävä kiiski käyttää elinpaikkoinaan litoraali- ja profundaalivyöhykettä. Kiiski on levinnyt uusille elinpaikoille ihmistoiminnan seurauksena vahingossa tai istutusten avulla muun muassa Brittein saarilla, Virossa, Saksassa, Italiassa,

Yhdysvalloissa osaan Suurista järvistä ja nyt se on levinnyt luonnollisesti Pohjois-Suomeen (Rösch & Schmid 1996, Winfield ym. 1996, Kangur & Kangur 1996, Selgeby 1998, Lorenzoni ym. 2007, Hayden ym. 2013b). Tulokaslajit voivat vaikuttaa voimakkaasti järven muihin kalapopulaatioihin, esimerkiksi samankaltaisen ravinnonkäytön että mädin ja poikasten syönnin kautta.

Kiiskien on havaittu syövän pohjaeläimiä, pohjanpinnalla elävää eläinplanktonia ja muiden lajien, erityisesti siikalajien mätiä (Adams & Tippet 1991, Rösch & Schmid 1996, Kangur & Kangur 1996, Selgeby 1998). Pohjasiikojen ravinnonkäyttö aktiivisuus on talvella lähes samanlaista kuin kesällä, mutta tyhjiä vatsalaukkuja on havaittu talvella kesää enemmän (Hayden ym. 2013a). Samoin myös kiiskellä ravinnontarve säilyy talvella lähes samana kuin kesällä, koska kiisken ei ole havaittu reagoivan veden lämpötilan muutoksiin kovinkaan nopeasti ravinnonkäytön osalta (Bergman 1987). Loppusyksystä kutevan pohjasiian mätiä on talvella hyvin tarjolla kiisken käytettäväksi ravinnoksi. Kiisken voidaan arvella vaikuttavan pohjasiian luonnolliseen lisääntymiseen ja kannankasvuun käyttämällä ravintonaan pohjasiian mätiä, samoja elinpaikkoja ja ravintokohteita, kuten eläinplanktonia ja surviaissääsken toukkia, aiheuttaen ravintokilpailua lajien välillä. Vaikka siian mädin syöminen olisi kiiskellä runsasta, ei sen ole havaittu aiheuttavan nopeita muutoksia siikakantoihin (Adams & Maitland 1998). Tulokaslajina kiisken vaikutus muiden pohjaeläimiä ravintonaan käyttäviin lajeihin riippuu paljon ravinnon saatavuudesta järvessä (Ogle 1998, Fullerton & Lamberti 2006).

2.3 Tutkimusalue ja tutkimuskalojen ekologiaa

2.3.1 Tutkimusalue

Pohjois-Lapissa Enontekiön kunnan alueelta alkava Tornio-Muoniojoki laskee lopulta Itämereen. Vesistöissä on useita hitaasti virtaavia jokijärviä, jotka ovat puurajan yläpuolella olevia kirkasvetisiä ja vähäravinteisia oligotrofisia järviä. Sekä Lätäsenossa ja Könkämäenossa on koskia, jotka voivat mahdollisesti hidastaa muun muassa kiisken leviämistä, koska se viihtyy hitaasti virtaavissa vesissä (Ogle 1998). Subarktisella alueella sijaitsevilla järvissä on vain vähän kalalajeja lyhyen jäättömän kauden ja kylmän vedenlämpötilan takia, tällaisiin olosuhteisiin eivät kaikki lajit ole pystyneet sopeutumaan. Kuitenkin erityisesti kirkasvetisissä, viileissä ja hapekkaissa vesissä viihtyvät lohikalat ovat hyvin sopeutuneet elämään subarktisisissa olosuhteissa (Klemetsen ym. 2003). Näitä

lohikalalajeja ovat muun muassa siika, nieriä ja taimen. Tornio-Muoniojoki on Suomen suurin säännöstelemätön jokivesistö. Säännöstelemätöntä vesistöä pitkin uudet lajit pääsevät hyvin leviämään pohjoisemmaksi ilmaston lämmitessä.

2.3.2 Pohjasiika

Suomessa lohikaloihin kuuluvasta ja taloudellisesti merkittävästä lajista siiasta, on olemassa eri muotoja, joista yksi on Pohjois-Suomessa esiintyvä pohjasiika. Muodot eroavat toisistaan muun muassa morfologian, ravinnon käytön ja elinpaikkojen osalta (Koli 1990). Eri siikamuodot voidaan erottaa toisistaan ensimmäisen kiduskaaren siivilähampaiden lukumäärän perusteella, joiden määrä riippuu siikamuodon ravinnonkäytöstä ja -koosta (Kahilainen ym. 2003, Amundsen ym. 2004, Kahilainen ym. 2011). Siivilähampaiden lukumäärä korreloi yhdessä ravinnonkäytön ja ravintokohteiden koon suhteen, sillä harvasiivilähampaiset ovat benthivoreja ja tiheäsiivilähampaiset planktivoreja. Pohjois-Suomessa tavattavalla pohjasiialla siivilähampaita on keskimäärin 24-28 kappaletta (Kahilainen ym. 2011). Siikoja esiintyy Euroopassa, Länsi-Venäjällä ja Suomessakin koko maassa. Osa siikamuodoista on Suomessa uhanalaisia tai silmällä pidettäviä, mutta Pohjois-Suomessa esiintyvä pohjasiika on elinvoimainen (Rassi ym. 2010, Ahonen 2012).

Pohjasiikat käyttävät subarktisisissa järvissä elinpaikkanaan litoraali eli rantavyöhykettä, mutta myös pelagiaalivyöhykettä, jos muita siikamuotoja ei esiinny järvessä (Kahilainen ym. 2004, Amundsen ym. 2004, Harrod ym. 2010). Ne viihtyvät viileissä ja hapekkaissa vesissä. Nuoret ja pienemmät siikat käyttävät ravintonaan pääasiallisesti eläinplanktonia ja kasvettuaan ne siirtyvät käyttämään suurempia pohjaeläimiä (Tolonen 1998, Tolonen ym. 1999). Järvien jääpeitteen aikana siikat käyttävät pääasiallisesti ravintonaan surviaissääsken toukkia ja niiden ravinnonkäyttö vähenee talven aikana kesään verrattuna (Hayden ym. 2013a). Kesäisin pohjasiikat käyttävät ravintona myös nilviäisiä, surviaissääsken toukkia, pohjanpinnalla ja pelagiaalissa elävää eläinplanktonia. Siioilla tavataan myös kannibalismia eli niiden on havaittu käyttävän ravinnokseen oman lajinsa mätiä ja poikasia (Adams & Tippet 1991).

Nopeinta kasvu kaloilla on kesällä lämpimänä ajanjaksona, jolloin myös ravintoa on hyvin tarjolla ja talvella kaloilla kasvu pysähtyy lähes kokonaan (Raitaniemi ym. 2000). Siikat kasvavat hitaasti subarktisisissa järvissä, lyhyen lämpimän jakson takia, mutta ne voivat elää jopa 38-vuotiaaksi (Kimmo Kahilainen suull. tied. 4.2.2013). Kalastettavien siikojen normaali koko siioilla on noin 30-35 cm ja painoltaan ne ovat 0,3-1,5 kg, mutta siikojen koko on

riippuvainen järvestä ja sen sijainnista (Koli 1990). Subarktisisissa järvissä pohjasiiat eivät aina kasva näinkään isoiksi, sillä lämpötilan lisäksi kasvua rajoittava tekijä on myös pohjasiikapopulaation tiheys (Amundsen ym. 2002). Siikojen on havaittu kääpiöityvän järvissä, joissa siikakanta on tiheä. Pohjasiikojen lisääntymisajanjakso sijoittuu syksyyn lokamarraskuulle, ja ne kutevat joko järvissä tai nousevat jokiin kutemaan.

2.3.3 Kiiski

Ahvenkaloihin kuuluva kiiski ei ole kovinkaan vaativa elinpaikkojensa osalta ja se sopeutuu hyvin erilaisille elinpaikoille. Parhaiten ne kuitenkin viihtyvät pehmeän pohjan lähellä, rehevöityneissä järvissä ja hitaasti virtaavissa vesissä (Ogle 1998). Kiiskiä on havaittu järvien lisäksi myös murtovesissä (Vetamaa & Saat 1996). Vedenlämpötilalle kiisket eivät ole erityisen herkkiä vaan ne tulevat toimeen kylmissä ja lämpimissä vesissä, mutta parhaiten niiden on todettu kasvavan 15-18 °C lämpötilassa (Hölker & Thiel 1998, Henson & Newman 2000). Luontaisesti kiiskeä esiintyy suurimmassa osassa Keski- ja Pohjois-Eurooppaa (Winfield ym. 1998). Euroopan lisäksi kiiskien esiintymisalueita on Siperiassa ja Pohjois-Amerikassa, näille alueille kiiski on levinnyt vahingossa ihmistoiminnan seurauksena. Kiiskeä ei luontaisesti esiinny Brittein saarten pohjoisosissa eikä osissa Etelä- ja Pohjois-Euroopan alueita. Kiisken on havaittu levinneen uusille elinpaikoille viimeisen 30 vuoden aikana, joko ihmistoiminnan vaikutuksesta tai luontaisesti vesistöjä pitkin.

Yöaktiivisina kiisket siirtyvät hämärän aikana järvien syvemmistä osista rantavyöhykkeelle syömään pohjaeläimiä (Koli 1990). Pääasiallisena ravintona kiiski käyttää pohjaeläimistä surviaissääskentoukkia, mutta myös pohjanpinnalla elävää eläinplanktonia ja muiden kalojen mätiä, joista erityisesti siian mäti on kiiskien suosimaa (Adams & Tippet 1991, Rösch & Schmid 1996, Kangur & Kangur 1996, Selgeby 1998).

Kiisket ovat lisääntymiskykyisiä jo hyvin nuorena (1-2 vuotiaana) ja hyvissä olosuhteissa kiisket saattavat kutea useamman kerran vuodessa (Ogle 1998). Normaalisti kiisken kutu sijoittuu alkukevästä heinäkuulle. Kutu tapahtuu järvissä noin kolmen metrin syvyydessä ja veden täytyy olla riittävän lämmintä (9-21 °C), jotta kutu onnistuisi ja kiisken poikaset voisivat kasvaa (Ogle 1998, Saat & Veersalu 1996). Uusille elinpaikoille levinneiden kiiskien on todettu olevan lisääntymiskykyisiä jo yhden vuoden ikäisinä (Lorenzoni ym. 2009). Kiisket eivät ole kovinkaan pitkäikäisiä vaan normaalisti ne elävät keskimäärin 7-11 vuotiaiksi ja ovat alle 20 cm pitkiä painaen yleensä alle 100 grammaa (Ogle 1998). Suomen

vanhimmaksi määritetty kiiski oli 16 vuotta ja painoltaan suurin kiiski on ollut 285 grammaa (Raitaniemi ym. 2000, Ennätyskalalautakunta 2013).

3 TUTKIMUKSEN TAVOITTEET JA HYPOTEESEIT

Oletettavaa on, että ilmaston muutoksen seurauksena tapahtuvan lämpötilan kasvun takia eteläisemmät lämpimämpään veteen sopeutuneet lajit voivat levitä pohjoisemmaksi joki- ja järviverkostojen pitkin ja arktisten alueiden kylmään veteen sopeutuneiden kalalajien elinpaikat vähenevät (ACIA 2004). Tämän tutkimuksen ensimmäisenä (1) tavoitteena on selvittää onko tulokaslaji kiiskellä vaikutusta alkuperäislaji pohjasiian elinpaikkoihin ja ravinnonkäyttöön subarktisisissa järvissä. Esimerkiksi Virossa kiiskien on havaittu olevan yksi eniten pohjaeläinfaunaan vaikuttavista lajeista, joten on hyvin mahdollista että se vaikuttaisi myös pohjasiikakantoihin ravinnonsaannin kautta (Kangur & Kangur 1996).

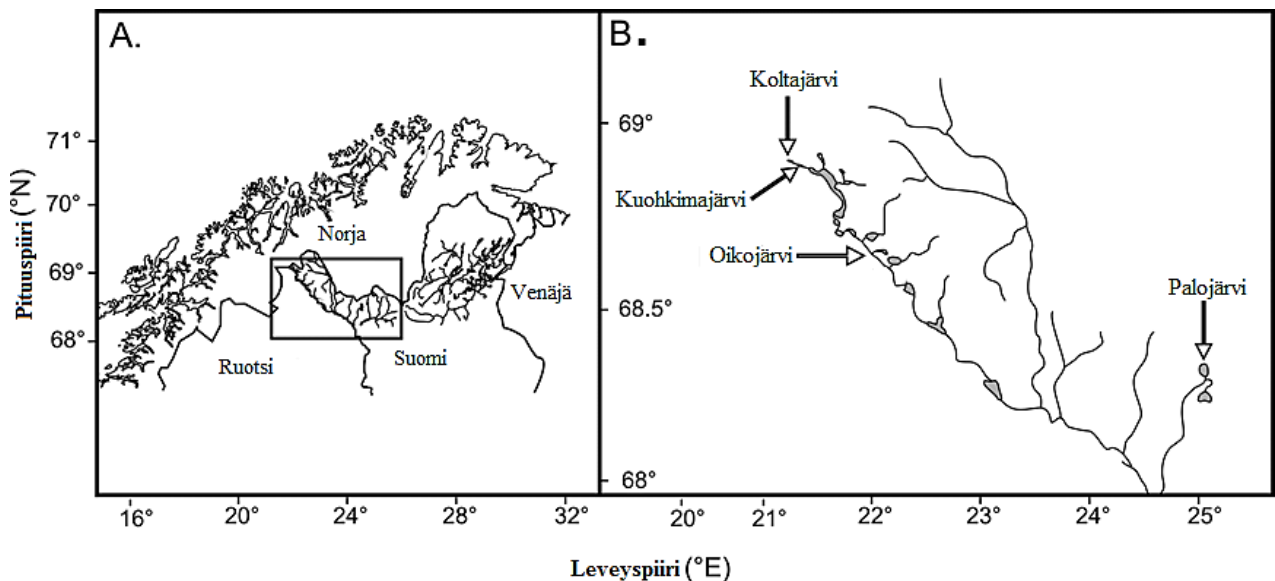
Tutkimuksen toisena (2) tavoitteena on saada viitteitä siitä miten kiiski vaikuttaa pohjasiian kasvuun ja suhteelliseen kannantiheyteen. Siikakannan ollessa hyvin tiheä niiden kasvu hidastuu (Amundsen ym. 2002). Kiiskellä voi mahdollisesti olla vaikutusta pohjasiikapopulaatioihin ja kasvuun, koska kiiskan on havaittu käyttävän ravintonaan siikojen mätää ja myös samanlaisia ravintokohteita siikojen kanssa. Edelliset tutkimukset ovat ristiriitaisia siitä, miten kiiski vaikuttaa siikapopulaatioihin. Adams & Maitlandin (1998) mukaan kiiskan ei ole havaittu ainakaan heti vaikuttavan siikapopulaatioon mädin syönnin kautta, mutta Rösch & Schmidin (1996) mukaan arveltavaa on että kiiski vaikuttaa litoraalivyöhykkeellä kutevien siikojen populaatiotiheyksiin.

Kolmantena (3) tavoitteena tutkimuksella on selvittää onko kiiskipopulaatioiden runsaudella eroa järvien välillä. Oletettavaa on että Palojärvässä, joka on eteläisin tutkimusjärvi Tornio-Muoniojoki vesistössä, kiisket ovat vaikuttaneet pidempään, ja näin ollen kiiskipopulaatio voisi olla Palojärvässä suurempi kuin Oikojärvässä joka on pohjoisin tutkimusjärvi, jossa esiintyy kiiskiä. Kiiskien on havaittu leviävän uusille elinalueille 1980-luvulta asti pohjoisella pallonpuoliskolla (Rösch & Schmid 1996, Winfield ym. 1996, Kangur & Kangur 1996, Selgeby 1998, Lorenzoni ym. 2007). Näissä järvissä kiiskien on todettu selviävän hyvin ja lisääntyneen nopeasti. Siitä miten luontaisesti levinneet kiiskipopulaatiot vaikuttavat alkuperäislajeihin ajan kuluessa ei ole juurikaan tietoa.

4 AINEISTO JA MENETELMÄT

4.1 Aineiston keruu

Tutkimuksessa käytetyt järvet sijaitsivat Pohjois-Lapissa Enontekiön kunnan alueella (kuva 2). Tutkimusjärvet Kolta-, Oiko-, Kuohkima-, ja Palojärvi sijaitsivat subarktisella ilmastovyöhykkeellä. Kolta- ja Kuohkimajärvessä tiheyden perusteella pääkalalajina esiintyy pohjasiika, eikä lainkaan kiiskeä, joten nämä järvet toimivat luonnontilaisina oligotrofisina ja kirkasvetisinä kontrollijärvinä. Oiko- ja Palojärvessä esiintyy pohjasiian lisäksi tulokaslaji kiiskeä. Männyn metsäraja jää näiden järvien leveyspiirien alapuolelle, tutkimusjärvistä Palojärvi sijaitsee lähinnä metsärajaa. Järvet sijaitsivat koivumetsävyöhykkeellä noin 125 km etäisyydellä toisistaan Tornio-Muoniojoen vesistössä. Kuohkima- ja Koltajärvi ovat suorassa vesiyhteydessä toisiinsa pienen puron välityksellä. Kaikissa järvissä on jääpeite talvella noin 6-7 kuukautta, kalalajeja, rantakasvillisuutta ja veden päällistä kasvillisuutta on vain vähän ja pintaveden maksimilämpötila on yleensä alle 20 °C.



Kuva 2. Tutkimusjärvien sijainti Pohjois-Lapissa (A.) ja Muonio-Torniojoki vesistöalueen latvoilla (B.) (Hayden ym. 2013b).

Tunturijärvien välillä voi olla suuriakin eroja, esimerkiksi veden humuspitoisuuksissa, riippuen järven sijainnista ja koosta. Tutkimusjärvet poikkesivat toisistaan kalalaji lukumäärien, järvien koon ja keskisyvyyksien osalta (taulukko 1). Kaikissa muissa järvissä paitsi Palojärvessä pääkalalajina oli pohjasiika. Palojärven pääkalalaji oli kiiski.

Taulukko 1. Tutkimusjärvien sijainti, koko, syvyydet ja kalasto (* tietoja ei saatavilla). Kalalajit on esitetty kirjaimin; a, hauki; b, pohjasiika; c, made; d, muttu; e, harjus; f, kirjoeväsimppu; g, kiiski; h, särki; i, ahven; j, taimen; k, muikku.

	Koltajärvi	Kuohkimajärvi	Oikojärvi	Palojärvi
Sijainti	69°03'P 20°30'I	69°03'P 20°33'I	68°50'P 21°13'I	68°34'P 23°21'I
Pääkalalaji	Pohjasiika	Pohjasiika	Pohjasiika	Kiiski
Pinta-ala (km ²)	1,3	0,3	1,2	3,5
Korkeus merenpinnasta (m)	491,0	488,6	448,3	346,0
Suurin syvyys (m)	3	10	10	2
Keskisyvyys (m)	1,1	2,6	3,1	0,8
Näkösyvyys (m)	3	4,5	2,5	2
Kompensaatioisyvyys (m)	>3	8	5	>2
Kokonaisfosfori (µg/l)	*	*	7	21
Kokonaistyyppi (µg/l)	*	*	215	470
Kalalajit	a, b, c, d	a,b,c,d,e,f	a,b,c,d,e,g,h	a,b,c,f,g,h,i,j,k

Oiko- ja Koltajärven aineistot pyydettiin kalojen kasvukauden lopussa elo- ja syyskuussa 2011. Kuohkimajärven kala-aineisto pyydettiin elokuussa 2010 ja Palojärven aineisto on pyydetty elokuussa 2009. Kalat pyydettiin koeverkoilla, joiden solmuvälit olivat: 12, 15, 20, 25, 30, 35, 45, 60 mm, sekä yksi NORDIC-yleiskatsausverkko. Yhdessä koeverkkosarjassa oli yhdeksän 30 metriä pitkiä ja 1,5–1,8 metriä korkeita verkkoja ja verkot oli solmittu sarjaan satunnaisessa järjestyksessä. Yhdellä pyyntikerralla järvessä oli yhtä aikaa kolme koeverkkosarjaa, jotka pyrittiin asettamaan kaikille kalojen elinpaikoille; litoraaliin (0-5 m), profundaaliin (0-5 m) ja pelagiaaliin (5-10m) Kalastussyvyys varmistettiin kaikuluotaimen avulla.

4.2 Tutkimusjärvet ja näytekalojen pyynti

Koltajärvi on pitkä, mutta matala järvi ja sen syvin kohta on noin 3,5 metriä (taulukko 1). Auringonsäteily vaikuttaa järven pohjaan asti, sillä suhteellinen valo kolmen metrin syvyydessä on 7,3 prosenttia (>1 %) ilman valosta, joten tässä järvessä kaikki alueet kuuluvat litoraalivyöhykkeeseen. Järvi on bifurkaatiojärvi eli järven vedet laskevat kahteen suuntaan. Vedet laskevat, sekä Könkämäenon ja Tornio-Muoniojoen kautta Itämereen että Norjan puolelle Jäämeren Yykeijanvuonoon.

Koeverkkosarjat asetettiin satunnaisesti eripuolelle järveä. Koekalastus järjestettiin Koltajärvellä kaksi kertaa eli yhteensä tehtiin kuusi yksikkösaaliskertaa. Verkot olivat yöllä pyynnissä 11-13,3 tuntia. Yhteensä koekalastuksilla saatiin 150 kalaa. Saaduista kaloista 134

oli pohjasiikoja, 14 haukea (*Esox lucius* L.), yksi made (*Lota lota* (L.)) ja yksi mutua (*Phoxinus phoxinus* (L.)). Yksikkösaalimittauksen jälkeen valittiin näytteiksi pituusjakaumaa edustavat 80 pohjasiikaa.

Koltajärven ja Suomen puolella sijaitsevan Kuohkimajärven välillä on noin 25 metriä pitkä puro, joten kaloilla on suora siirtymäyhteys järvien välillä. Kuohkimajärvi on pinta-alaltaan tutkimusjärvistä pienin (0,3 km²) mutta järvestä sijaitsee myös 10 metrin syvyisiä kohtia, joita ei ollut Kolta- tai Palojärvestä. Suhteellinen valo oli yli yhden prosentin seitsemään metriin asti, joten syvimmat (>8m) alueet tästä järvestä kuuluvat profundaalivyöhykkeeseen (taulukko 1). Koeverkkokalastukset voitiin järjestää kaikilla kalojen elinpaikoilla. Kuohkimajärven vedet laskevat lopulta Itämereen Muonio-Torniojoen kautta.

Kuohkimajärvestä tehtiin yhteensä neljä yksikkösaaliskertaa ja verkot olivat pyynnissä noin 11–13 tuntia. Koeverkkokalastuksella saatiin yhteensä 206 pohjasiikaa, 12 haukea, yhdeksän mutua, kaksi kirjoeväsimmä (*Cottus poecilopus* (Heck.)) ja kaksi harjusta (*Thymallus thymallus* (L.)). Näytteiksi pohjasiioista otettiin 119 kalan otos. Lisäksi koeverkkokalastuksen järvestä saatiin myös mateita.

Oikojärvi on lajistoltaan Kolta- ja Kuohkimajärveä monipuolisempi. Valuma-alueella sijaitsevilta soilta tulee järveen humusta, joka värjää veden tummaksi. Tämä vaikuttaa järven perustuotantoon lisäävästi muun muassa sitomalla ravinteita veteen ja humus sisältää myös fosforia ja typpeä (Särkkä 1996). Toisaalta lisääntyneen humuksen vaikutuksesta tummunut vesi estää auringon säteilyn pääsyn pohjaan asti ja tämän takia humus voi myös vähentää perustuotantoa järvestä. Oikojärvestä kokonaisfosforin ja -typen määrät olivat normaalin oligotrofisen järven tasolla (taulukko 1). Oikojärvestä yhden prosentin valotaso on noin viidessä metrissä, jonka takia tästä syvemmät alueet kuuluvat profundaalivyöhykkeeseen.

Oikojärvestä koekalastus tehtiin kolmena yönä ja pyydykset olivat järvestä 12–14 tuntia. Koekalastuksia tehtiin yhdeksän yksikkösaaliskerran verran. Jokaisella kerralla verkot asetettiin pyyntiin satunnaisesti eri paikkoihin, mutta kuitenkin yksi koeverkkosarja yhdelle erilaiselle elinpaikalle. Yhteensä kaloja saatiin 935 kappaletta, joista 735 oli pohjasiikoja, lisäksi saatiin 173 kiiskeä, 17 haukea, viisi mutua, kolme harjusta, yksi made ja yksi särki (*Rutilus rutilus* (L.)). Pohjasiioista otettiin 150 kalan ja kiiskistä 171 kalan otos myöhempää näytteenottoa varten.

Sijainniltaan eteläisin tutkimusjärvistä oli Palojärvi, joka muista tutkimusjärvistä poiketen ei ollut oligotrofisen vaan mesotrofisen eli keskiravinteikas järvi. Järvi on tutkimusjärvistä pinta-alaltaan suurin, mutta keskisyvyydeltään se oli matalin vain 0,8 metriä. Koltajärven

tapaan koko järvi kuuluu litoraalivyöhykkeeseen, koska suhteellinen valo on järven syvimmissä kohdassa 9,1 prosenttia.

Palojärnessä kokonaisfosforin määrä vedessä voi myös vaihdella päivän mukaan, koska kovempien tuulien ja järven mataluuden takia aallokko voi vapauttaa järvenpohjasta veteen lisää fosforia (taulukko 1). Pohjassa olevan fosforin määrää ei tiedetä. Aikaisemmin järveen on laskettu jätevesiä, joten sedimentissä voi olla runsaasti lisää fosforia (Kimmo Kahilainen suull. tied. 8.10.2012). Tämä voi vaikuttaa järven perustuotantoon lisäävästi.

Palojärnessä koeverkkosarjat olivat pyynnissä 10–12 tuntia ja yksikkösaaliskertoja tehtiin 12 kappaletta. Kokonaisuudessa Palojärven koeverkkokalastuksella saatiin yhteensä 898 kalaa, joista 79 pohjasiikaa, 565 oli kiiskeä, 15 haukea, kolme madetta, viisi särkeä, 183 muikkua (*Coregonus albula* (L.)) ja 48 ahventa (*Perca fluviatilis* (L.)). Pohjasiioista otettiin 75 kalan otos ja kiiskistä 155 kappaleen otos näytteiden ottoa varten.

4.3 Näytekalojen käsittely, mittaukset ja iänmääritys

Kaikkien pyydettyjen kalojen kokonaispituus mitattiin kuonon kärjestä yhteen puristetun pyrstöeväruotojen kärkeen yhden millimetrin tarkkuudella ja tuorepaino punnittiin 0,1 gramman tarkkuudella, jonka jälkeen pakastimeen otettiin saaliin pituusjakaumaa vastaava otos myöhempää näytteenottoa varten. Kalat laitettiin pusseihin, joissa oli tiedot, mistä järvestä, minä päivänä, mistä verkosta ja solmuvälistä kalat oli pyydetty.

Näytekalat mitattiin ja punnittiin uudestaan sulatuksen jälkeen ja jokaiselle kalalle annettiin yksilökoodi. Yksikkösaalis (CPUE) määritettiin kuinka monta siikaa/kiiskeä saatiin verkkosarjaa kohti tunnissa jokaisella pyyntikerralla. Näytekalosta otettiin sagitta-otoliitti ja suomunäyte, joiden perusteella myöhemmin määritettiin kalan ikä. Kaloista määritettiin sukupuoli asteikolla 1-3 (1=naaras, 2=koiras, 3=juveniili) ja sukukypsyys Nikolskyn (1963) asteikolla 1-6 (1=ei sukukypsä, 6=aikaisemmin kutenut). Sukupuolelle ja -kypsyydelle annettiin oma arvo asteikolta gonadien muodon, koon ja värityksen mukaan.

Mahan täyteisyyttä määritettiin pistemenetelmällä asteikolla 0-10 (0=tyhjä maha, 10=venynyt täysi maha), jossa kunkin ravintokohteen osuus arvioitiin silmämääräisesti (Hynes 1950). Näytekalojen käyttämät ravintokohteet määritettiin suku- tai lahkotasolle ja sulamattomien hernesimpukoiden, liejukotiloiden, kierrekotiloiden, vesikirppujen ja hankajalkaisten pituudet mitattiin mikroskoopilla (suurennos 10- tai 40-kertainen).

Pohjasiikojen ikä määritettiin sekä suomuprässien että paahdettujen ja katkaistujen otoliittien avulla. Mikrofilminlukulaitteen avulla suomuprässeistä laskettiin vuosirenkaat ja määritettiin kalan ikä. Preparointimikroskoopin avulla paahdetuista ja katkaistuista otoliiteista näkyvät hyaliini- ja opaakkikerrosten rajapinnat muuta otoliittia selvemmin, josta voidaan määrittää kalan ikä (Raitaniemi ym. 2000). Kalojen iät määritettiin molemmista luutumista. Tulokset-osiossa esitetyt tulokset perustuvat paahdetuista otoliiteista määritettyyn ikään. Koska kalat on pyydetty uuden kasvukauden lopulla, lisättiin ikään kesän aikana tapahtunut kasvu +-merkillä.

4.4 Kalojen ravinnon saatavuus järvissä

Kaloille tarjolla olevat ravintokohteet järvissä määritettiin Ekman-noutimen avulla pyydyistä pohjaeläinnäytteistä. Kolta-, Kuohkima- ja Oikojärven näytteet kerättiin Ekmanilla, jonka pinta-ala oli 234,09 cm². Palojärven näytteenotin oli pinta-alaltaan suurempi 272,3 cm². Pohjaeläinlinjat pyrittiin ottamaan 1, 2, 3, 5 ja 10 metrin syvyydestä aloittaen ensin syvimmästä kohdasta ja jatkaen näytteidenottoa suorassa linjassa rantaa kohti. Jokaisesta syvyydestä otettiin kolme rinnakkaista näytettä.

Kolta- ja Palojärven pohjaeläinnäytteet otettiin vain litoraalivyöhykkeeltä järvien mataluuden takia. Toisista järvistä poiketen Palojärvestä on otettu näytteet 1,5 ja 1 metrin syvyydestä johtuen järven mataluudesta. Pohja-aines oli pääasiassa orgaanista ainesta, hiekkaa tai mutaa kaikissa järvissä. Alle viidestä metrissä pohja-aineksessa oli myös paljon kasvillisuutta (mm. siimapalpakkoa ja sammalta) ja yli viiden metrin syvyydessä pohja-aines oli suurimmalta osaltaan hajoavaa orgaanista ainesta ja pohjasedimenttiä.

Näytteet seulottiin muovipurkkeihin solmuväliltään 0,5 mm seulan läpi ja näytteet säilytettiin vedessä. Kolta- Oiko- ja Palojärvessä pohjaeläimet poimittiin ja tunnistettiin välittömästi, mutta Kuohkimajärven näytteet pakastettiin ennen tunnistamista. Pohjaeläimet tunnistettiin suku- tai lahkotasolle ja niiden kappalemäärät laskettiin ja yhteispaino punnittiin 0,1 mg tarkkuudella. Palojärven kenttätöiden tukikohdassa ei ollut mahdollisuutta pohjaeläinten punnitukseen. Vesikirppujen, hankajalkaisten, hernesimpukoiden ja liejukotiloiden pituudet mitattiin mikroskoopin avulla, mittauksissa käytetty suurennos oli 10- tai 40-kertainen.

4.5 Tilastollinen käsittely

Aineistoja käsiteltiin Microsoft Excelin, IBM SPSS statistics (versio 19) ja GraphPad Prism:n ohjelmistojen avulla. Microsoft Excel tiedostoihin tallennettiin kaikki tiedot järvistä. Näiden tietojen avulla tehtiin tarvittavat tilastolliset testit, joiden perusteella voitiin arvioida pohjasiian ja kiisken ekolokeroiden päällekkäisyyttä ja sitä poikkeako kiisken ja pohjasiian ravinnonkäyttö ja elinpaikat toisistaan. Yksikkösaalistietojen perusteella laskettiin kuinka monta pohjasiikaa tai kiiskeä saatiin verkkosarjaa kohti tunnissa. Runsaussuhteita testattiin pohjasiioilla varianssianalyysillä (ANOVA) ja kiiskillä t-testillä.

Pohjaeläinnäytteille laskettiin jokaiselle määritetylle lajille niiden tiheys ja biomassa neliömetrillä litoraali- ja profundaalivyöhykkeellä. Pohjaeläintiheydet ja –biomassat neliömetrille saatiin kertomalla näytteissä olleiden eläimien määrä tai massa kertoimella 42,7 (Kolta-, Kuohkima- ja Oikojärvessä) tai 36,7 (Palojärvessä). Litoraalivyöhykkeen pohjaeläinnäytteet olivat 1, 2 ja 3 metrin syvyydestä otetut näytteet (valaistuksen ja vedenlaadun takia) ja profundaalivyöhykkeen näytteet olivat 5 ja 10 metristä otetut pohjaeläinnäytteet. Pohjaeläinkestitiheyksiä ja –biomassoja vertailtiin järvien välillä tilastollisesti ei-parametrisellä Kruskal-Wallis testillä.

Kaikki pohjasiika- ja kiiskiaineistot lajiteltiin pituusluokkiin (pohjasiiat viiden ja kiisket kahden senttimetrin välein) ja ikäryhmiin. Tutkimusjärvien pohjasiioille ja kiiskille laskettiin järviokohtaiset keskipituudet ja ikäryhmien keskipituudet. Pohjasiikojen keskipituuksia testattiin Kruskal-Wallis varianssianalyysillä, jotta saataisiin selville onko pohjasiikojen kasvussa eroa järvien välillä. Järvien parittainen vertailu tehtiin Mann-Whitneyn testin avulla. Ei parametrisiä testejä käytettiin silloin kun aineisto ei ollut normaalisti jakautunut ja varianssit eivät olleet yhtäsuuret. Samaa asiaa testattiin kiiskillä t-testillä, jos aineisto oli normaalisti jakautunut. Ikäryhmien keskipituuksia järvien välillä testattiin kiiskillä t-testillä ja pohjasiioilla varianssianalyysillä.

Sukukypsyyden saavuttamisajankohdan selvittämiseksi pohjasiiat jaettiin järvissä viiden senttimetrin pituusluokkiin ja kiisket kahden senttimetrin pituusluokkiin, jotta saataisiin selville minkä pituisina nämä lajit saavuttavat sukukypsyyden tutkimusjärvissä. Populaation katsotaan saavuttaneen sukukypsyyden, kun pituusluokan yksilöistä 50 % on sukukypsiä. Lisäksi laskettiin logit-regression avulla tarkka sukukypsyyden saavuttamispituus ja –ikä molemmille lajeille.

Fultonin kuntokerroimen avulla määritettiin kaikille kaloille niiden kuntoisuus, joka kertoi miten hyvä- tai huonokuntoisia kalat järvessä ovat. Jokaiselle näytekalalle laskettiin oma kuntokerroin (Bagenal & Tesch 1978):

$$K = \left(\frac{W}{L^3} \right) * 100 \quad (1)$$

missä:

K = kuntokerroin
 W = kalan paino (g)
 L = kalan pituus (cm)

Kalat ovat hyväkuntoisia, jos kerroin on yli yksi ja heikkokuntoisia, jos kerroin antaa arvoksi alle yksi. Kuten keskipituuksia myös pohjasiikojen kuntoa vertailtiin keskikuntokertoimilla järvien välillä Kruskal-Wallisilla ja järvien parittainen vertailu tehtiin Mann-Whitney U:lla. Kiiski aineistot testattiin järvien välillä t-testillä. Pohjasiikojen ja kiiskien ikäryhmien keskikuntokertoimia vertailtiin järvissä varianssianalyysillä tai Kruskal-Wallis ja Mann-Whitneyn testillä riippuen siitä olivatko aineistot normaalisti jakautuneita vai ei. Samoilla testeillä testattiin myös keski-ikää järvissä, sekä kiiskillä että pohjasiioilla.

Järvien välisiä eroja selvitettiin myös epälineaarilla regressioanalyysillä; kalojen pituus-painosuhteella, joka kertoo järvi- ja lajikohtaisesti kalojen kasvun nopeudesta ja sen hidastumisajankohdasta (LeCren 1951):

$$W = a * L^b \quad (2)$$

missä:

W = kalan paino (g)
 L = kalan kokonaispituus (cm)
 a ja b = ovat vakioita

Näytekalojen avulla selvitettyjen ikäryhmien keskipituuksien perusteella voidaan määrittellä puuttuvien ikäryhmien keskipituuksia ja näin kuvailla järven kalakannan kasvunopeutta ja maksimipituutta, kun ratkaistiin von Bertalanffyn kasvuyhtälö epälineaarilla kasvuyhtälöllä (von Bertalanffy 1938):

$$Lt = L_{\infty}(1 - e^{-K(t-t_0)}) \quad (3)$$

missä:

L_t = ikäryhmän keskipituus (cm)

L_{∞} = populaation asymptoottinen keskipituus (cm)

K = Brodyn kasvuvakio

t = kalojen ikäryhmä, t

t_0 = hypoteettinen ikä, jolloin kalojen pituus on nolla (cm)

Kiiskille ja pohjasiiioille laskettiin Schoenerin indeksi kuvaamaan ravintokohteiden samankaltaisuutta ja elinpaikkojen päällekkäisyyttä (Schoener 1970):

$$\alpha = 1 - 0,5 \left(\sum_{i=1}^n |P_{xi} - P_{yi}| \right) \quad (4)$$

missä:

α = Schoenerin indeksi

P_{xi} = ravintokohteen i osuus populaatio x:n ravinnossa

P_{yi} = ravintokohteen i osuus populaatio y:n ravinnossa

n = ravintokohteiden lukumäärä

Schoenerin indeksi antaa arvoja 0-1 välillä (1= täysin samanlainen ja 0= täysin erilainen ravinto/elinpaikka), joista arvoja $\geq 0,6$ pidettiin biologisesti merkitsevinä (Wallace 1981). Tyhjien vatsalaukkujen osuudet laskettiin kaikille pohjasiiioilla ja kiiskille tutkimusjärvissä, tällä voitiin arvioida lajien aktiivisuutta. Pohjasiiikojen vatsalaukkujen keskimääräiset täyteisyydet laskettiin myös ja testattiin Kruskal-Wallisian varianssianalyysillä kaikkien järvien välillä ja järvien parittainen testaaminen tehtiin Mann-Whitney U:lla. Myös kiiskien vatsalaukkujen keskimääräinen täyteisyys testattiin Mann-Whitney U:lla.

Levinsin indeksillä pystyttiin vertailemaan kiiskien ja pohjasiiikojen ravintoekolokeroiden kokoa eli pystyttiin arvioimaan näiden kahden kalalajin ekolokeroiden päällekkäisyyttä (Levins 1968):

$$B = \frac{1}{\sum_{j=1}^n (p_j^2)} \quad (5)$$

missä:

B = Levinsin indeksi

p_j = ravintokohteen j esiintymien osuus ravinnossa

n = ravintokohteiden lukumäärä

Mitä monipuolisempaa ravinto on ollut, sitä suuremman arvon indeksi antaa B-arvoille. Levinsin indeksin antamat arvot suurenevat suhteessa otoskokoon, joten ravintoekolokeron koko riippuu ravintokohteiden määrästä järvessä. Standardoidussa indeksissä suurin mahdollinen ravintoekolokeron koko on yksi. Tämän arvon indeksi antaa, kun populaatio käyttää kaikkia mahdollisia ravintokohteita saman verran (Poole 1981). Indeksien antamat B-arvot myös standardoitiin arvovälille 0-1:

$$B_{\text{stand}} = \frac{B-1}{n-1} \quad (6)$$

missä:

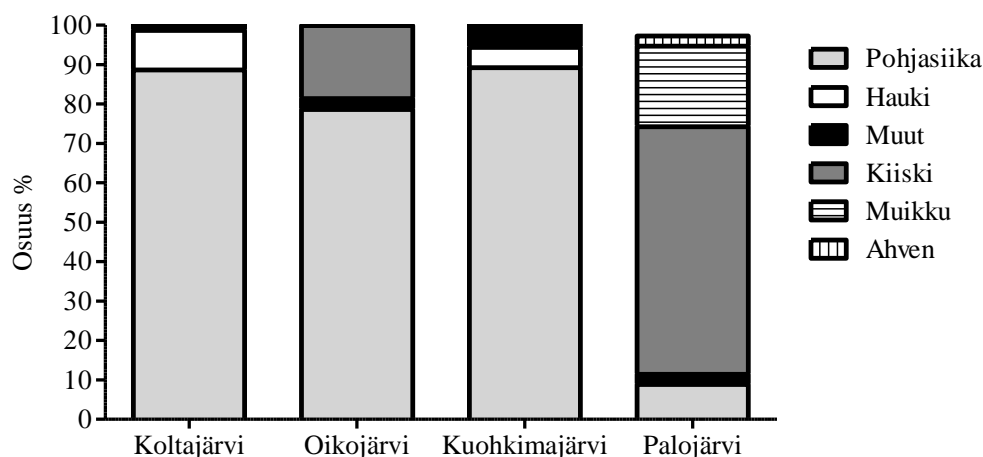
B_{stand} = standardoitu Levinsin indeksi
 B = Levinsin indeksi
 n = ravintokohteiden lukumäärä

Pohjasiikojen ja kiiskien mitattujen ravintokohteiden keskipituuksia vertailtiin, sekä pituusluokkien että lajien välillä varianssianalyysillä, Kruskal-Wallis varianssianalyysillä ja t-testeillä riippuen siitä miten aineistot olivat jakautuneet. Lajikohtaisella pituusluokkien välisellä vertailulla pyrittiin selvittämään kasvaako ravintokohteen pituus kalan koon kasvaessa. Pohjasiian ja kiisken ravintokohteiden pituuksia vertailtaessa haluttiin selvittää käyttävätkö nämä lajit keskenään samanpituisia ravintokohteita.

5 TULOKSET

5.1 Kalojen suhteelliset runsaudet, elinpaikat ja yksikkösaaliit

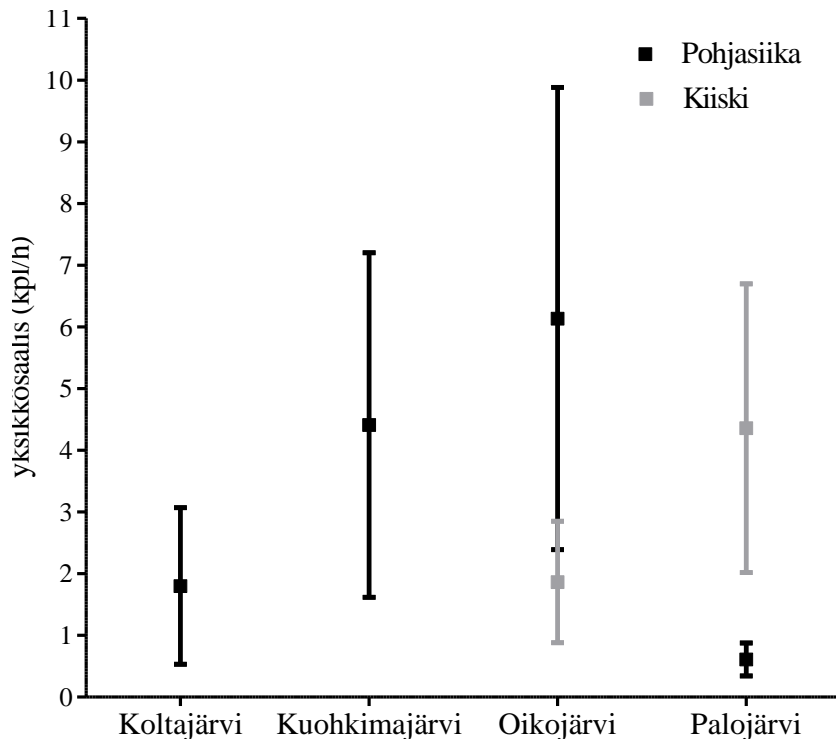
Pohjasiika oli runsaslukuisin kalalaji Kolta-, Kuohkima- ja Oikojärvessä (kuva 3). Koekalastuksien perusteella Palojärvessä pohjasiika oli vasta kolmanneksi yleisin kalalaji kiisken ja muikun jälkeen. Palojärvessä kiiski oli yleisin kalalaji ja Oikojärvessä se oli toiseksi yleisin. Petokaloista haukia ja mateita esiintyi kaikissa järvissä. Muita lajeja, joita esiintyi osassa tai kaikissa järvissä, olivat muttu, made, harjus, särki ja kirjoeväsimppu. Näiden lajien osuus vaihteli järvissä 0,1 – 3,9 % välillä (liite 1).



Kuva 3. Kalalajien osuudet tutkimusjärvissä esitetty kappalemääräisen yksikkösaaliin perusteella.

Yksikkösaalistietojen perusteella pohjasiikojä oli runsaimmin Oikojärvessä, josta saatiin keskimäärin 6,1 pohjasiikaa tunnissa (kuva 4). Vähiten pohjasiikojä oli Palojärvessä, josta yksikkösaaliin mukaan saatiin 0,6 pohjasiikaa tunnissa. Palojärvessä oli puolestaan eniten kiiskiä (4,4 kpl/h). Oikojärvessä kiiskiä saatiin 1,9 kappaletta tunnissa. Koltajärvestä pohjasiikojä saatiin 1,8 kpl/h ja Kuohkimajärvessä 4,4 kpl/h.

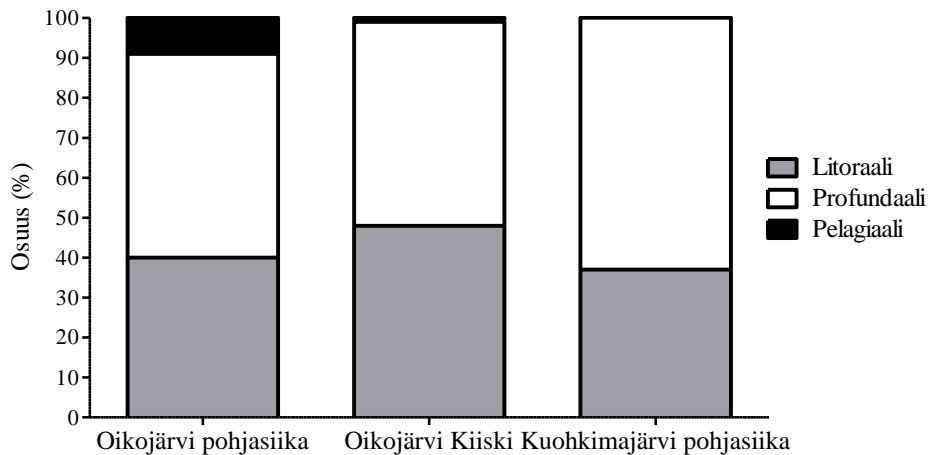
Pohjasiikojen yksikkösaalistietoja testattiin Kruskal-Wallis-testillä, koska aineistot eivät olleet normaalisti jakautuneet ja varianssit eivät olleet yhtä suuret. Testin mukaan tilastollisesti merkitsevä ero pohjasiian yksikkösaaliiden välillä saatiin Palo- ja Oikojärven (Mann-Whitney U, $p < 0,05$) sekä Palo- ja Kuohkimajärven (Mann-Whitney U, $p < 0,05$) välillä. Palojärvessä pohjasiikojä oli siis huomattavasti vähemmän kuin Oiko- ja Kuohkimajärvessä. Kiiskien yksikkösaalistietoja testattiin t-testillä aineiston ollessa normaalisti jakautunut. Oiko- ja Palojärven kiiskien yksikkösaaliiden välillä on tilastollisesti merkitsevä ero järvien välillä ($p < 0,05$), joista Palojärvessä oli Oikojärveä enemmän kiiskiä. Oikojärvessä pohjasiian ja kiiskan välillä oli eroa t-testin mukaan yksikkösaalissa ($p < 0,05$), jossa pohjasiikojä saatiin kiiskiä enemmän. Samoin myös Palojärvessä kiiskien ja pohjasiikojen yksikkösaaliiden välillä oli eroa ($p < 0,05$), mutta tässä järvessä kiiskiä saatiin pohjasiikojä enemmän.



Kuva 4. Pohjasiian ja kiisken yksikkösaaliit 95 % luottamusväleineen.

Oiko- ja Kuohkimajärvessä koekalastuksia voitiin tehdä kaikilla kalojen elinpaikoilla, koska järviaaltaat olivat riittävän syviä. Kolta- ja Palojärvi olivat kauttaaltaan matalia, joten kaikki koekalastukset sijoittuivat näissä järvissä litoraalityöhykkeeseen. Oikojärvestä 51 % pohjasiioista saatiin profundaalista, 40 % litoraalista ja yhdeksän prosenttia pelagiaalista (kuva 5). Oikojärvestä kiiskiä saatiin profundaalista saman verran kuin pohjasiikoja litoraalista (40 %), mutta vain yksi prosentti kiiskistä saatiin pelagiaalista ja 48 % litoraalista. Kuohkimajärvessä pohjasiikojen yleisin elinpaikka oli profundaali (63%) ja loppujen pohjasiikojen elinpaikka oli litoraali (37%). Pelagiaalissa ei Kuohkimajärvessä havaittu ollenkaan pohjasiikoja.

Elinpaikkojen samankaltaisuutta kiiskillä ja pohjasiioilla vertailtiin Schoenerin indeksin avulla Kuohkima- ja Oikojärvessä, joissa kaikki elinpaikat olivat kalojen käytössä (taulukko 2). Molemmilla kalalajeilla on merkittävästi päällekkäiset elinpaikat indeksin antamien arvojen mukaan molemmissa järvissä. Suurin päällekkäisyys elinpaikoilla oli Oikojärven kiiskien ja pohjasiikojen välillä ($\alpha=0,92$) eli elinpaikat ovat lähes täysin samanlaiset näiden kahden lajin välillä Oikojärvessä.



Kuva 5. Pohjasiikojen ja kiiskien elinpaikat yksikkösaaliiden perusteella syvissä järvissä, joissa oli tarjolla kaikkia elinpaikkoja.

Taulukko 2. Pohjasiikojen ja kiiskien elinpaikkojen samankaltaisuus Schoenerin indeksin mukaan. Indeksien arvot $\geq 0,6$ ovat biologisesti merkitseviä ja ne on esitetty taulukossa lihavoitavilla.

Järvi ja kalalaji	α
Kuohkimajärvi siika - Oikojärvi siika	0,88
Oikojärvi siika -Oikojärvi kiiski	0,92
Kuohkimajärvi siika -Oikojärvi kiiski	0,88

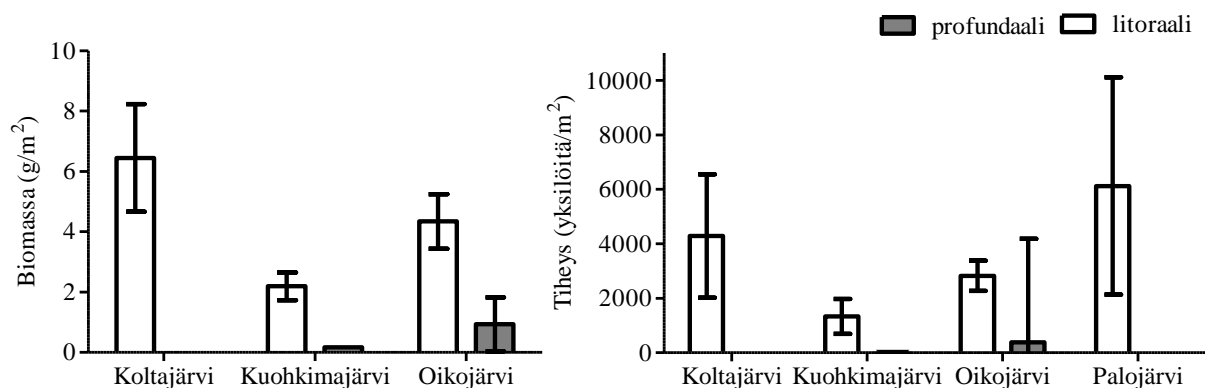
5.2 Kalayhteisön vaikutus ravintovaroihin

Pohjaeläintiheydet ja –biomassat jaettiin kalojen elinpaikkojen mukaan litoraali- ja profundaalivyöhykkeisiin. Ekmanilla poimitujen pohjaeläinnäytteiden perusteella suurin pohjaeläintiheys oli kaikissa tutkimusjärvissä litoraalivyöhykkeellä (kuva 6). Koltajärven ja Palojärven mataluuden takia kaikki näistä järvistä saadut pohjaeläimet kuuluvat litoraalivyöhykkeeseen. Eniten pohjaeläimiä neliometrillä oli Palojärvässä ja vähiten Kuohkimajärvässä profundaalivyöhykkeellä. Kuohkimajärven profundaalivyöhykkeen kolmesta rinnakkaisnäytteestä vain yhdessä oli pohjaeläimiä. Suurin pohjaeläinbiomassa grammoina neliometrillä oli Koltajärvässä, samoin kuin pohjaeläintiheyksissä biomassat pienenevät profundaalivyöhykkeellä Kuohkima- ja Oikojärvässä (kuva 6). Pienin pohjaeläinbiomassa neliometrillä oli profundaalivyöhykkeellä Kuohkimajärvässä.

Litoraalivyöhykkeen pohjaeläinten keskibiomassojen välillä ei ollut tilastollisesti merkitseviä eroja järvien välillä Kruskal-Wallis -testillä testattuna. litoraalivyöhykkeen pohjaeläinten keskitiheyksissä oli tilastollinen ero ($p < 0,05$) ja järvien parittaisessa vertailussa

tilastollista eroa oli Palo- ja Kuohkimajärven välillä ($p < 0,05$). Palojärvi ei ollut mukana biomassatesteissä, koska järven biomassatiedot puuttuivat.

Koltajärnessä litoraalityöhykkeellä surviaissääsken toukkien keskitiheys oli 2273 kpl/m^2 , Kuohkimajärnessä 954 kpl/m^2 , Oikojärnessä 1573 kpl/m^2 ja Palojärnessä 822 kpl/m^2 . Lajien välisiä tiheyksiä vertailtaessa havaittiin surviaissääsken toukkien keskitiheyksissä merkitsevä ero varianssianalyysin mukaan järvien välillä ($p < 0,001$). Tukeyn testin mukaan parittaisessa vertailussa surviaissääsken keskitiheyksissä eroa oli Palo- ja Koltajärnessä ($p < 0,001$) ja Kuohkima- ja Koltajärven ($p < 0,01$) välillä, kun vertailtiin litoraalityöhykkeiden surviasisääsken keskitiheyksiä. Myös *Eurycercus*-vesikirppujen tiheyksissä oli merkitsevä ero kaikkien järvien välillä litoraalityöhykkeellä Kruskal-Wallisn mukaan ($p < 0,05$). Parittaisessa vertailussa tilastollisesti merkitsevä ero oli Palo- ja Koltajärven välillä ($p < 0,01$). Palojärnessä *Eurycercus*-vesikirppujen keskitiheys oli suurin 3070 kpl/m^2 . Koltajärnessä tiheys oli 110 kpl/m^2 , Kuohkimajärnessä 342 kpl/m^2 ja Oikojärnessä 633 kpl/m^2 .



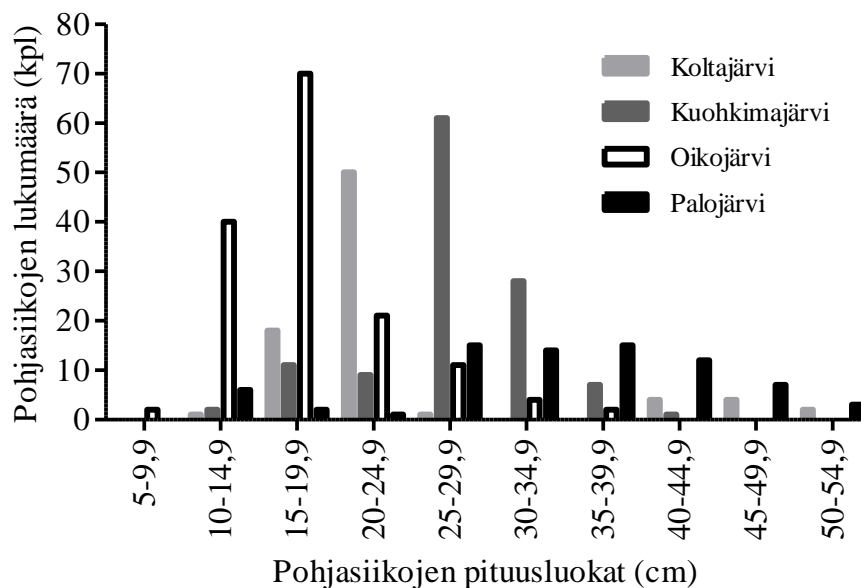
Kuva 6. Pohjaeläinten keskitiheys ja -biomassa neliometrillä 95 % luottamusväleinen järvien eri työhykkeillä.

5.3 Tutkimuskalojen koko- ja ikärakenne

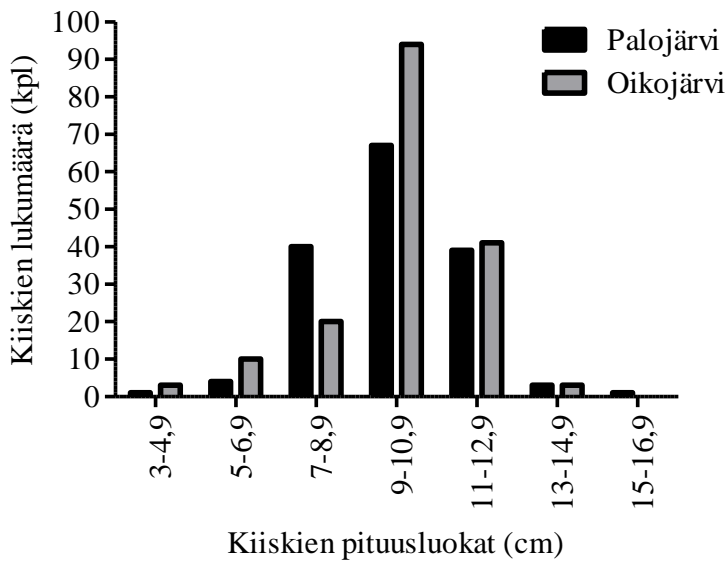
Pohjasiiat jakautuivat yhteensä 10 pituusluokkaan (5 cm välein) tutkimusjärvissä (kuva 7). Pituusluokat olivat 5-54,9 cm välillä. Kolta-, Kuohkima- ja Oikojärven pohjasiiioista otetut näytekalat sijoittuivat seitsemään pituusluokkaan ja Palojärven näytekalat yhdeksään pituusluokkaan. Pisimmät pohjasiiat ($> 47,0 \text{ cm}$) sijaitsivat Palo- ja Koltajärnessä ja pienimmät näytekalat saatiin Oikojärvestä ($< 9,0 \text{ cm}$). Koltajärnessä suurin siika oli 52,4 cm pitkä. Kuohkimajärven suurin pohjasiiika oli 40,9 cm pitkä. Oikojärven pohjasiiat olivat muita järviä pienempiä ja suurin siika oli vain 36,1 cm pitkä ja Palojärvestä saatiin suurin siika,

jonka pituus oli 52,8 cm. Yksilömäärältään suurin pohjasiikojen pituusluokka oli Koltajärvässä 20-24,9 cm (n=50), Kuohkimajärvässä 25-29,9 cm (n=61), Oikojärvässä 15-19,9 cm (n=70) ja Palojärvässä 35-39,9cm (n=15) (kuva 7).

Palo- ja Oikojärvässä kiisket sijoittuivat yhteensä seitsemään pituusluokkaan, jotka olivat 3-16,9 cm välillä (kuva 8). Oikojärven kiisket sijoittuivat kuuteen pituusluokkaan ja aineistoista puuttuivat yli 15 cm pituusluokkaan kuuluvat kiisket. Oikojärven pituusluokat 9-10,9 cm (n=94) ja 11–12,9 cm (n=41) olivat runsaimmat pituusluokat. Lisäksi Oikojärvässä oli kaksi muuta pituusluokkaa joiden yksilömäärä oli yli kymmenen, kahdessa pituusluokassa otoskoko oli kolme. Oikojärven suurin kiiski oli 13,3 cm pitkä ja se painoi 25,7 grammaa. Kiiskien suurin pituusluokka Palojärvässä oli Oikojärven tapaan 9-10,9cm pitkät kiisket (n=94) ja suurin kiiski oli 16,1cm pitkä ja se painoi 43,0 grammaa. Palojärvässä kiiskiä esiintyi kaikissa seitsemässä pituusluokassa. Otoskooltaan suurimmat pituusluokat Palojärvässä sijoittuivat 7-12,9 cm väliin.



Kuva 7. Pohjasiikojen pituusjakaumat tutkimusjärväissä.



Kuva 8. Kiiskien pituusjakaumat Palo- ja Oikojärnessä.

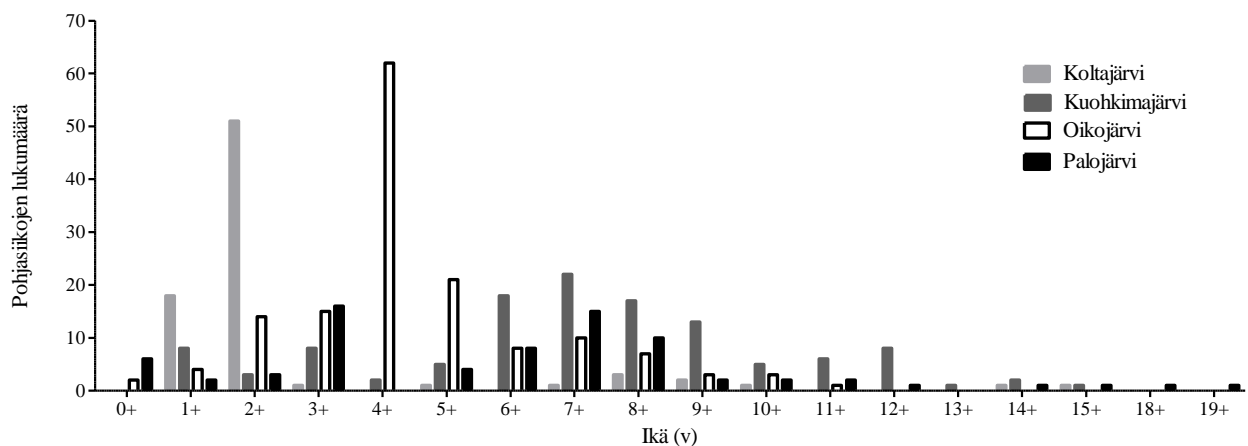
Tutkimusjärvissä pohjasiikojen ikä vaihteli 0-19 vuoden välillä (kuva 9). Yleisin ikäryhmä Koltajärnessä oli kolmannella kasvukaudella olevat kaksivuotiaat näytekalat (n=51), Kuohkimajärven seitsemänvuotiaat olivat yleisin ikäluokka (n=22). Yleisin ikäryhmä Oikojärnessä oli viidennellä kasvukaudella olevat neljävuotiaat näytekalat, joita havaittiin 62 kappaletta ja yleisin ikäluokka Palojärnessä oli neljännellä kasvukaudella olevat kolmevuotiaat pohjasiikat (n=16). Vanhimmat näytekalat pohjasiioista järvittäin oli Koltajärnessä 15+, Kuohkimajärnessä 15+, Oikojärnessä 11+ ja Palojärnessä 19+-vuotta vanhoja. Koltajärnessä keski-ikä oli kolme vuotta, Kuohkimajärnessä seitsemän vuotta, Oikojärnessä neljä vuotta ja Palojärnessä keski-ikä oli kuusi vuotta (kuva 9).

Pohjasiikojen keski-ikien välillä on tilastollisesti merkitsevä ero (Kruskall-Wallis, $p < 0,001$). Ainoastaan Palo- ja Oikojärven pohjasiioilla ei ollut keski-ikien välillä tilastollisesti merkitsevää eroa pareittaisessa vertailussa. Palo- ja Kuohkimajärven ero oli $p < 0,05$, muissa järvipari tapauksissa $p < 0,001$ (Palo-Koltajärvi, Kolta-Kuohkimajärvi ja Kuohkima-Oikojärvi). Keski-ikäitään vanhimmat pohjasiikat olivat Kuohkimajärnessä ja nuorimmat Koltajärnessä.

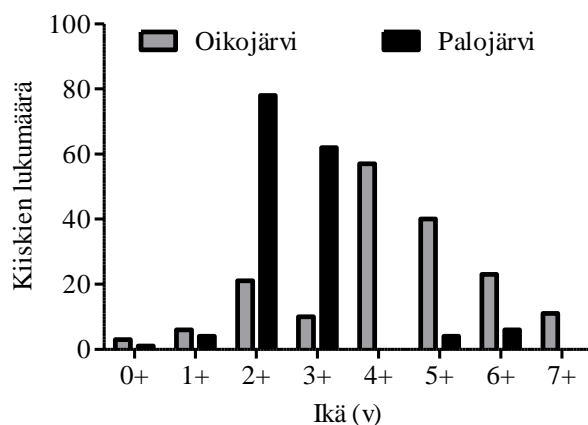
Pohjasiikojen keskipaino vaihteli järvittäin. Keskipainoltaan suurimmat pohjasiikat olivat Palojärnessä (612,2g) ja pienimmät Oikojärnessä (56,3g). Koltajärnessä pohjasiikat olivat keskipainoltaan 203,4 grammaa ja Kuohkimajärnessä 190,7 grammaa. Keskipainoissa oli järvien välillä tilastollisesti merkitsevä ero varianssianalyysin mukaan ($p < 0,01$). Tukeyn testin mukaan ainoastaan Kolta- ja Kuohkimajärven välillä ei ollut eroa keskipainoissa. Muissa tapauksissa keskipainoilla oli tilastollinen ero järviparien välillä ($p < 0,001$). Koltajärvestä

suurin koeverkkokalastuksilla saatu pohjasiika painoi 1688,2 grammaa, Kuohkimajärven 648,9 g, Oikojärvessä 229 grammaa ja Palojärvessä 1772,0 grammaa.

Vanhimmat kiisket, olivat Oikojärvessä kahdeksannella kasvukaudella olleet seitsemänvuotiaat kiisket (kuva 10). Palojärven vanhin kiiski oli kuusi vuotta vanha. Palojärven kiiskien keskipituus oli 9,8 cm, keskipaino 11,5 grammaa ja keski-ikä oli kolme vuotta. Vastaavasti Oikojärven kiiskien keskipituus oli sama kuin Palojärvessä 9,8 cm, mutta keskipaino oli 10,4 grammaa ja kiiskien keskimääräinen ikä Oikojärvessä oli neljä vuotta. Palo- ja Oikojärven kaikkien kiiskien keski-ikä välillä on tilastollisesti merkitsevä ero t-testin mukaan ($p < 0,001$). Kiiskien keskipainoissa ei ollut tilastollista eroa t-testin mukaan. Palojärven kiiskien yleisin ikäryhmä oli kolmannella kasvukaudella olevat kaksivuotiaat ($n=78$) kiisket ja Oikojärvessä yleisin ikäryhmä oli viidennellä kasvukaudella olevat neljävuotiaat ($n=57$). Oikojärven aineistosta ei puuttunut ikäryhmiä, mutta Palojärven aineistoista puuttuivat kokonaan neljävuotiaat kiisket.



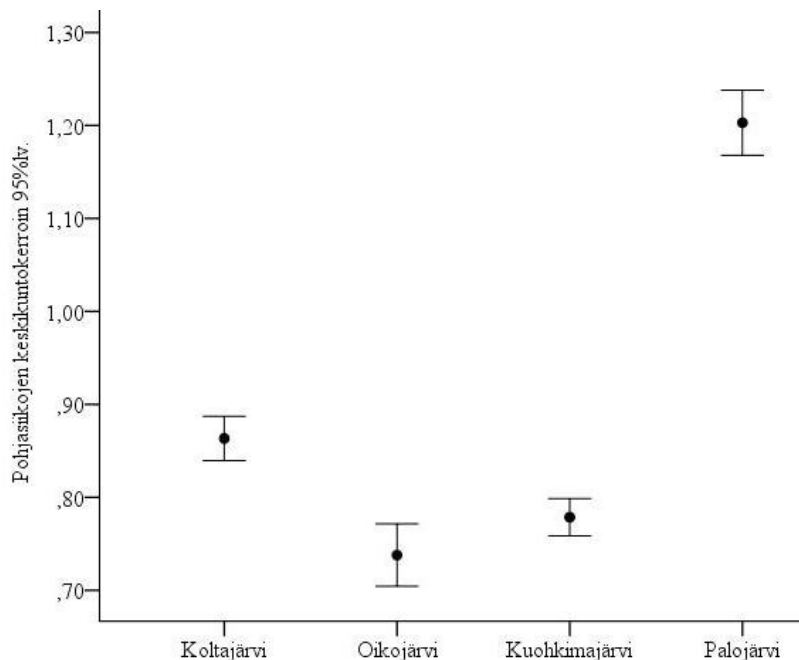
Kuva 9. Pohjasiikojen lukumäärä ikäryhmittäin järvissä.



Kuva 10. Kiiskien lukumäärä ikäryhmittäin.

5.4 Tutkimuskalojen kuntoisuus ja pituuden ja painon-suhde järvissä

Näytekalojen Fultonin kuntokertoimien keskiarvo Oikojärvessä pohjasiiioilla oli 0,74, Koltajärvessä 0,86, Palojärvessä 1,20 ja Kuohkimajärvessä 0,78 (kuva 11). Palojärvessä oli keskikuntokertoimen mukaan hyväkuntoisimmat pohjasiiat ja Oikojärvessä huonokuntoisimmat. Koska aineisto oli normaalistijakautunut, käytettiin varianssianalyysiä ja Tukeyn testejä. Varianssianalyysin mukaan kaikkien järvien kuntokertoimien välillä on tilastollisesti merkitsevä ero ($p < 0,001$) ja järvien parittaisessa vertailussa kaikkien muiden, paitsi Oiko- ja Kuohkimajärven välillä, järviparien keskikuntokertoimissa oli tilastollisesti merkitsevä ero ($p < 0,001$).

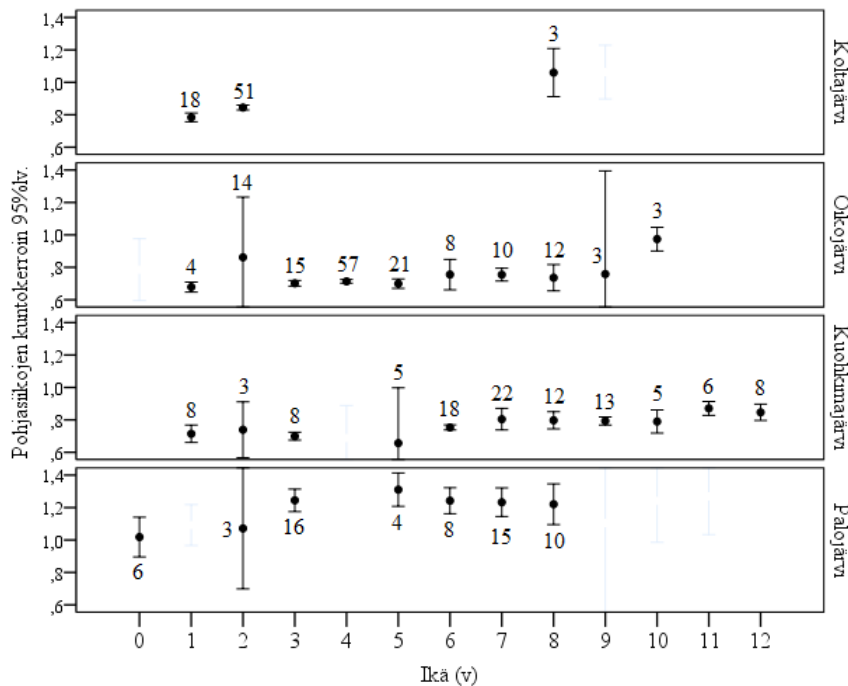


Kuva 11. Pohjasiiikojen keskikuntokerroin tutkimusjärvissä.

Pohjasiiikojen ikäryhmien välillä oli kuntokertoimissa eroa kaikissa järvissä varianssianalyysin ja Kruskal-Wallis testien mukaan, kun otoskoko oli vähintään kolme (kuva 12). Koltajärvessä oli varianssianalyysin mukaan eroa keskikuntokertoimissa kaikkien ikäryhmien välillä ($p < 0,001$) (kuva 12). Tukeyn testin mukaan ero kuntokertoimissa oli ikäryhmien 1 v. – 2 v. ($p < 0,01$), 1 v. – 8 v. ($p < 0,001$) ja 2 v. – 8 v. ($p < 0,001$) välillä. Koltajärvessä ikäryhmien kuntoisuus kasvoi mitä vanhemmaksi kalat elivät. Oikojärven ikäryhmien kuntokerroin aineistot eivät olleet normaalistijakautuneet, jonka takia käytettiin Kruskal-Wallis testiä ja ikäryhmien välillä oli tilastollinen ero kuntokertoimien välillä

($p < 0,001$). Ikäryhmien kuntokertoimien parittaisessa vertailuissa löytyi tilastollisesti merkitsevä ero ikäryhmien 1 v. – 10 v. ($p < 0,05$) ja 2 v. – 10 v. ($p < 0,05$) välillä. Oikojärven pohjasiikojen kuntoisuus oli hyvin samankaltainen kaikissa ikäryhmissä, mutta pientä kuntoisuuden paranemista oli havaittavissa vanhemmilla kaloilla ja Oikojärvessä kuntoisuusarvo ei ollut missään ikäryhmässä yli yhden.

Kuohkimajärven aineisto ei myöskään ollut normaalistijakautunut, eivätkä varianssit olleet yhtäsuuret ikäryhmien välillä. Testinä käytettiin Kruskal-Wallis testiä ja tulos oli tilastollisesti merkitsevä ($p < 0,001$), joten kuntokertoimet eroavat ikäryhmien välillä. Ikäryhmien 1 v. – 12 v. ($p < 0,01$), 1 v. – 11 v. ($p < 0,01$), 3 v. – 7 v. ($p < 0,05$), 3 v. – 9 v. ($p < 0,05$), 3 v. – 11 v. ($p < 0,001$), 3 v. – 12 v. ($p < 0,001$), 6 v. – 12 v. ($p < 0,05$) ja 6 v. – 11 v. ($p < 0,05$) kuntokertoimien välillä oli tilastollisesti merkitsevä ero. Kuohkimajärvessä pohjasiikojen kuntokertoimissa oli paljon vaihtelua ikäryhmien välillä ja kuntoisuus oli huonompi Kuohkimajärvessä kuin Oikojärvessä. Palojärven ikäryhmien kuntokertoimia testatessa voitiin käyttää varianssianalyysiä, ja ikäryhmien kuntokertoimien välillä oli tilastollinen ero ($p < 0,05$). Palojärven pohjasiikojen ikäryhmien 0 v. – 3 v. ($p < 0,05$), 0 v. – 5 v. ($p < 0,05$) ja 0 v. – 7 v. ($p < 0,05$) välillä oli eroa kuntokertoimissa Tukeyn testin mukaan. Tutkimusjärivistä Palojärvessä oli kuntoisuudeltaan parhaimmat pohjasiikat, sillä kaikkien ikäryhmien kuntokerroin oli yli yhden.

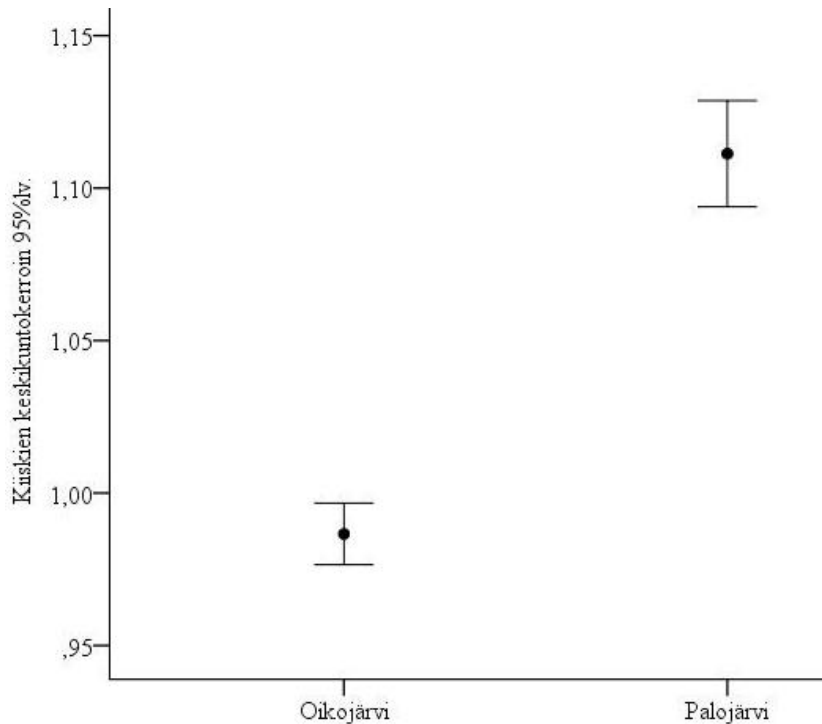


Kuva 12. Tutkimusjärivistä pohjasiikojen keski-kuntokerroin sellaisissa ikäryhmissä, joissa otoskoko vähintään kolme. Kuvassa on myös esitetty ikäryhmien otoskoko.

Ikäryhmien keskikuntokertoimia järvien välillä pystyttiin vertailemaan kahdessa ikäryhmässä (kaksi- ja kahdeksanvuotiaat pohjasiiat). Kaksivuotiaiden aineistot eivät olleet normaalisti jakautuneet, joten käytettiin Kruskal-Wallisin testiä, jonka mukaan kaksivuotiaiden kuntokertoimissa on eroa järvien välillä ($p < 0,001$). Järvien parittaisessa vertailussa kaksivuotiaiden tilastollista eroa oli Oiko- ja Koltajärven ($p < 0,001$), Oiko- ja Palojärven ($p < 0,001$) sekä Kuohkima- ja Koltajärven ($p < 0,05$) välillä. Palojärnessä oli hyväkuntoisimmat kaksivuotiaat pohjasiiat, Oikojärnessä toiseksi hyväkuntoisimmat, Koltajärnessä toiseksi huonokuntoisimmat ja Kuohkimajärnessä huonokuntoisimmat.

Kahdeksanvuotiaiden pohjasiikojen keskikuntokertoimia voitiin testata varianssianalyysillä aineiston ollessa normaalisti jakautunut. Kahdeksanvuotiaiden pohjasiikojen välillä oli tilastollisesti merkitsevä ero järvissä ($p < 0,001$). Tukeyn testin mukaan kahdeksanvuotiaiden kuntokertoimilla oli eroa Kolta- ja Kuohkimajärven ($p < 0,01$), Kolta- ja Oikojärven ($p < 0,01$), Kuohkima- ja Palojärven ($p < 0,001$) sekä Oiko- ja Palojärven ($p < 0,001$) välillä. Hyväkuntoisimmat kahdeksanvuotiaat pohjasiiat olivat myös Palojärnessä ja huonokuntoisimmat Kuohkimajärnessä.

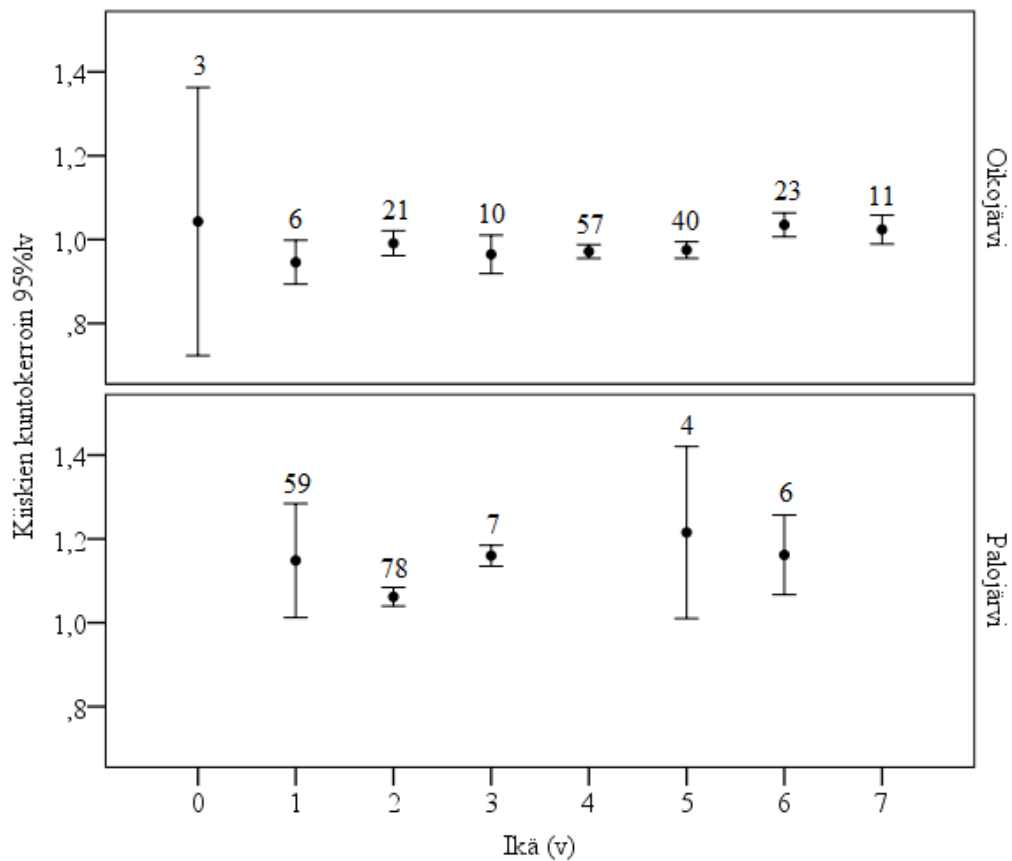
Kiiskien kuntokertoimia voitiin testata t-testillä, koska aineisto oli normaalisti jakautunut. Palojärven kiiskien Fultonin keskikuntokerroin oli 1,11 ja Oikojärven kiiskillä 0,99 (kuva 13). Kiiskien kuntokertoimissa oli järvien välillä tilastollisesti merkitsevä ero t-testin mukaan ($p < 0,001$). Palojärven kiisket olivat huomattavasti Oikojärven kiiskiä parempikuntoisia.



Kuva 13. Kiiskien keskikuntokerroimet Oiko- ja Palojärvessä.

Varianssianalyysin mukaan Oikojärven ikäryhmien kuntokerroimien välillä oli tilastollisesti merkitsevä ero ($p < 0,001$) (kuva 14). Tukeyn testin mukaan Oikojärven kiiskien kuntokerroimissa merkitsevä ero oli 1 v. – 6 v. ($p < 0,05$), 4 v. – 6 v. ($p < 0,01$), 5v. – 6 v. ($p < 0,01$) ikäryhmien välillä. Oikojärven testeissä oli kaikki ikäryhmät mukana.

Palojärven varianssianalyysissä ei ollut 0-vuotiaiden ikäryhmä mukana, koska tähän ikäryhmään kuului vain yksi kiiski. Varianssianalyysin mukaan myös Palojärven kiiskien kuntokerroimissa ikäryhmien välillä on tilastollisesti merkitsevä ero ($p < 0,001$). Kiiskien ikäryhmien 1 v. – 2 v. ($p < 0,001$), 1 v. – 3 v. ($p < 0,05$) ja 2 v. – 5 v. ($p < 0,05$) välillä oli merkitsevä ero kuntokerroimissa Tukeyn testin mukaan Palojärvessä.

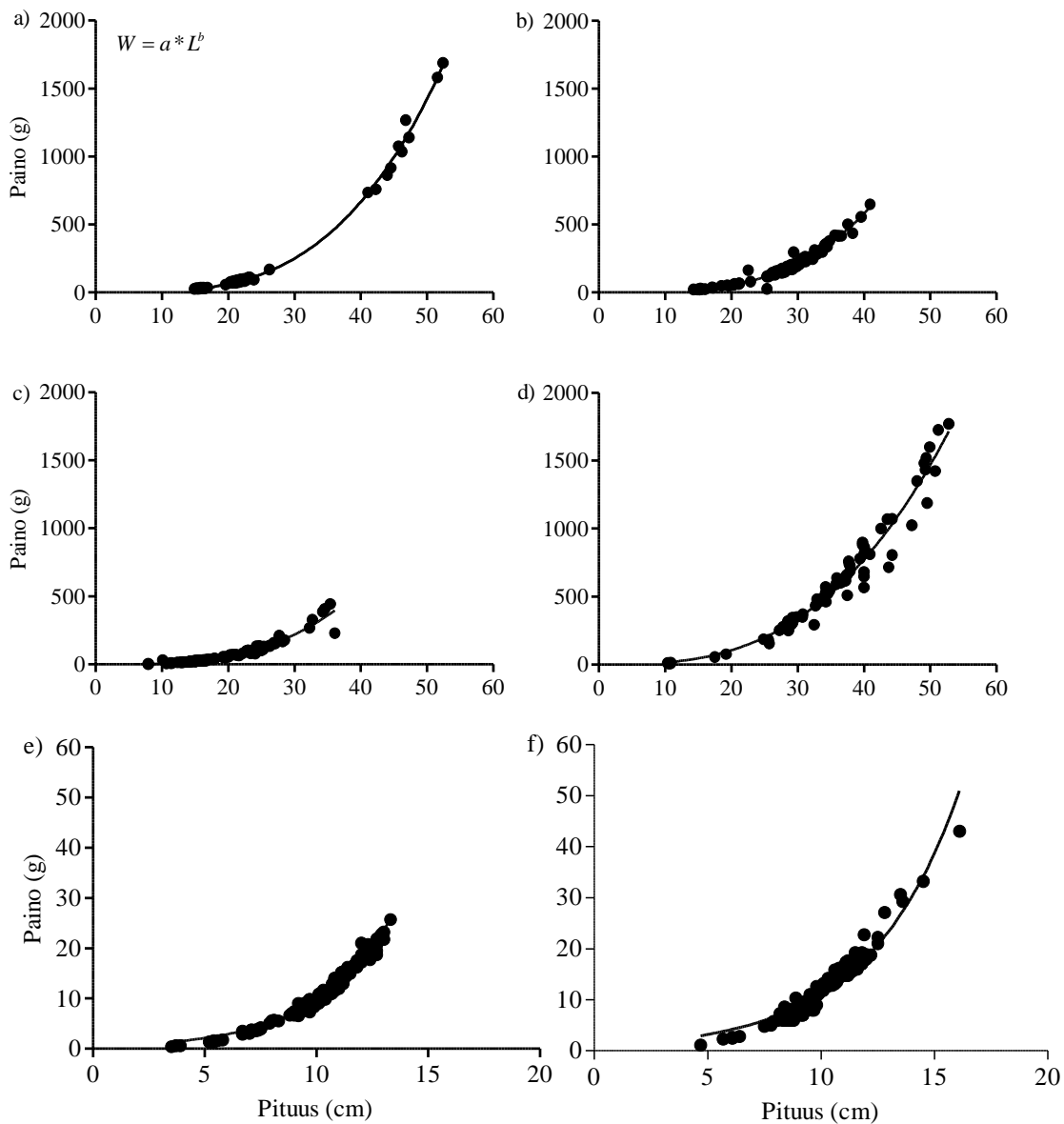


Kuva 14. Kiiskien keskikuntokerroin ikäryhmittäin Palo- ja Oikojärvessä. Ikäryhmien välinen vertailu tehtiin ikäryhmien välillä, joissa oli vähintään kolme yksilöä. Kuvassa on esitetty ikäryhmien otoskoko.

Ikäryhmien järvien välistä vertailua voitiin tehdä 1-3- ja 5-6-vuotiaiden välillä, koska näissä ikäryhmissä yksilöitä oli vähintään kolme kappaletta. Kaikki aineistot olivat normaalisti jakautuneita, joten ikäryhmien järvien välisiä eroja voitiin testata t-testillä. Kaikkien testattujen kiiskien ikäryhmien välillä oli tilastollisesti merkitsevä ero. Palojärven kiisket olivat kaikissa ikäryhmissä Oikojärven kiiskiä parempikuntoisia.

Pohjasiikojen, että kiiskien, pituus kasvaa pienillä näytekalloilla ensin selvästi painoa nopeammin, mutta mitä pidempiä näytekalat ovat, sitä nopeammin paino kasvaa suhteessa pituuteen (kuva 15). Epälineaarisen regressioanalyysin selitysteet (R^2) olivat kaikissa tapauksissa hyvin lähellä yhtä (kuva 15 ja taulukko 3). Palojärnessä pohjasiian pituus ja paino kasvaa aluksi muita järviä nopeammin, mutta pituuskasvun hidastuttua saavuttaa Koltajärven pohjasiika kasvussaan Palojärven siian. Regressioyhtälön mukaan Koltajärven 55cm pitkä siika painaa 1970 grammaa ja Palojärnessä samanpituisen siika painaa 1930 grammaa. Kuohkimajärven pohjasiikojen pituuden ja painon kasvu noudattaa melkein samaa nopeutta kuin Oikojärven siika, mutta molemmissa tapauksissa kasvunopeus on Kolta- ja Palojärveä hitaampaa. Oikojärven siika painaisi 55 cm pituisena 1530 grammaa ja samanpituiset siikat Kuohkimajärnessä painaisivat 1760 grammaa. Kuohkima- ja Oikojärven pohjasiikat eivät siis saavuta Kolta- ja Palojärven pohjasiikojen kasvunopeutta.

Oikojärven kiiskien pituuskasvu on painon nousua nopeampaa noin yhdeksän senttimetriseksi asti, jonka jälkeen painon nousu on pituuskasvua nopeampaa (kuva 15 ja taulukko 3). Palojärven kiiskien kasvu on alusta asti hieman Oikojärven kiiskien kasvua nopeampaa ja myös painon kasvu on pituuskasvua suurempaa aikaisemmin kuin Oikojärven kiiskillä (n. 8 cm jälkeen).



Kuva 15. Pohjasiikojen pituuksien ja painojen-suhde Koltajärvässä (a), Kuohkimajärvässä (b), Oikojärvässä (c) ja Palojärvässä (d). Kiiskien pituuksien ja painojen-suhde e) Oikojärvässä ja f) Palojärvässä.

Taulukko 3. Pohjasiikojen pituuden ja painon suhteen selityksasteet, p-arvot ja vakiot a ja b järvittäin.

Järvi	a	b	R ²	p-arvo
Pohjasiika				
Koltajärvi	0,00237	3,401	0,9969	0,01
Kuohkimajärvi	0,00169	3,457	0,971	0,01
Oikojärvi	0,00398	3,21	0,9391	0,01
Palojärvi	0,01954	2,87	0,9609	0,01
Kiiski				
Oikojärvi	0,00059	3,222	0,9817	0,01
Palojärvi	0,01178	2,979	0,9658	0,01

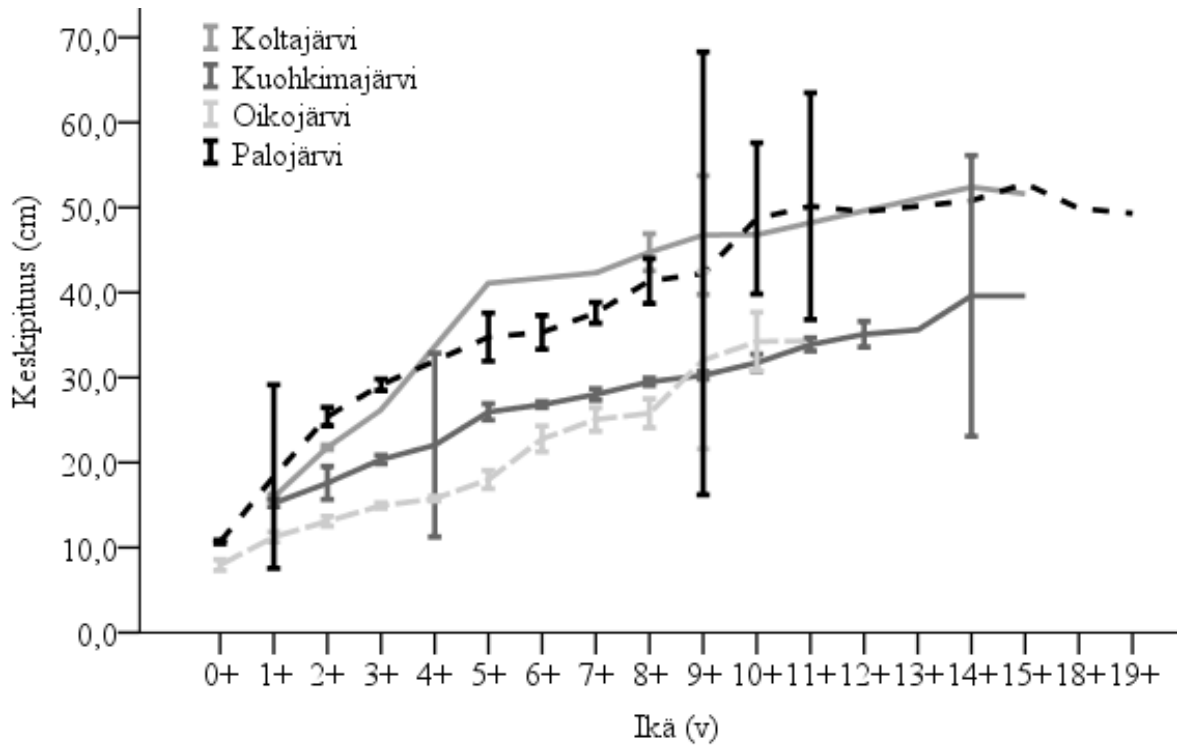
5.5 Tutkimuskalojen kasvu

Pohjasiikojen keskipituudet vaihtelivat järvien välillä. Oikojärven pohjasiikat olivat keskipituudeltaan pienimpiä 17,8 cm ja Palojärven pohjasiikojen keskipituus oli suurin 34,4 cm. Koltajärvessä pohjasiikojen keskipituus oli 23,6 cm ja Kuohkimajärvessä 27,7 cm. Pohjasiikojen pituusaineistot eivät olleet normaalisti jakautuneita, joten tilastollisena testinä käytettiin Kruskal-Wallis testia. Testin mukaan tutkimusjärvien pohjasiikojen keskipituuksien välillä oli tilastollisesti merkitsevä ero ($p < 0,001$). Keskipituuksien parittaisessa vertailussa merkitsevä ero oli kaikkien järviparien välillä ($p < 0,001$).

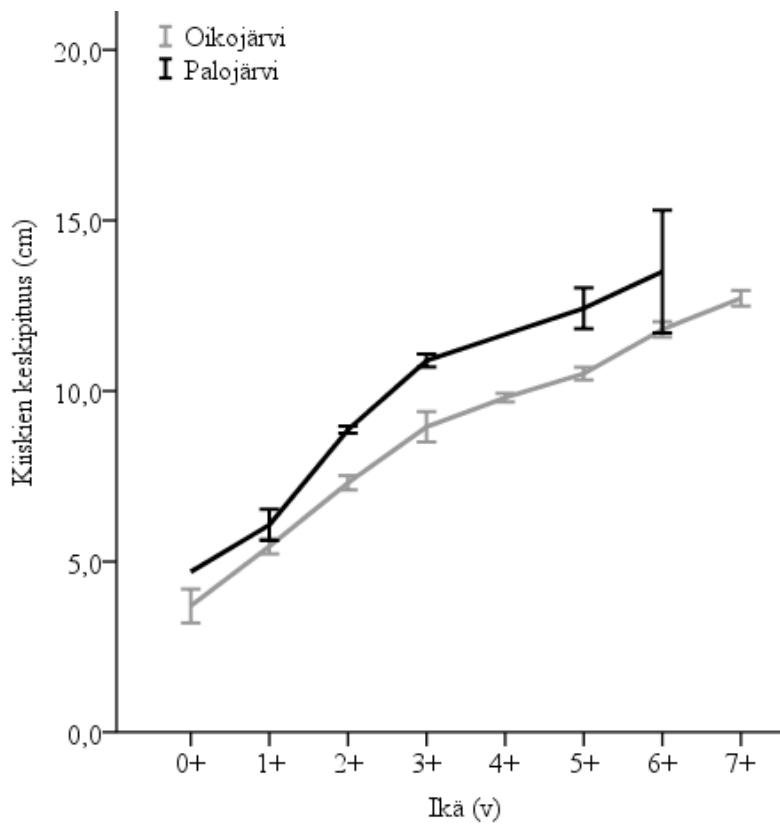
Pohjasiioilla ikäryhmien keskipituuksia testattiin sellaisten ikäryhmien välillä, jossa otoskoko oli vähintään kolme (kuva 9 ja kuva 16). Tällaisia ikäryhmiä kaikissa järvissä olivat kaksi- ja kahdeksanvuotiaat. Kaksivuotiaiden pohjasiikojen keskipituuksien välillä oli merkitsevä ero järvien välillä ($p < 0,001$) ja Tukeyn testin parittaisissa vertailuissa tilastollisesti merkitsevää eroa oli kaikkien muiden järviparien välillä (kaikissa tapauksissa $p < 0,001$). Keskipituudeltaan suurimmat kaksivuotiaat pohjasiikat olivat Palojärvessä ja pienimmät Oikojärvessä (kuva 16).

Kahdeksanvuotiaiden aineistot olivat normaalisti jakautuneet, mutta varianssit eivät olleet yhtä suuret, joten testinä käytettiin Kruskal-Wallis testia, jonka mukaan ikäryhmän keskipituuksien välillä oli tilastollisesti merkitsevä ero ($p < 0,001$). Parittaisten vertailuiden mukaan tilastollinen ero kahdeksanvuotiaiden keskipituuksissa oli Kolta- ja Oikojärven ($p < 0,001$), Kolta- ja Kuohkimajärven ($p < 0,05$), Palo- ja Oikojärven ($p < 0,001$) ja Palo- ja Kuohkimajärven ($p < 0,01$) välillä. Kahdeksanvuotiaista suurin keskipituus oli Koltajärven ja pienin Oikojärven pohjasiioilla.

Oikojärven kiiskien keskipituudeltaan yleisimmän ikäryhmään (neljävuotiaat) kuuluvat kiisket olivat keskipituudeltaan 9,8 cm pitkiä (kuva 17). Oikojärven kiiskien kasvu on ollut melko lineaarisesti nousevaa kolmivuotiaaksi asti, jonka jälkeen kasvu hieman hidastunut. Oikojärven kiiskan kasvu oli kaikissa ikäryhmissä hitaampaa kuin Palojärven kiiskillä, jonka yleisimpään ikäryhmään (kaksivuotiaat) kuuluvien kiiskien keskipituus oli 8,9 cm. Vastaavasti samanikäisten kiiskien keskipituus Oikojärvessä oli 7,3 cm. Oiko- ja Palojärvessä tilastollisia eroja kiiskien keskipituuksissa oli yksivuotiaiden ($p < 0,01$), kaksivuotiaiden ($p < 0,001$), kolmevuotiaiden ($p < 0,001$) ja viisivuotiaiden ($p < 0,001$) välillä t-testin mukaan. Kuusivuotiaiden välillä oli suuntaa-antava ero ($p < 0,06$). T-testin mukaan kaikkien kiiskien keskipituudessa ei ole eroa Palo- ja Oikojärven välillä.

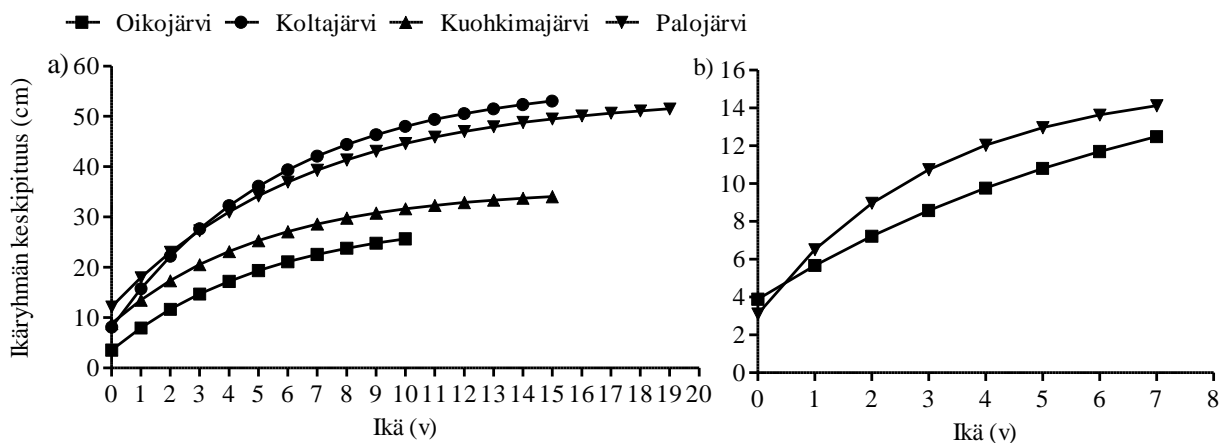


Kuva 16. Pohjasiikojen keskipituudet (cm) järvissä ikäryhmittäin 95 % luottamusväleineen. Siikajärvet on esitetty yhtenäisellä viivalla ja siikakiiskijärvet katkoviivalla.



Kuva 17. Kiiskien ikäryhmien keskipituus (cm) Palo- ja Oikojärvessä 95 % luottamusväleineen.

Kuten pituuden ja painon epälineaarinen regressioyhtälön mukaan Koltajärven pohjasiiat ohittavat kasvussa Palojärven pohjasiiian myös von Bertalanffyn kasvuyhtälön mukaan (kuva 18). Maksimipituus Koltajärven siiioilla on yhtälön mukaan 56,8 cm ja Palojärnessä 53,9 cm (taulukko 4). Kasvuyhtälö kuvaa pohjasiiikojen kasvua parhaiten Kolta- ja Oikojärnessä. Koltajärven kohdalla kasvuyhtälöä voi kuitenkin vääristää vanhempien kuin kaksivuotiaiden näytekalojen vähäisyys. Palojärnessä siikojen kasvu on yhtälön mukaan hieman luonnontilaisten Koltajärven siikojen kasvua hitaampaa. Kuohkima- ja Oikojärnessä kasvuyhtälön mukaan siikojen kasvu on luonnontilaa hitaampaa ja maksimipituus Oikojärnessä olisi 29,9 cm ja Kuohkimajärnessä 35,6 cm. Kasvuyhtälö antaa kuitenkin hyvän yleiskuvan siikojen kasvusta järvissä.



Kuva 18. von Bertalanffyn kasvuyhtälöllä arvioitu a) pohjasiiikojen ja b) kiiskien kasvu järvissä.

Taulukko 4. von Bertalanffyn kasvuyhtälön antamat tunnusluvut pohjasiiioille järvissä 95 % luottamuskäytteenä.

Järvi	Maksimipituus (cm) $L_{\infty} \pm 95 \% lv$	Kasvunopeus $K \pm 95 \% lv$	Alkupituus (cm) t_0
Pohjasiiika			
Palojärvi	53,9 ± 0,8	0,1504 ± 0,0058	-1,7
Kuohkimajärvi	35,6 ± 0,5	0,1914 ± 0,0111	-1,5
Oikojärvi	29,9 ± 0,9	0,1830 ± 0,0134	-0,7
Koltajärvi	56,8 ± 1,1	0,1713 ± 0,0098	-0,9
Kiiski			
Palojärvi	15,4 ± 1,0	0,3234 ± 0,0604	-0,7
Oikojärvi	17,9 ± 2,6	0,1360 ± 0,0406	-1,8

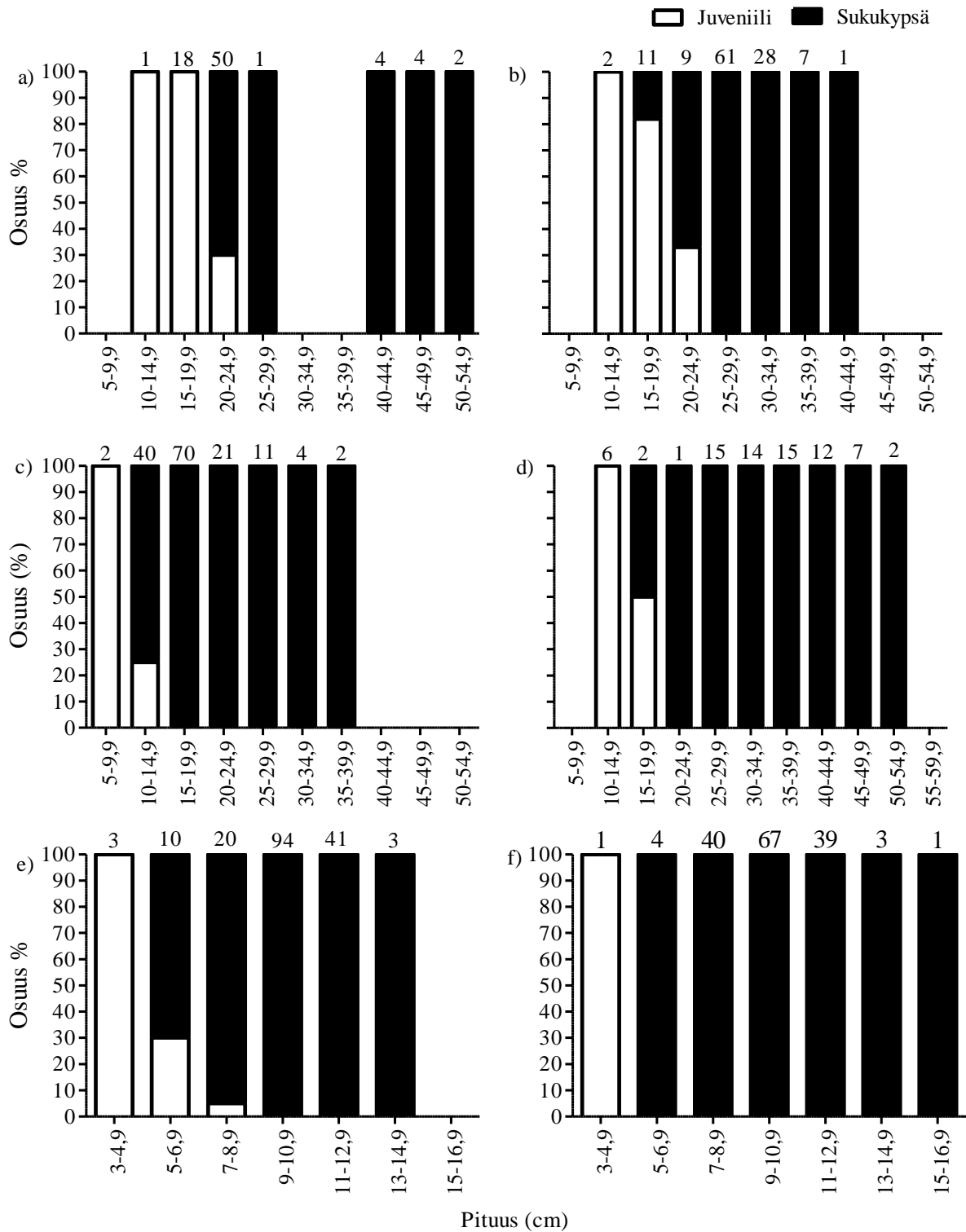
Kiiskien kasvu on nopeaa erityisesti Palojärnessä. Von Bertalanffyn kasvuyhtälöllä arvioituna Palojärnessä kiiskien maksimipituus olisi 15,4 cm ja Oikojärnessä vastaavasti 17,9

cm (kuva 18 ja taulukko 4). Kasvuyhtälön mukaan Palojärven kiisket kasvavat ensin Oikojärven kiiskiä nopeammin, mutta Oikojärven kiisket kasvaisivat Palojärven kiiskiä nopeammin jo yksivuotiaina. Kasvuyhtälö ei tässä tapauksessa kuvaa luonnollista tilannetta, koska Palojärveltä saatu suurin kiiski oli pituudeltaan 16,1 cm, joka oli pidempi kuin arvioitu maksimipituus. Oikojärvelle kasvuyhtälö puolestaan antoi kiiskelle nopeamman kasvunopeuden kuin luonnontilassa.

5.6 Kalojen sukukypsyys järvissä

Sukukypsyyden saavuttaminen pohjasiiolla vaihteli järvittäin (kuva 19). Nopeinten sukukypsyyden populaatiotasolla (50 % pituusluokasta on sukukypsiä) logit-regressioanalyysin mukaan saavuttivat Palojärven pohjasiiat, jotka saavuttivat sukukypsyyden kaksikesäisinä (1+) ja 19 cm mittaisina. Seuraavaksi nopeinten sukukypsyyden saavuttivat Oikojärven pohjasiiat kolmekesäisinä (2+) ja 14 cm mittaisina. Kuohkimajärven pohjasiiat tulivat myös sukukypsiksi kolmekesäisinä (2+) ja olivat regressioanalyysin mukaan 21 cm mittaisia. Koltajärven näytekaloista puuttuivat kokonaan 30–39,9 cm mittaiset kalat, mutta siiat tulevat tässä järvessä 21 cm mittaisina ja nelikesäisinä (3+) sukukypsiksi regressioanalyysin mukaan. Järvissä ei ole havaittavissa selvää kasvun hidastumista sukukypsyyden saavuttamisen jälkeen (kuva 16).

Kiisket saavuttivat sukukypsyyden Palojärvessä hyvin nopeasti (kuva 19). Kiisket saavuttivat sukukypsyyden populaatiotasolla kaksikesäisinä (1+) ikäisinä ja 5,7 cm mittaisina Logit-regressioanalyysin mukaan. Yli 5 cm pitkiä juveniilejä kiiskiä ei havaittu Palojärvessä ollenkaan. Vaikka sukukypsyys Oikojärvessäkin saavutettiin 6,7 cm ja kaksikesäisenä (1+), oli sukukypsyyden saavuttaminen Palojärveä hitaampaa, sillä Oikojärven 5–6,9 cm pituusluokkaan kuuluvista kiiskistä 30 % oli juveniilejä ja vielä seuraavassa pituusluokassa kiiskistä 5 % oli juveniilejä. Kummassakaan järvessä ei ole huomattavissa merkittävää pituuskasvun hidastumista, kun kiisket saavuttavat sukukypsyyden (kuva 17 ja kuva 19).

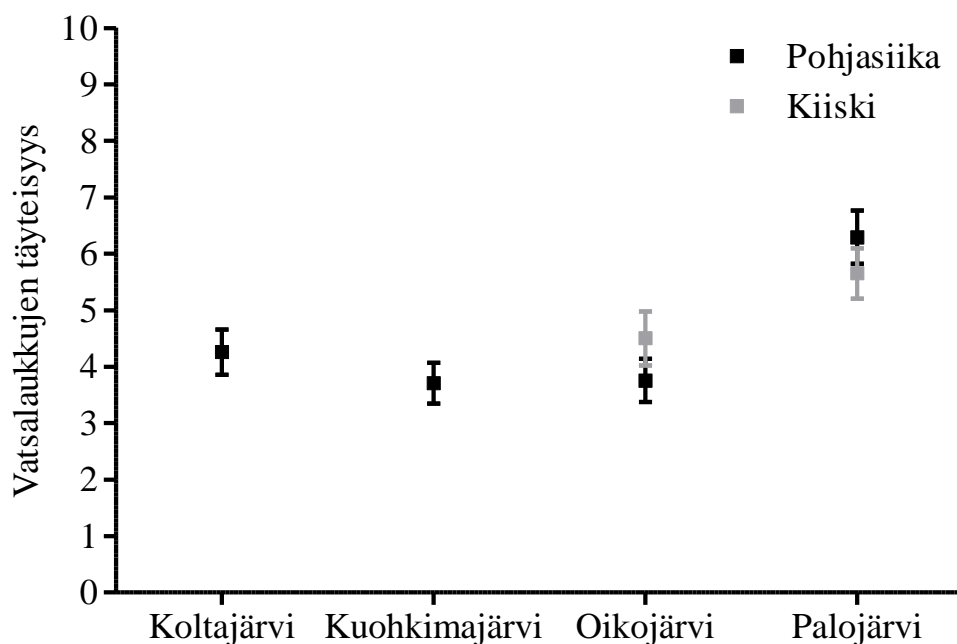


Kuva 19. Pohjasiikojen sukukypsyys pituusluokittain a) Koltajärvenässä, b) Kuohkimajärvenässä, c) Oikojärvenässä ja d) Palojärvenässä ja kiiskien e) Oikojärvenässä ja f) Palojärvenässä. Näytteiden lukumäärä on esitetty palkkien yläosassa.

5.7 Kalojen vatsalaukkujen täyteisyys, ravinnonkäyttö ja ravintokilpailu järvissä

Vatsalaukkujen keskimääräinen täyteisyys ja kokonaan tyhjiä vatsalaukkujen osuudet vaihtelivat tutkimusjärvien ja -kalojen välillä (kuva 20). Pohjasiiioista kokonaan tyhjiä vatsalaukkujen osuus oli Oikojärvessä suurin (14,7 %) ja vastaavasti Palojärvessä tyhjiä vatsalaukkuja oli vähiten 1,3 % osuudella. Koltajärvessä kokonaan tyhjiä vatsalaukkujen osuus oli 3,8 % ja Kuohkimajärvessä 7,6 %. Suurin vatsalaukkujen keskimääräinen täyteisyys pohjasiiioilla oli Palojärvessä ja pienin Oikojärvessä (kuva 20). Kruskal-Wallis testin mukaan vatsalaukkujen keskimääräisissä täyteisyyksien välillä oli tilastollisesti merkitsevä ero ($p < 0,001$) ja parittaisissa vertailuissa Palojärvi poikkesi muista järvistä (Mann-Whitney U-testit $p < 0,001$).

Kiiskillä oli pohjasiiikoja tyhjemmät vatsalaukut, sillä tyhjiä vatsalaukkujen osuus Oikojärvessä oli 21,6 % ja Palojärvessä 12,3 %. Suurempi keskimääräinen vatsalaukkujen täyteisyys kiiskillä oli Palojärvessä (kuva 20). Kiiskien vatsalaukkujen keskimääräisten täyteisyyksien välillä oli tilastollisesti merkitsevä ero Palo- ja Oikojärven välillä (Mann-Whitney U, $p < 0,01$). Palojärvessä vatsalaukut olivat kiiskillä keskimääräisesti tyhjempiä kuin pohjasiiioilla, mutta Oikojärvessä tilanne oli päinvastainen (kuva 20). Vatsalaukkujen keskimääräisissä täyteisyyksissä oli kiiskien ja pohjasiiikojen välillä tilastollisesti merkitsevä ero Oikojärvessä (Mann-Whitney U, $p < 0,01$), mutta ei Palojärvessä.



Kuva 20. Pohjasiiikojen ja kiiskien vatsalaukkujen keskimääräinen täyteisyys 95 % luottamusväleinen tutkimusjärvissä.

Kaikissa tutkimusjärvissä molemmat lajit käyttivät pääasiallisena ravintonaan pohjaeläimiä ja vesikirppuja. Pohjasiikojen ravintokohteiden osuudet vaihtelivat järvittäin ja järvien sisällä kalojen pituudesta riippuen. Eniten ravintokohteita pohjasiian ravinnosta löytyi Koltajärnessä 23 kappaletta ja vähiten ravintokohteita oli Palojärnessä 11 kappaletta. Kuohkimajärnessä (16 kpl) ja Oikojärnessä (14 kpl) ravintokohteita oli melkein saman verran (liite 4-7). Kiiskillä oli vähemmän ravintokohteita, kuin pohjasiioilla Oiko- ja Palojärnessä. Oikojärnessä kiisket olivat käyttäneet ravinnoksi yhteensä 14 eri ravintokohdetta ja Palojärven kiisket olivat käyttäneet ravinnoksi yhteensä yhdeksää erilaista ravintokohdetta (liite 3). Pohjasiikojen ja kiiskien ravinnon käyttöä kuvaavissa kuvissa on esitetty vain ne ravintokohteet, joiden osuus pituusluokan ravinnosta on ollut vähintään viisi prosenttia (kuva 21).

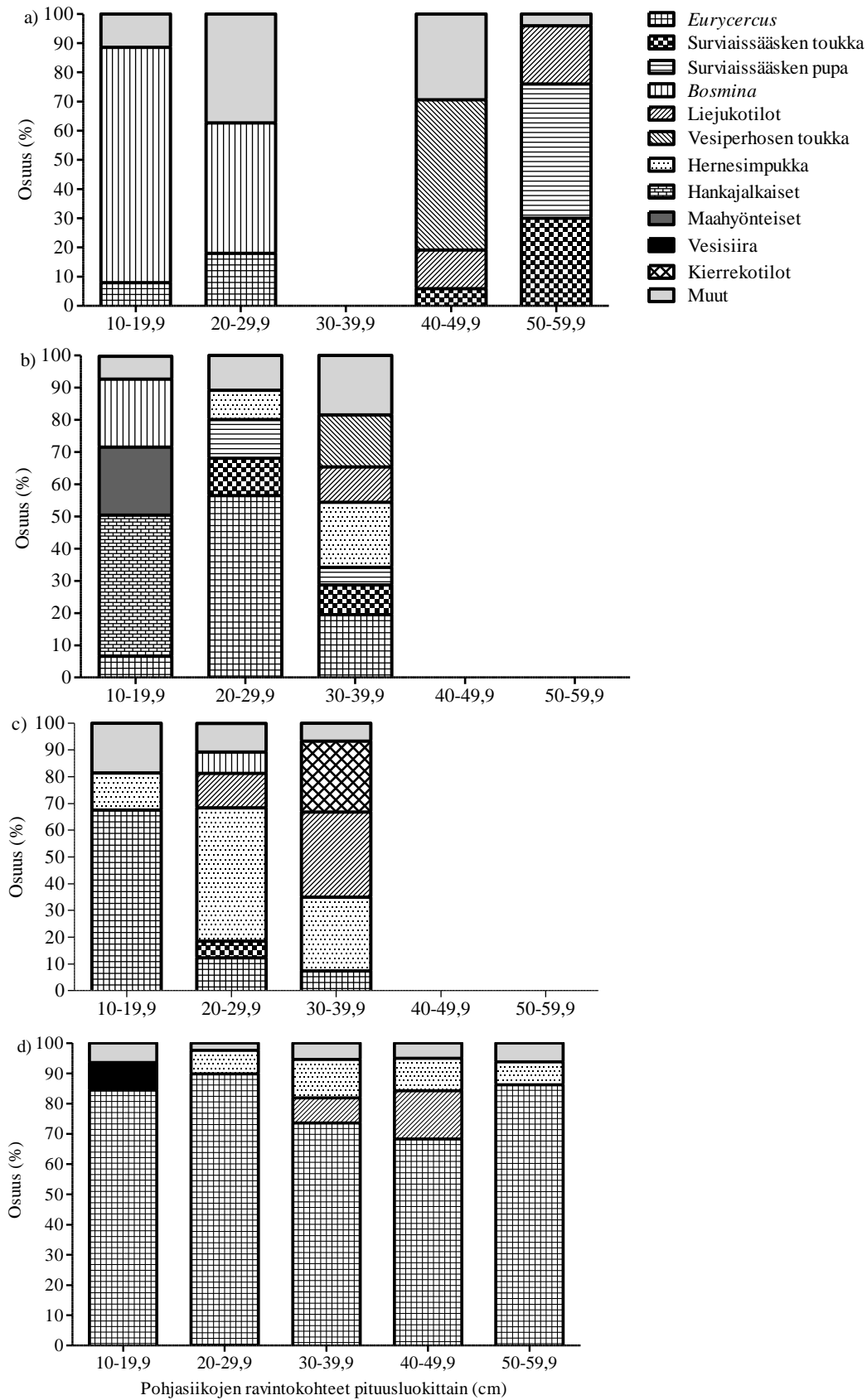
Kaikissa tutkimusjärvissä 10–20 cm pituusluokkaan kuuluvat pohjasiikat käyttivät ravinnokseen vesikirppuja, joista pääasiallisesti *Bosmina*- ja *Eurycercus*-vesikirppuja (kuva 21). Vesikirppujen osuudet ravinnossa vaihtelivat järvissä 28,0 % – 91,9 % välillä, joista vähiten vesikirppuja käytettiin ravinnoksi Kuohkimajärnessä ja eniten Koltajärnessä. Kuohkimajärnessä tähän pituusluokkaan kuuluvat pohjasiikat olivat vesikirppujen lisäksi käyttäneet runsaasti ravinnokseen hankajalkaisia ja maahyönteisiä. Oikojärnessä pohjasiikojen ravinnon käyttö erosi muista järvistä hernesimpukoiden ja Palojärnessä vesisiirujen käytön osalta.

Edelleen myös 20–29,9 cm pituusluokkiin kuuluvat pohjasiikat käyttivät kaikissa järvissä ravinnokseen pääasiassa vesikirppuja, paitsi Oikojärnessä jossa suurin osa pohjasiioista käytti ravintonaan hernesimpukoita. Koltajärnessä pohjasiikat käyttivät suurimmaksi osaksi vesikirppuja ravintonaan, mutta lisäksi yhteensä 21 ravintokohdetta, joiden osuudet olivat kokonaisravinnosta alle 5 prosenttia, muissa järvissä 20–29,9 cm pituusluokkaan kuuluvien pohjasiikojen ravintokohteiden määrät olivat pienempiä ja osuudet olivat suurempia. Kuohkimajärnessä surviaissääsken toukat ja kotilot olivat merkittäviä ravintokohteita ja Palojärnessä ravintona ei juuri käytetty muuta ravintoa kuin *Eurycercus*-vesikirppuja (89,9 %).

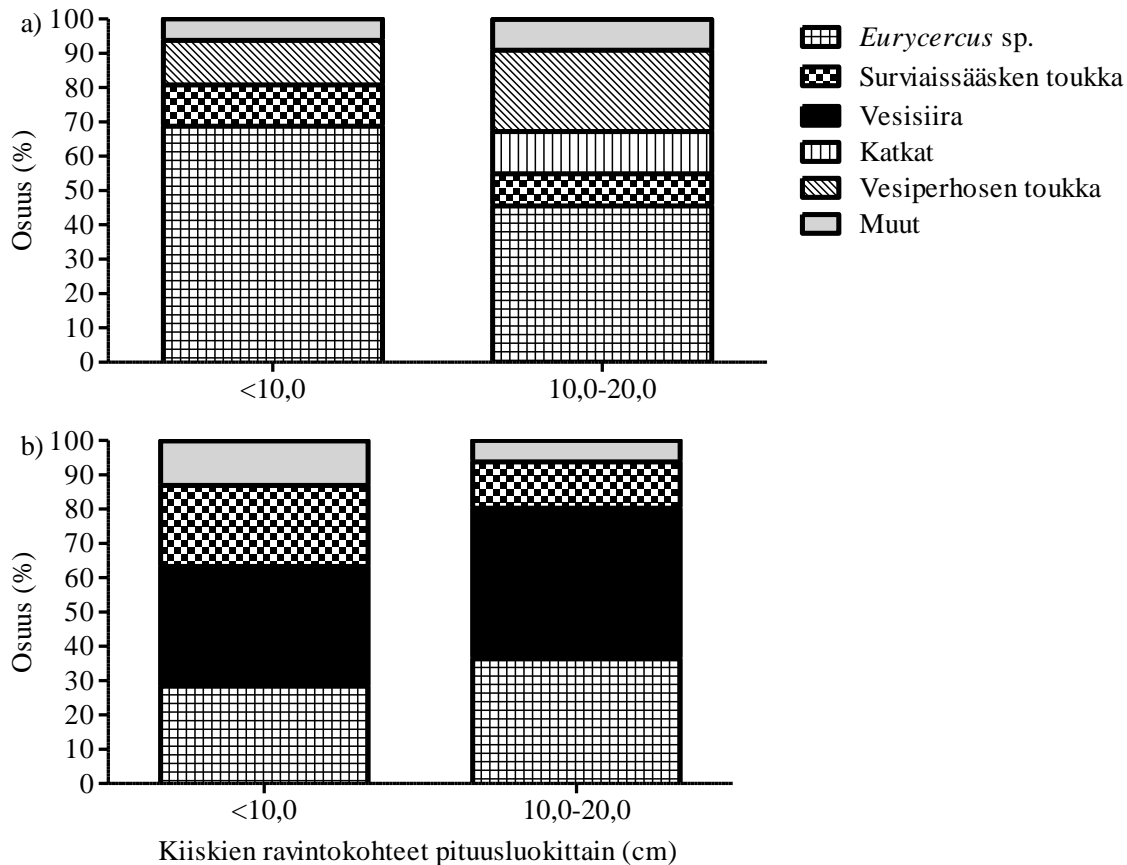
Mitä suuremmaksi siikat kasvavat, sitä vähemmän ne käyttivät vesikirppuja ravintonaan ja sitä suurempia ravintokohteita ne voivat hyödyntää ravintonaan. Yli 30 cm pituisten siikojen ravinnossa vesikirppujen suhteellinen osuus oli vähäinen, paitsi Palojärnessä, jossa suurin osa ravinnosta koostui edelleen vesikirpuista. Suurempien pituusluokkien kalat käyttävät pienempiä siikoja monipuolisempaa ravintoa, joka suurimmalta osalta koostui surviaissääsken toukista, kierre- ja liejukotiloista, hernesimpukoista ja vesiperhosen toukista.

Pohjanpinnalla elävien *Eurycercus*-vesikirppujen osuus alle 10 cm pitkien kiiskien ravinnossa oli huomattava Oikojärvässä (68,8 %) ja surviaissääsken ja vesiperhosen toukkienkin osuus oli yli 10 prosenttia (kuva 22). Palojärven kiisket käyttivät ravintonaan paljon vesisiiroja (34,9 %), *Eurycercus*-vesikirppuja (28,4 %) ja surviaissääsken toukkia (23,6 %) alle 10 cm pituisina. Oikojärven yli 10 cm pitkien kiiskien ravinnossa erityisesti vesiperhosten toukkien osuus kasvoi 23,7 prosenttiin, *Eurycercus*-vesikirppujen osuus laski 45,5 prosenttiin ja surviaissääsken toukkien osuus väheni 9,4 prosenttiin. Lisäksi Oikojärven kiiskien ravinnossa esiintyi katkoja 12,3 % osuudella 10–19,9 cm pituusluokkaan kuuluvilla kiiskillä. Näitä pohjaeläimiä Oikojärven pohjasiiat eivät olleet käyttäneet ravinnoksi, muutamaa yksilöä lukuun ottamatta. Palojärvässä vesisiirujen osuus kiiskien ravinnossa kasvoi 10–19,9 cm pituusluokkaan kuuluvilla 43,9 prosenttiin ja myös *Eurycercus*-vesikirppujen osuus ravinnossa kasvoi (36,4 %). Surviaissääsken toukkien osuus laski 13,5 prosenttiin.

Kaikissa pituusluokissa pohjasiikojen pääasiallinen ravintokohde Palojärvässä oli *Eurycercus*-vesikirput. Kiisket käyttivät ravintonaan suurimmaksi osaksi vesisiiroja ja surviaissääsken toukkia, mutta myös *Eurycercus*-vesikirput olivat molemmissa pituusluokissa tärkeä ravintokohde.



Kuva 21. Pohjasiikojen ravinnon käyttö pituusluokittain (cm) a) Koltajärvi b) Kuohkimajärvi c) Oikojärvi ja d) Palojärvi.



Kuva 22. Kiiskien ravintokohteiden osuudet pituusluokittain a) Oikojärvessä ja b) Palojärvessä.

Ravintokohteiden samankaltaisuutta pohjasiioilla järvien ja kiiskien välillä arvioitiin Schoenerin indeksin avulla. Pohjasiikojen ravinto oli Schoenerin indeksin mukaan samankaltaista Oiko- ja Palojärven 10-19,9 cm pohjasiioilla ($\alpha=0,75$) (taulukko 5). Täysin erilaista ravintoa käyttivät Palo- ja Kuohkimajärven 10-19,9 cm pituusluokkaan kuuluvat siiat ($\alpha=0,08$), myös muissa järvissä tähän pituusluokkaan kuuluvien siikojen ravinto oli erilaista keskenään ($\alpha=0,10-0,34$). Samankaltaista ravinto oli 20-29,9 cm pituusluokkaan kuuluvilla siioilla Kuohkima- ja Palojärvessä ($\alpha=0,66$). Muiden järvien kesken tähän pituusluokkaan kuuluvien siikojen ravinto oli erilaista ($\alpha=0,22-0,34$). Yli 30 cm pituusluokkiin kuuluvien siikojen ravinto poikkesi toisistaan kaikissa järvissä ($\alpha=0,06-0,52$). Erityisesti Kolta- ja Palojärven 50-59,9 cm pituusluokkaan kuuluvien siikojen ravinto poikkesi toisistaan huomattavasti ($\alpha=0,06$).

Kiiskien ravinto Oiko- ja Palojärven välillä poikkesi toisistaan Schoenerin indeksin mukaan molemmissa pituusluokissa (0-9,9 cm, $\alpha=0,46$ ja 10-19,9 cm, $\alpha=0,51$). Pohjasiikojen ja kiiskien ravinto poikkesi suurimmalta osalta toisistaan eri pituusluokissa (taulukko 6). Hyvin samankaltaista ravintoa olivat käyttäneet Oikojärven 10-19,9 cm pituusluokan

pohjasiiat ja 0-9,9 cm pituusluokkaan kuuluvat kiisket ($\alpha=0,74$). Palojärven kiiskien ja pohjasiiikojen ravinto ei ollut missään pituusluokassa samankaltaista ($\alpha=0,29-0,45$). Hyvin erilaista ravinto oli Oikojärven 30–39,9 cm pituusluokan pohjasiiikojen ja 0-9,9 cm pituusluokan kiiskien välillä ($\alpha=0,10$).

Taulukko 5. Pohjasiiikojen ravinnon samankaltaisuus järvissä Schoenerin indeksin mukaan. Indeksi antaa arvoja 0-1 välillä, josta 1= täysin samanlainen ja 0= täysin erilainen ravinto. Indeksien arvot $\geq 0,6$ ovat biologisesti merkitseviä ja ne on esitetty taulukossa lihavoinnilla.

	10-19,9 cm	20-29,9 cm	30-39,9 cm	40-49,9 cm	50-59,9 cm
Kolta- ja Oikojärvi	0,16	0,34			
Kolta- ja Kuohkimajärvi	0,34	0,31		0,52	
Kolta- ja Palojärvi	0,10	0,21		0,15	0,06
Oiko- ja Kuohkimajärvi	0,14	0,34	0,47		
Oiko- ja Palojärvi	0,75	0,22	0,29		
Kuohkima- ja Palojärvi	0,08	0,66	0,42	0,11	

Taulukko 6. Pohjasiiikojen ja kiiskien ravinnon samankaltaisuus pituusluokittain Palo- ja Oikojärvessä Schoenerin indeksin mukaan.

		Palojärvi pohjasiiika				
Kiiski		10-19,9 cm	20-29,9 cm	30-39,9 cm	40-49,9 cm	50-59,9 cm
Palojärvi	0-9,9 cm	0,29	0,29	0,32	0,32	0,32
	10-19,9 cm	0,45	0,37	0,41	0,41	0,40
		Oikojärvi pohjasiiika				
Oikojärvi	0-9,9 cm	0,74	0,22	0,10		
	10-19,9 cm	0,54	0,24	0,14		

Levinsin indeksillä mitattuna, pohjasiiikojen ravintoekolokerojen koot vaihtelivat järvien ja pituusluokkien välillä (taulukko 7). Koska ravintokohteiden määrä vaihteli järvissä, standardoitiin indeksin arvot yhden ja nollan välille, jotta siika populaatioiden ravintoekolokerojen kokoja voitiin vertailla keskenään. Monipuolisinta ravintoa käyttivät Koltajärven 50-59,9 cm pituusluokkaan kuuluvat pohjasiiat, joille indeksi antoi standardoidun ravintoekolokeron kooksi 0,64, mutta 10-19,9 cm pituusluokan pohjasiiat olivat Koltajärvessä käyttäneet hyvin yksipuolista ravintoa ($B_{stand}=0,06$). Kuohkimajärven 30-39,9 cm pituusluokan pohjasiiat käyttivät useita ravintokohteita melko samassa suhteessa toisiinsa nähden ($B_{stand}=0,58$). Oikojärven pohjasiiikojen ravinto ei ollut ollut monipuolista standardoitujen indeksin mukaan missään pituusluokassa, mutta kuitenkin niillä oli ollut useampia kuin yksi ravintokohde. Palojärven pohjasiiat eivät käyttäneet ravinnokseen yhtä monipuolista ravintoa kuin Kolta-, Kuohkima- ja Oikojärven pohjasiiat. Palojärven pohjasiiat

olivat kaikissa pituusluokissa keskittyneet käyttämään lähes yksinomaan yhtä ravintokohdetta ($B_{stand}=0,08-0,12$).

Taulukko 7. Pohjasiikojen ravintoekolokeron koko arvioituna Levinsin indeksin avulla tutkimusjärvissä. Arvot ovat esitetty taulukossa myös standardoituna 0-1 välille. Lihavoituna standardoidut arvot, jotka ovat lähellä 0 tai 1.

Pituusluokka	Indeksi	Koltajärvi	Kuohkimajärvi	Oikojärvi	Palojärvi
10-19,9 cm	Levinsin indeksi	1,52	3,47	2,08	1,38
	standardoitu	0,06	0,41	0,11	0,09
20-29,9 cm	Levinsin indeksi	4,12	2,80	3,37	1,23
	standardoitu	0,14	0,14	0,24	0,08
30-39,9 cm	Levinsin indeksi		7,42	3,93	1,77
	standardoitu		0,58	0,37	0,10
40-49,9 cm	Levinsin indeksi	3,21	1,50		1,98
	standardoitu	0,22	0,25		0,12
50-59,9 cm	Levinsin indeksi	2,91			1,33
	standardoitu	0,64			0,08

Kiiskillä monipuolisinta ravintoa oli Palojärven 0-9,9 cm ($B_{stand}=0,4$) kuuluvilla kiiskillä (taulukko 8). Oikojärven alle 10 cm pituisilla kiiskillä oli suppein ravintoekolokero ($B_{stand}=0,1$) ja ravintoekolokeroiden koot olivat pienemmät kiiskillä kuin pohjasiioilla (taulukko 7 ja taulukko 8). Kiiskillä oli pohjasiikoihin verrattuna suuremmat ravintoekolokerot Palojärvessä.

Taulukko 8. Kiiskien ravintoekolokeron koko arvioituna Levinsin indeksillä Palo- ja Oikojärvessä. Arvot esitettyinä myös standardoituna 0-1 välille. Lihavoituna standardoidut arvot, jotka ovat lähellä 0 tai 1.

Pituusluokka	Indeksi	Oikojärvi	Palojärvi
0-9,9 cm	Levinsin indeksi	1,98	3,78
	standardoitu	0,10	0,40
10-19,9 cm	Levinsin indeksi	3,46	2,90
	standardoitu	0,21	0,32

5.8 Ravintokohteiden koko järvissä pohjasiioilla ja kiiskillä

Ravintokohteiden pituuksien ollessa normaalisti jakautuneita voitiin käyttää järvien vertailussa varianssianalyysiä, jonka mukaan pohjasiikojen ravinnoksi käyttämien *Bosmina*-vesikirppujen pituuksissa on eroa järvien välillä ($p < 0,001$). *Bosmina*-vesikirput olivat Oikojärvessä keskimäärin pienempiä kuin Kolta- ja Kuohkimajärvessä, pituudeltaan suurimmat ravinnoksi käytetyt *Bosmina*-vesikirput olivat Kuohkimajärvessä (taulukko 9). Tilastollisesti merkitsevä ero vesikirppujen pituuksissa oli Tukeyn-testien mukaan Kolta- ja Kuohkimajärvessä ($p < 0,01$) sekä Kuohkima- ja Oikojärvessä ($p < 0,001$).

Pohjasiikojen ravinnoksi käyttämien liejukotiloiden (*Valvata* sp.) pituuksissa oli tilastollisesti merkitsevä ero järvien välillä varianssianalyysin mukaan ($p < 0,01$). Pohjasiika käytti ravinnokseen Kuohkimajärvessä pienimpiä liejukotiloita ja pituudeltaan suurimmat syödyt liejukotilot oli Koltajärvessä. Eroa liejukotiloiden pituuksissa Tukeyn testin mukaan oli Kolta- ja Kuohkimajärvessä ($p < 0,01$) ja Kolta- ja Palojärvessä ($p < 0,05$). Pohjasiikojen ravintokohteista mitattujen hernesimpukoiden (*Pisidium* sp.) pituuksissa oli myös tilastollisesti merkitsevä ero järvien välillä ($p < 0,001$) varianssianalyysin mukaan. Tukeyn testien mukaan hernesimpukoiden pituuksien välillä oli merkitsevä ero pohjasiikojen ravinnossa Palo- ja Kuohkimajärvessä ($p < 0,001$) sekä Palo- ja Oikojärvessä ($p < 0,001$). Palojärven ravinnoksi käytetyt hernesimpukat olivat pituudeltaan muita järviä pienempiä ja suurimmat syödyt hernesimpukat olivat Kuohkimajärvessä.

Pohjasiikojen pituuden ja suun koon kasvaessa myös ravinnoksi käytettyjen pohjaeläinten tai eläinplanktonin koko kasvoi järvissä. Koltajärvessä pohjasiikojen pituusluokan 40-49,9cm ravinnoksi käyttämien liejukotiloiden keskipituus oli 1,18 mm ($n=20$) ja 50-59,9cm pituusluokan liejukotiloravinnon keskipituus oli 1,62 mm ($n=5$). Näiden pituusluokkien välillä oli eroa liejukotiloiden pituuksissa t-testin mukaan ($p < 0,05$). Koltajärvessä ravinnoksi käytettyjen *Bosmina*-vesikirppujen pituuksien välillä oli tilastollisesti eroa pituusluokkien 10-19,9 cm ($n=116$) ja 20-29,9 cm ($n=88$) välillä t-testin mukaan ($p < 0,01$). *Bosmina*-vesikirpun keskipituus oli 10-19,9 cm pituisten pohjasiikojen ravinnossa 0,50 mm ja 0,52 mm 20-29,9 cm pituusluokkaan kuuluvilla pohjasiioilla.

Kuohkimajärven *Bosmina*-vesikirpun pituutta pohjasiian ravinnossa pystyttiin testaamaan järven kolmen pituusluokan (10-19,9cm; *Bosmina*:n keskipituus 0,43 mm $n=9$, 20-29,9 cm; *Bosmina*:n keskipituus 0,67 mm $n=10$ ja 30-39,9 cm; *Bosmina*:n keskipituus 0,56 mm $n=8$) välillä, koska varianssit eivät olleet yhtä suuret testinä käytettiin ei-parametristä Kruskal-

Wallisin testiä. Testin mukaan vesikirppujen pituuksien välillä oli tilastollisesti merkitsevä ero ($p < 0,001$). Tilastollisesti merkitsevä ero *Bosmina* pituuksilla oli pohjasiikojen pituusluokkien 10-19,9 cm – 20-29,9 cm ($p < 0,001$) ja 10-19,9 cm – 30-39,9 cm ($p < 0,05$) välillä. Kuohkimajärven ravintokohteina olleiden hankajalkaisten (*Calanoida*) pituuksissa oli eroa pohjasiikojen pituusluokkien 10-19,9 cm (hankajalkaisten keskipituus 1,64 mm, $n=9$) ja 20-29,9 cm (hankajalkaisten keskipituus 1,92 mm, $n=8$) välillä ($p < 0,05$) t-testin mukaan.

Kuohkimajärven *Eurycerus*-vesikirppujen pituuksien tilastollisia eroja voitiin tutkia kolmessa pituusluokassa (10-19,9 cm; *Eurycerus* keskipituus 1,70 mm $n=18$, 20-29,9 cm: *E.* keskipituus 1,76 mm $n=229$ ja 30-39,9 cm; *E.* keskipituus 1,68 mm $n=34$) varianssianalyysillä. Testin mukaan pohjasiikojen ravinnoksi käyttämien *Eurycerus*-vesikirppujen pituuksissa ei ollut eroa pituusluokkien välillä. Myös hernesimpukkojen (*Pisidium* sp.) keskipituuksia voitiin testata kolmessa pituusluokassa (20-29,9 cm; *Pisidium* keskipituus 2,53 mm $n=69$, 30-39,9 cm: *P.* keskipituus 2,72 mm $n=65$ ja 40-49,9 cm; *P.* keskipituus 2,65 mm $n=4$) varianssianalyysillä Kuohkimajärvässä. Hernesimpukoiden pituuksissa ei ole eroa pituusluokkien välillä varianssianalyysin mukaan. Myöskään Kuohkimajärven pohjasiikojen ravintona käyttämien liejukotiloiden pituuksissa ei ollut eroa t-testin mukaan pituusluokkien 20-29,9 cm (*Valvata* keskipituus 2,29 mm $n=12$) ja 30-39,9 cm (*Va.* keskipituus 3,09 mm $n=29$) välillä.

Oikojärvässä t-testillä testattuna pohjasiikojen *Eurycerus*-vesikirppu ravintokohteiden pituudet eivät eronneet 10-19,9 cm (*Eurycerus* keskipituus 1,88 mm $n=29$) ja 20-29,9 cm (*E.* keskipituus 1,85 mm $n=15$) pituusluokkien välillä. Hernesimpukoiden pituuksissa oli varianssianalyysin mukaan eroa pohjasiikojen pituusluokkien 10-19,9 cm (*Pisidium* keskipituus 1,90 mm $n=100$), 20-29,9 cm (*P.* keskipituus 2,91 mm $n=73$) ja 30-39,9 cm välillä Oikojärvässä ($p < 0,01$). Tukeyn testien mukaan hernesimpukoiden pituuksissa oli eroa 10-19,9 cm – 20-29,9 cm ($p < 0,001$) ja 10-19,9 cm – 30-39,9 cm ($p < 0,001$) pituusluokkien välillä.

Palojärvässä varianssianalyysillä voitiin vertailla viiden pohjasiika pituusluokan *Eurycerus*-vesikirpun pituutta. Pituusluokkien 10-19,9 cm (*E.* keskipituus 1,70 mm $n=60$), 20-29,9 cm (*E.* keskipituus 1,90 mm $n=116$), 30-39,9 cm (*E.* keskipituus 1,94 mm $n=173$), 40-49,9 cm (*E.* keskipituus 2,02 mm $n=144$) ja 50-59,9 cm (*E.* keskipituus 2,10 mm $n=28$) välillä oli tilastollisesti merkitsevä ero $p < 0,001$. Tukeyn testillä saatiin selville ne pituusluokat joiden välillä oli eroa. Tilastollisesti merkittävät erot *Eurycerus*-vesikirppujen pituuksissa oli pituusluokkien 10-19,9 cm – 20-29,9 cm ($p < 0,001$), 10-19,9 cm – 30-39,9 cm ($p < 0,001$), 10-

19,9 cm – 40-49,9 cm ($p < 0,001$), 10-19,9 cm – 50-59,9 cm ($p < 0,001$), 20-29,9 cm – 40-49,9 cm ($p < 0,05$) ja 20-29,9 cm – 50-59,9 cm ($p < 0,05$) välillä.

Myös hernesimpukoiden pituuksia pystyttiin testaamaan viidessä (10-19,9 cm; *P.* keskipituus 1,63 mm, $n=9$, 20-29,9 cm; *P.* keskipituus 1,90 mm, $n=35$, 30-39,9 cm; *P.* keskipituus 1,89 mm, $n=105$, 40-49,9 cm; *P.* keskipituus 1,80 mm, $n=24$ ja 50-59,9 cm; *P.* keskipituus 4,53mm $n=3$) pohjasiaan pituusluokassa Palojärvessä. Pituudet eivät olleet normaalistajakautuneita, joten ravinnoksi käytettyjen hernesimpukkojen pituuksia verrattiin Kruskal-Wallis testillä. Testin mukaan näiden viiden pituusluokan välillä ei ole tilastollisesti merkitsevää eroa hernesimpukoiden pituuksissa. Pohjasiikojen ravinnoksi käyttämien liejukotiloiden pituuksia verrattiin t-testillä kahdessa pituusluokassa: 30,39,9 cm (*Valvata* keskipituus 3,00 mm, $n=32$) ja 40-49,9 cm (*V.* keskipituus 2,95 mm, $n=16$). Näiden kahden pituusluokan välillä ei ollut tilastollisesti merkitsevää eroa liejukotiloiden pituuksissa.

Kiiskien pituusluokkien välillä voitiin vertailla kiisken mahan sisällöstä mitattujen *Eurycercus*-vesikirppujen ja hernesimpukoiden pituuksia t-testillä Palo- ja Oikojärvessä (taulukko 9). Palojärven *Eurycercus*-vesikirppujen pituuksissa oli tilastollisesti merkitsevä ero pituusluokkien välillä ($p < 0,05$). Pituusluokan 0-9,9 cm vesikirppujen pituus oli 2,21 mm ja otos oli kooltaan 234 kappaletta ja 10-19,9 cm pituusluokkaan kuuluvien kiiskien ravinnoksi käyttämien vesikirppujen keskipituus oli 2,12 mm ja mitattuja *Eurycercus*-yksilöitä oli 176 kappaletta. Palojärvessä hernesimpukoiden pituuksissa ei ollut eroa pituusluokkien välillä t-testin mukaan (0-9,9 cm; *P.* keskipituus 1,62 mm, $n=5$, 10-19,9 cm: *P.* keskipituus 1,73 mm, $n=9$).

Myös Oikojärven *Eurycercus*-vesikirppujen pituuksissa oli eroa pituusluokkien välillä t-testin mukaan ($p < 0,001$). Kiisket, jotka kuuluvat pituusluokkaan 0-9,9 cm (*Eurycercus* keskipituus 1,85 mm, $n=184$) käyttivät ravinnokseen pituudelta pienempiä vesikirppuja kuin 10-19,9 cm (*E.* keskipituus 2,00 mm, $n=229$) pituusluokkaan kuuluvat kiisket. Oikojärven hernesimpukoiden keskipituus oli 1,53 mm ($n=3$) 0-9,9 cm pituusluokkaan kuuluvilla kiiskillä ja 10-19,9 cm pituusluokkaan kuuluvien kiiskien hernesimpukoiden keskipituus oli 2,18 mm ($n=17$). T-testin mukaan hernesimpukoiden pituuksissa ei ollut ero pituusluokkien välillä.

Palojärvessä kiisken ravinnosta mitattuja lajeja oli neljä ja Oikojärvessä viisi. Hernesimpukoiden ja *Eurycercus*-vesikirppujen pituuksia voitiin vertailla järvien välillä t-testin avulla ($n \geq 3$). Hernesimpukoiden pituuksissa oli tilastollisesti merkitsevä ero järvien välillä ($p < 0,05$) ja myös *Eurycercus*-vesikirppujen pituuksissa oli eroa järvien välillä ($p < 0,001$). Kiisket käyttivät Palojärvessä ravinnokseen pienempiä hernesimpukoita kuin

Oikojärvässä, mutta Oikojärven kiiskien ravinnosta mitatut *Eurycercus*-vesikirput olivat Palojärven kiiskien ravinnosta mitattuja vesikirppuja pienempiä.

Taulukko 9. Selkärangattomien keskipituudet (mm) ja 95% luottamusvälit pohjasiikojen (S) ja kiiskien (K) ravinnossa eri järävissä. Mitattujen yksilöiden lukumäärä suluissa.

Ryhmä	Koltajärvi S	Oikojärvi S	Oikojärvi K	Kuohkimajärvi S	Palojärvi S	Palojärvi K
<i>Bosmina</i> spp.	0,51±0,009 (204)	0,47±0,031 (21)	0,75 (1)	0,56±0,043 (27)		
<i>Daphnia</i> spp.	1,97±0,271 (10)			3,08±15,565 (2)		1,95±0,256 (8)
<i>Valvata</i> spp.	3,82±0,564 (27)	3,44±0,354 (32)	2,73 (1)	2,87±0,467 (41)	3,01±0,224 (49)	
<i>Pisidium</i> spp.	2,48±0,542 (4)	2,40±0,144 (183)	2,08±0,271 (20)	2,63±0,134 (139)	1,91±0,144 (176)	1,69±0,176 (14)
<i>Eurycercus</i> spp.		1,87±0,172 (44)	1,94±0,042 (410)	1,74±0,035 (281)	1,93±0,028 (521)	2,17±0,039 (413)
Calanoida				1,78±0,130 (17)		
<i>Megacyclops</i> spp.		2,22±0,488 (6)	1,83±0,235 (5)	2,50 (1)		
<i>Sphaerium</i> spp.				7,00 (1)		
<i>Lymnaea</i> spp.		8,71±2,793 (9)		9,10 (1)		
Ostracoda		1,15±0,296 (4)				
Cyclopoida						1,38 (1)

5.9 Ravintokohteiden pituuksien vertailu kiisken ja pohjasiian kesken

Palojärven kiiski käyttää ravinnokseen keskipituudeltaan pohjasiikaa hieman suurempia *Eurycercus*-vesikirppuja, näiden ravintokohteiden keskipituuksien välillä on tilastollisesti merkitsevä ero (t-testi, $p < 0,001$) (taulukko 9). Kiisken ja pohjasiian ravintona käytettyjen hernesimpukoiden keskipituuksien välillä ei ollut tilastollista eroa Palojärvässä. Oikojärvässä pohjasiikojen ja kiiskien ravinnoksi käyttämien *Eurycercus*-vesikirppujen tai hernesimpukoiden keskipituuksissa ei myöskään ollut tilastollista eroa.

6 TULOSTEN TARKASTELO

6.1 Keskeisimmät tulokset

Yksikkösaalistietojen perusteella kiisket ovat tulokaslajina sopeutuneet hyvin Oiko- ja Palojärveen. Palojärvestä kiiski oli yleisin kalalaji ja Oikojärvestä toiseksi yleisin heti pohjasiiian jälkeen. Oikojärvestä pohjasiiat ja kiisket käyttivät Schoenerin indeksin mukaan hyvin samankaltaisia elinpaikkoja. Palojärvestä elinpaikkoja ei voitu vertailla järven mataluuden takia. Tärkeimmät ravintokohteet pohjasiiioilla ja kiiskillä olivat surviaissääsken toukat ja pohjanpinnalla elävät *Eurycercus*-vesikirput. Oikojärvestä pienimpien pituusluokkien kiiskillä ja pohjasiiioilla oli Schoenerin indeksin mukaan samanlainen ravinnonkäyttö. Tutkimuksen mukaan pohjasiiat olivat aktiivisempia ravinnonhankkijoita kuin kiisket, sillä pohjasiiikojen tyhjien vatsalaukkujen osuudet olivat kiiskiin verrattuna pieniä. Vähiten aktiivisia ravinnonhankinnassa kiisket olivat olleet Oikojärvestä, mutta kuitenkin vatsalaukkujen keskimääräinen täyteisyys oli pohjasiiikoihin verrattuna korkeampi. Palojärven kiiskien vatsalaukut olivat hieman pohjasiiikaa tyhjempiä. Suurimmat ja vanhimmat pohjasiiat saatiin Kolta- ja Palojärvestä, joissa niiden tiheys oli yksikkösaalistietojen mukaan pienin. Oikojärvestä oli tiheinten pohjasiiikoja ja ne olivat myös pienimpiä keskipituudeltaan. Kuntoisuudeltaan parhaimmat pohjasiiat olivat Palojärvestä ja pituuspaino-suhteen mukaan ne olivat myös parhaiten kasvaneita. Huonokuntoisimmat ja siten myös huonoiten kasvaneita pohjasiiat olivat Oikojärvestä. Pohjasiiat tulivat sukukypsiksi 1-3 vuoden iässä riippuen järvestä. Kiisket tulivat molemmissa tutkimusjärvisissä sukukypsäksi yhden vuoden iässä. Kiiskiä oli paljon molemmissa tutkimusjärvisissä ja niiden populaatiot olivat hyvin elinvoimaisia.

6.2 Tulokaslaji kiisken vaikutus pohjasiiian elinpaikkoihin ja ravinnonkäyttöön

Ilmaston muuttuessa kalalajit pystyvät leviämään yhä pohjoisemmaksi, kuten on havaittu tässäkin tutkimuksessa. Palojärvestä kiiski on jo yksikkösaaliiden valossa vallitseva kalalaji ja sukukypsäksi kiiski tulee Palo- ja Oikojärvestä alle 5 cm pituisena ja yhden vuoden ikäisenä. Oikojärvestä havaittiin muutama alle 9 cm pituinen juveniilikiiski yksilö, kun taas Palojärvestä kaikki yli 5 cm pitkät kiisket olivat sukukypsä. Kiiskellä voi olla suuri vaikutus Pohjois-Lapin subarktisten järvien ravintoverkkoihin, koska sen lisääntymisnopeus on hyvin

nopea (Lappalainen & Kjellman 1998). Suomessa kiiskien leviäminen pohjoisemmaksi on selvä merkki leviämisesteen, tässä tapauksessa liian matalan veden lämpötilan poistumisesta, sillä molemmat kiiski populaatiot olivat elinvoimaisia. Liian kylmässä vedessä kiiskien (<15 °C) kasvu hidastuu, eikä kiiskien mätimunista kehity poikasia, joka rajoittaa populaation kasvua (Hölker & Thiel 1998, Ogle 1998). Kaikissa järvissä pohjasiian ja kiisken kasvuun vaikuttavat veden lämpötilan lisäksi useat muut ympäristötekijät, kuten vedenlaatu, ravinnon saatavuus ja epäsuorasti kalastus ja petokalojen predaatio.

Tutkimusjärvistä kolmessa, pohjasiika oli koekalastusten perusteella yleisin kalalaji ja yhdessä puolestaan kiiski. Palojärvi sijaitsee lähellä kiisken parin vuosikymmenen takaista levinneisyysrajaa ja Oikojärvi jää kauas tämän rajan ulkopuolelle. Kiiskien runsaudesta Palojärvessä voidaan arvella kiisken levinneen uusille elinalueille jo useita vuosia sitten (Koli 1990). Oikojärveen kiiski on, järven pohjoisemmasta sijainnista johtuen, todennäköisesti levinnyt hitaammin, mutta kiiskipopulaatio on onnistunut hyvin nopeasti lisääntymään, ollen nyt toiseksi yleisin kalalaji yksikkösaaliiden perusteella. Molemmissa järvissä esiintyvät lähes kaikki kiiskien ikäryhmät, joten kiiski on tämän perusteella sopeutunut hyvin uusille elinalueille.

Aikaisempien tutkimusten mukaan, pohjasiika käyttää kaikkia järven elinpaikkoja, jos järvessä ei esiinny muita siikamuotoja (Amundsen ym. 2004, Kahilainen ym. 2007, Harrod ym. 2010). Useampien siikamuotojen esiintyessä järvessä pohjasiikojen elinpaikka on litoraalivyöhyke. Oiko- ja Kuohkimajärvessä pohjasiikojen yleisimmät elinpaikat olivat litoraali- ja profundaalivyöhyke. Pelagiaalivyöhykettä pohjasiikat käyttivät vähemmän, vaikka muita siikamuotoja ei järvessä esiintynyt. Kolta- ja Palojärvessä pohjasiioilla oli käytettävissä vain litoraalivyöhyke johtuen järvien mataluudesta. Kiisken ja pohjasiian elinpaikat ovat tämän tutkimuksen mukaan hyvin samanlaiset Oikojärvessä eli molemmat lajit viihtyvät hyvin litoraali- ja profundaalivyöhykkeellä. Pohjaeläintiheyksien ja -biomassojen suurimmat esiintymät olivat Palojärvessä, koska koko järvi kuului litoraalivyöhykkeeseen, tässä järvessä on pohjasiioilla ja kiiskillä hyvin ravintoa tarjolla.

Muut järvet paitsi Koltajärvi, joka myös kuului kauttaaltaan litoraaliin, eivät olleet yhtä tuottavia kuin Palojärvi, tilastollista eroa oli pohjaeläintiheyksissä Palo- ja Kuohkimajärven välillä, josta Palojärvi oli tuottavampi. Palojärvessä surviaissääsken toukkien pienempi tiheys Koltajärveen verrattuna voi johtua kiiskien ravinnonkäytöstä, sillä niiden on havaittu käyttävän ravinnossaan paljon surviaissääsken toukkia (Kangur & Kangur 1996). Oikojärvessä ei kuitenkaan havaittu pienempää surviaissääsken toukan tiheyttä verrattaessa

kiiskettämiin tutkimusjärviin. Palojärnessä molemmille lajeille on hyvin käytettävissä pohjanpinnalla eläviä *Eurycercus*-vesikirppuja, sillä niiden tiheys oli paljon suurempi kuin muissa järvissä. Tästä oletettavasti johtuu pohjasiikojen runsas *Eurycercus*-vesikirppujen käyttö ravinnossaan Palojärnessä.

Ravintoekolokeroiden koot olivat suurimmat Kolta- ja Kuohkimajärven pohjasiiioilla. Oikojärven pohjasiiioilla on Palojärven pohjasiikojen isompi ravintoekolokerot Levinsin standardoitujen indeksien mukaan. Palojärnessä pohjasiikat käyttävät lähes yksinomaan yhtä ravintokohtetta kaikissa pituusluokissa. Palojärven pohjasiiioilla on kauttaaltaan kiiskeä pienempi ravintoekolokero ja Oikojärven kiisken ja pohjasiiian lokerot ovat kohtalaisen samankokoiset. Sekä Oiko- että Palojärven kiiski on sopeutunut hyvin, ja se voi aiheuttaa kilpailua varsinkin nuorten pohjasiikojen elinpaikkojen ja ravinnon suhteen.

Pohjasiikojen ravintokilpailu Kolta- ja Kuohkimajärnessä muiden lajien kanssa on vähäistä, koska järvet ovat kalalajistoltaan Oiko- ja Palojärveä köyhempiä; esimerkiksi Oikojärnessä muita pohjaeläinravintoa ja eläinplanktonia käyttäviä lajeja oli kuusi (kiiski, muttu, harjus, made, kirjoeväsimppu ja särki), kun taas Koltajärnessä vain neljä lajia (harjus, muttu, made ja kirjoeväsimppu) (Frost 1943, Bergman 1990, Ahlgren ym. 1999, Tarvainen ym. 2008). Palojärnessä kiisken ja muikun osuudet ovat pohjasiikaa suurempia ja Oikojärnessä kiiskien osuus on hyvin suuri, mutta muissa järvissä muiden lajien osuudet ovat hyvin pieniä. Lajien suhteellisen runsauden perusteella, Oiko- ja Palojärnessä kiiski on todennäköisesti pohjasiiian vahvin kilpailija. Kiisken on havaittu käyttävän ravintonaan muun muassa samanlaisia ravintokohteita siikojen kanssa ja myös siikojen mätiä (Rösch ym. 1996). Jos kiisket käyttävät myös pohjasiiian mätiä ravintonaan, voi se vaikuttaa pohjasiikojen nuorten ikäryhmien kokoon. Palojärnessä ja Koltajärnessä pohjasiiian kasvu on kuitenkin lähes samanlaista järvien välillä kiisken läsnäolosta huolimatta, tähän voi vaikuttaa Palojärven rehevyys. Vierekkäin sijaitsevissa Kuohkima- ja Koltajärnessä pohjasiikojen kasvu ei ole samankaltaista, vaikka järvessä ei kiiskeä esiinny. Tämän syynä voi olla Koltajärven parempi ravinnonsaatavuus ja pohjasiikapopulaation pienempi koko.

Kiisken ja pohjasiiian ravinnon käytössä on havaittavissa aiempien tutkimuksien mukaan päällekkäisyyksiä. Molempien lajien tiedetään käyttävän ravinnoksi surviaissääsken toukkia ja pohjan pinnalla elävää eläinplanktonia (Kangur & Kangur 1996, Kahilainen ym. 2003, Kahilainen ym. 2004). Pohjasiika ja kiiski käyttävät Palo- ja Oikojärnessä näitä samoja ravintokohteita. Eläinplanktonista erityisesti *Eurycercus*-vesikirput olivat molemmille lajeille tärkeä ravintokohte tutkimusjärvissä. Pohjasiikojen kasvaessa ne siirtyivät käyttämään

suurempia ravintokohteita (Tolonen 1998). Tässäkin tutkimuksessa havaittiin suurempien pohjasiikojen siirtyvän eläinplanktonista käyttämään esimerkiksi hernesimpukoita ja kotiloita, joita taas kiisket eivät juuri käyttäneet ravintonaan. Palojärven pohjasiikat käyttivät koko ikänsä lähes yksinomaan *Eurycerus*-vesikirppuja, riippumatta kalan koosta. Ravintokilpailu kiiskan, muikun ja ahventen poikasten kanssa on voinut vaikuttaa pohjasiikan erikoistumisen Palojärvessä tähän eläinplanktoniin.

Tämän tutkimuksen mukaan pienimpien Oikojärven pohjasiikojen ja kiiskien ravinto oli hyvin samankaltaista, mutta Palojärvessä kiiskien ja pohjasiikojen väliltä ei havaittu samankaltaista ravinnonkäyttöä. Koltajärvessä suurimmat pohjasiikat käyttivät pääasiallisen ravintonaan surviaissääsken toukkia ja nilviäisiä. Oikojärvessä ravinnon samankaltaisuus kiiskien kanssa voi jatkossa aiheuttaa pohjasiikan erikoistumisen vain tiettyihin ravintokohteisiin, kuten Palojärvessä on havaittavissa. Jos kiiskipopulaatio kasvaa entisestään, voi pohjasiikojen tiheys vähentyä ja kasvu hidastua kiiskan vaikutuksesta. Tähän voi johtaa mahdollinen pohjasiikan mädin predaatio ja ravintoekolokeron koon supistuminen pohjasiikalla kiiskan vaikutuksesta.

6.3 Kiiskan vaikutus pohjasiikan kasvuun ja kannantiheyteen

Huonot ympäristöolosuhteet ja muiden lajien aiheuttaman kilpailu ravinnosta ja elinpaikoista voi vaikuttaa pohjasiikan kasvuun hidastavasti, mutta myös suuri pohjasiikatiheys järvessä voi hidastaa kasvua (Amundsen ym. 2002). Tässä tutkimuksessa on havaittavissa pohjasiikojen kääpiöitymistä Oikojärvessä, todennäköisesti niiden suuren tiheyden takia, sillä yksikkösaaliiden perusteella pohjasiikakanta Oikojärvessä on Kolta- ja Palojärveä paljon suurempi. Myös Kuohkimajärvessä pohjasiikoilla on hitaampi kasvu ja suurempi tiheys kuin Kolta- ja Palojärvessä. Palojärven pohjasiikakanta on muihin järviin verrattuna melko pieni. Matalien Kolta- ja Palojärvien pohjasiikojen kuntoisuus ja kasvunopeus olivat muita järviä korkeampia.

Tulokaslajina kiiskellä on arvioitu olevan vaikutusta pohjasiikakantoihin varsinkin mädin predaation kautta (Etheridge ym. 2011). On havaittu, että siikojen kudun onnistumiseen vaikuttaa myös järvenpohjasedimentin rakenne, joka voi estää tai vähentää kiiskan mädin predaatiota. Kiiski on myös hyvin sopeutuvainen uusille elinalueille ja voi näin ollen vaikuttaa runsastuessaan pohjasiikan käytettävissä oleviin ravintovaroihin (Lappalainen & Kjellman 1998). Kiiskien vaikutusta pohjasiikojen kasvuun tai kannantiheyksiin eri järvissä ei

voida varmuudella osoittaa tässä tutkimuksessa, sillä tutkimusjärvissä pohjasiikakantoihin vaikuttaa myös järvi-altaiden ja järvien kalojen ravinnonsaataavuuden erilaisuus. Kuitenkin merkkejä kiisken mahdollisista vaikutuksista on havaittavissa. Esimerkiksi pohjasiikojen pieni tiheys Palojärvässä ja Oikojärven pohjasiikojen kapea ravintoekolokero verrattuna kiiskettämiin tutkimusjärviin, voivat olla kiisken leviämisen seurauksesta tapahtuneita muutoksia järvissä. Lisäksi pohjasiikojen ja kiiskien lukumäärää säätelevät myös petokalat, joiden määrä ja lajisto vaihtelevat tutkimusjärvissä.

Palojärvässä, jossa esiintyy myös kiiskeä, pohjasiikakanta ei yksikkösaalistietojen perusteella ole kovin tiheä, mutta von Bertalanffyn kasvuyhtälön antamien tulosten perusteellakin parhaiten kasvavat pohjasiikat ovat juuri Palojärvässä. Oiko- ja Kuohkimajärvässä pohjasiikojen suuremman tiheyden voi havaita myös pituus-painosuhteista, sillä Kolta- ja Palojärven kalojen kasvu on huomattavasti nopeampaa kuin Oiko- ja Kuohkimajärven. Palojärven pohjasiikojen kantaan kiiski on mahdollisesti voinut vaikuttaa kanta vähentävästi. Kaventamalla esimerkiksi pohjasiikojen ravintoekolokeroa kiiski on voinut vähentää pohjasiikojen määrää Palojärvässä, jonka seurauksena on voinut olla pohjasiikojen suuremmaksi kasvaminen. Oikojärvässä tällaista pohjasiikakannan harvenemista ja siitä seurannutta kalojen koon kasvamista ei ole vielä havaittavissa. Mahdollisesti näin voi kuitenkin jatkossa tulla käymään, sillä tässä tutkimuksessa havaittiin samankaltaisuutta ravinnossa pienimpien pohjasiikojen ja kiiskien välillä ja myös elinpaikat olivat hyvin samanlaista näillä lajeilla eli kilpailua näiden lajien välillä esiintyy.

Siioilla ravinnonkäytön ei ole havaittu laskevan huomattavasti talvella, mutta ruuan hankinta aktiivisuus voi pienentyä, sillä tyhjien vatsalaukkujen osuus on kesää suurempi talvella (Hayden ym. 2013a). Kiisket jatkavat myös runsasta ravinnonkäyttöä vesien viilennettyä (Kangur & Kangur 1996). Aiempien tutkimusten mukaan, kiiski käyttää ravintonaan siikojen kudun aikaan erityisesti siikojen mätiä ja voisi näin ollen vaikuttaa myös pohjasiikakantoihin (Rösch & Schmid 1996, Ogle 1998, Adams & Maitland 1998, Etheridge ym. 2011). Tässä tutkimuksessa ei kuitenkaan voitu havaita kiisken syövän pohjasiian mätiä, sillä kala-aineistot kerättiin loppukesällä ennen pohjasiian kudun alkamista. Kiiskillä on, muutamia pienempiä koskia lukuun ottamatta, suora vesistöyhteys levitä Oikojärvestä pohjoisempaan sijaitseviin Kuohkima- ja Koltajärveen, mutta oletettavasti tähän menee useita vuosia, ellei vuosikymmeniä, riippuen kiiskikantojen tiheydestä alapuolisissa järvissä ja joissa ja ilmastonmuutoksen nopeudesta. Jos kiiski leviäisi Koltajärveen asti, olisi sillä myös

mahdollisuus levitä myös Norjan puolelle, sillä Koltajärvi laskee Itämeren lisäksi myös Yykeijanvuonoon.

6.4 Kiiskipopulaatiot Palo- ja Oikojärvessä

Uusille alueille ihmisen vaikutuksesta levinneet kiisket ovat lisääntyneet ja yleistyneet järvessä nopeasti (Winfield ym. 1996, Rösch & Schmid 1996, Selgeby 1998). Kiiskien luontaisesta leviämisestä uusiin järviin ja niiden vaikutuksesta muihin kalalajeihin tiedetään varsin vähän. Suomessa kiisket eivät yleensä ole kaupallisesti tärkeä laji, joten niiden tutkimukseen on kiinnitetty huomiota vasta sen jälkeen, kun on havaittu että niillä on mahdollisesti vaikutusta taloudellisesti merkittävämpiin lajeihin, esimerkiksi siikaan. Tässä tutkimuksessa havaittiin, että Palo- ja Oikojärvessä kiiskipopulaatiot olivat hyvin sopeutuneita uusille elinalueille. Erityisesti Palojärvessä kiiski on selvinnyt uusilla elinalueilla hyvin ollen tällä hetkellä yksikkösaaliiden mukaan yleisin kalalaji. Kiisket elävät lähellä pohjaa ja niitä on havaittu jopa 80 metrin syvyydessä (Ogle 1998). Elinpaikkojen vertailua kiiski populaatioiden välillä näissä tutkimusjärvissä ei voitu tehdä, sillä Palojärvi kuului kauttaaltaan litoraalivyöhykkeeseen, mutta Oikojärvessä kiisken elinpaikat olivat litoraali- ja profundaalivyöhykkeellä kuten aikaisemmassa tutkimuksessa oli havaittu.

Ravintoekolokeroiden suuruus vaihteli Palo- ja Oikojärven kiiskipopulaatioiden välillä, joista Palojärvessä oli suuremmat ravintoekolokerot. Luultavasti Oikojärven kiiskipopulaatio on vielä sen verran uusi tulokas, ettei ole vielä saanut laajennettua ravintoekolokeroaan yhtä suureksi kuin Palojärven kiisket. Pohjasiiroista juuri Palojärvessä oli pienimmät ravintoekolokerot, joka voi olla kiisken vaikutusta, joten oletettavasti kiiski tulee kaventamaan myös Oikojärven pohjasiirojen ravintoekolokeroa.

Kiiskipopulaatioiden ravinto poikkesi järvien välillä toisistaan, johtuen luultavasti järvien erilaisesta pohjaeläinyhteisöstä, esimerkiksi Oikojärvessä esiintyi vain vähän vesisiroja, kun ne olivat Palojärven kiiskien yksi pääravintokohteista. Tässä on havaittavissa, ettei kiiskillä ole erityisiä tai samankaltaisia vaatimuksia, esimerkiksi elinpaikkojen tai ravinnon suhteen, ja näin ollen ne sopeutuvat hyvin uusille elinalueille (Winfield ym. 1996, Ogle 1998). Palojärvessä kiisket olivat nuorempia kuin Oikojärvessä, jossa puolestaan oli enemmän vanhempia kiiskiä. Palojärvessä kiisket kasvoivat nopeinten von Bertalanffyn kasvuyhtälön ja pituus- ja painosuhteen mukaan. Voisi siis olettaa, että Palojärvessä kiisket kasvavat nopeasti

ja kuolevat tai joutuvat muiden kalojen saaliiksi nuorempina, kun taas Oikojärven kiisket kasvavat hitaammin ja jäävät petojen saaliiksi tai kuolevat vanhempina.

Populaatioiden välillä on jonkin verran eroja, jotka voivat johtua muun muassa järvien erilaisista trofiatasoista, sillä Palojärven on perustuotantotaso mesotrofisena järvenä hieman oligotrofista Oikojärveä suurempi (Särkkä 1996). Lisäksi Palojärvi kuuluu kauttaaltaan litoraalivyöhykkeeseen, joten valo pääsee tunkeutumaan pohjaan asti koko järven alalla. Runsaamman ravinnonsaataavuuden takia Palojärven kiisket voivat kasvaa nopeammin. Oikojärven kiiskien ravinnonsaataavuutta ja näin ollen kasvua, voi rajoittaa järven alemman ravinteisuuden lisäksi myös tiheä pohjasiikakanta. Jatkossa Oikojärven kiiski voi pienentää pohjasiikojen tiheyttä, jonka seurauksesta kiiski yleistyisi edelleen järvessä. Palojärvessä oletettavaa on että kiiskipopulaatio säilyy vahvana järvessä.

6.5 Järvien kalastuspaineen, perustuotannon ja ilmaston vaikutus kalakantoihin

Järvien perustuotantoon vaikuttaa se, miten syvälle auringon valo pääsee vedessä tunkeutumaan, mitä syvemmälle auringon valo pääsee, sitä paksumpi on tuottavakerros (Särkkä 1996). Koltajärvessä, mutta myös Palojärvessä, pohjasiika kannantiheyttä ja kasvua voi rajoittaa järvioltaan mataluus, mikä voi kylmimpinä talvina jäätyessään rajoittaa huomattavasti kalojen elintilaa. Lohikalat viihtyvät erityisen hyvin kirrkaissa ja runsas happisissa vesistöissä (Klemetsen ym. 2003). Ilmastonmuutoksen seurauksena voi olla myös järvien perustuotannon lisääntyminen ja vesien samentuminen lisääntyneiden valumavesien ja niiden mukana tuomien ravinteiden ja humuksen seurauksesta, mikä tulokaslajien leviämisen lisäksi voi vaikuttaa pohjasiikakantoihin subarktisisissa järvissä.

Kalastuspaine vaihtelee tutkimusjärvittäin. Oiko- ja Palojärvessä, sillä järvet sijaitsevat lähellä asutusta (kausiasutusta ja ympärivuotista asutusta) ja valtatieitä. Kuitenkaan suurta vaikutusta tästä kalastuksesta ei ilmeisesti ole pohjasiikapopulaatioille, sillä järvistä ei puuttunut kokonaan minkään pituusluokan tai ikäryhmän siikoja. Kolta- ja Kuohkimajärvessä kalastusta harjoittavat voimakkaasti paikalliset Kotalahden saamelaisasukkaat ja turistit. Koltajärven rannalla sijaitsee kolmen valtakunnan rajapyykki, jolla vierailee runsaasti varsinkin kesällä turisteja, mutta Kolta- ja Kuohkimajärvelle ei pääse suoraan tietä pitkin. Mahdollisesti paikallisten asukkaiden voimakkaan verkkokalastuksen takia Koltajärvestä puuttuivat niin sanotut ruokakokoiset eli 30–40 cm pitkät pohjasiikat.

Oikojärvi on Kolta- ja Kuohkimajärveä humuspitoisempi, mikä voi mahdollisesti vähentää järven perustuotantoa ja näin ollen vaikuttaa myös kalojen ravinnonsaatavuuteen vähentävästi (Särkkä 1996). Palojärvi on järvistä ainut mesotrofinen järvi, kun taas muut järvet ovat oligotrofisia, joten Palojärvessä tuottavuus on suurinta, mikä näkyy kalojen nopeampana kasvuna ja lajiston runsautena. Mataluuden takia molemmat isot järviaaltaat, sekä Kolta- että Palojärvi, ovat jonkin verran perustuotannoltaan muita tutkimusjärviä tuottavampia, vaikka tilastollista eroa pohjaeläintiheyksissä oli vain Palo- ja Kuohkimajärven väillä, oli myös Koltajärven tuottavuus hieman suurempaa kuin Oiko- ja Kuohkimajärvestä.

Subarktisisissa järvissä ilmastonmuutoksen johdosta tapahtunutta avovesikauden ilmanlämpötilan tasaista nousua on havaittavissa viimeisen 30 vuoden ajalta (Prowse ym. 2006). Varsinkin kalanpoikaset hyötyvät lämpenemisestä ainakin aluksi nopean kasvun takia, mutta liian korkea veden lämpeneminen voi kuitenkin olla poikasille letaalitekijä (Magnuson ym. 1979). Oikojärven vuoden 2011 pohjasiikojen poikaset ovat kasvaneet ensimmäisen kesän aikana nopeasti, sillä pienin saman kesän poikanen oli pituudeltaan 7,9 senttiä. Kuten Oikojärven myös Palojärven vuoden 2009 pohjasiikojen ja kiiskien poikasten (0+ pohjasiika 10,7 cm ja 0+ kiiski 4,7cm) kasvun nopeuteen on luultavasti vaikuttanut lämmin kesä. Nämä edellä mainitut tekijät vaikuttavat suuresti pohjasiikakantoihin ja niiden kasvuun lisäksi vaikuttavat myös muiden lajien aiheuttama kilpailu ja predaatio. Suurin kilpailu pohjasiialla Oiko- ja Palojärvessä on kiiskan kanssa, mutta Palojärvessä todennäköisesti myös muikun ja ahvenen kanssa. Kolta- ja Kuohkimajärvessä on ravintokilpailua mahdollisesti mudun, harjuksen ja kirjoeväsimpun välillä. Suurimman predaatiouhkan aiheuttavat hauki ja made kaikissa järvissä.

6.6 Jatkotutkimukset ja virhearvio

Oikojärven kiiskipopulaatio tulee oletettavasti lähitulevaisuudessa rajoittamaan pohjasiikakantaa Oikojärvessä, joten tätä kehitystä olisi jatkossa hyvä seurata. Seuraamalla kiiskan vaikutusta jatkossakin pohjasiikoihin Oikojärvessä, esimerkiksi ravinnonkäytön muutosten ja kannan kasvun osalta, saataisiin hyvä kuva siitä, miten tulokaslajit vaikuttavat alkuperäislajeihin uusille alueille levitessään. Oligotrofisten järvien yksinkertaisiin ravintoverkkoihin tulokaslajit voivat vaikuttaa suuresti ja lisätutkimuksilla olisi erinomainen mahdollisuus arvioida näiden vaikutusten suuruutta. Jatkossa olisi myös hyvä seurata ilmastonmuutoksen vaikutusta subarktisten vesistöjen tilaan. Tämä sen takia, että tiedettäisiin

vaikuttavatko lämpenevät ja mahdollisesti rehevöityvät vesistöt pohjasiikapopulaatioihin tulokaslajeja enemmän.

Järvien vertailusta haastavaksi tässä tutkimuksessa tekee niiden erilaisuus muun muassa lajistoltaan ja limnologisilta ominaisuuksiltaan. Erilaiset ympäristötekijät vaikuttavat järvien perustuotantoon, esimerkiksi Oikojärven muita järviä korkeammaksi arvioitu humuspitoisuus vähentää perustuotantoa ja näin ollen kalojen ravinnonsaantia. Näillä eri ympäristötekijöillä voi olla tulokaslajia suuremmat vaikutukset pohjasiikoihin. Ympäristötekijöiden vaikutusta pohjasiikoihin voitaisiin tutkia laboratorio-olosuhteissa, joissa voidaan säädellä vedenlämpötilaa ja ravinteiden ja ravinnon määrää, jotta saataisiin selville kalojen kasvuun eniten vaikuttavat ympäristötekijät. Kuohkimajärven pohjaeläintiheys ja –biomassatuloksia voi hieman heikentää pakastetuista näytteistä tehty tunnistus, sillä osa kuolleista pohjaeläimistä on saattanut helpommin jäädä huomaamatta, kuin muiden järvien elävistä näytteistä tehty tunnistus ja kerääminen. Tämä voi vaikuttaa kalojen käytettävissä olevien ravintokohteiden ja ravinnon saatavuuden tuloksiin Kuohkimajärvessä.

Varmuudella ei voida sanoa milloin kiisket ovat levinneet Palo- ja Oikojärveen. Oletettavasti kiisket ovat levinneet ensin Palojärveen järven eteläisemmän sijainnin takia, mutta myös suurempaa jokea pitkin leviäminen pohjoisempaan Oikojärveen on saattanut olla Palojärveä nopeampaa. Kiiskipopulaatioiden leviämisreitit ja fylogeneettinen rakenne voitaisiin selvittää DNA-tutkimusten avulla. Järjestämällä lisätutkimuksia Oikojärvessä selviäsi vaikuttaako kiiskipopulaatio pohjasiikakantaan vähentävästi, esimerkiksi muuttamalla pohjasiikojen elinpaikkoja ja ravinnonsaantia. Pelkästään kiisken vaikutusta pohjasiikoihin on vaikea arvioida, joten jatkotutkimuksia tarvittaisiin myös muiden lajien vaikutuksista pohjasiikakantoihin.

6.7 Yhteenveto

Ilmaston muutoksen seurauksesta kiiskien leviämisen estävä tekijä poistuu ja järvien perustuotanto mahdollisesti kasvaa. Vedenlämpötilan nousun lisäksi kiisken leviämisen pohjoisemmaksi voi mahdollistaa myös vesien virtauksissa tapahtuneet muutokset ja vesistöjen mahdollinen rehevöityminen. Lisäksi suureksi kasvanut kiiskikanta eteläisimmissä järvissä voi aiheuttaa myös leviämistä pohjoisemmaksi. Korkeampi ilmanlämpötila mahdollisesti lisää ravinnonsaatavuutta erityisesti Palo- ja Koltajärvessä, jotka ovat matalia järviä ja tästä syystä lämpenevät kesällä syvempiä Kuohkima- ja Oikojärviä nopeammin.

Kiisket sopeutuvat hyvin uusille elinalueille ja lisääntyvät nopeasti, näin ollen niiden populaatiot valtaavat nopeasti uudet elinpaikat ja voivat vaikuttaa alkuperäislajeihin niiden kantoja ja kasvua rajoittavasti. Kaikkien järvien pohjasiikojen ravinnossa *Eurycercus*-vesikirppu oli merkittävä ravintokohde varsinkin nuorilla pohjasiioilla ja Palojärven pohjasiioilla koko niiden eliniän ajan. Myös kiiskelle vesikirput olivat tärkeä ravintokohde. Jos ravintoa on runsaasti tarjolla ja toisen lajin populaation koko ole liian suuri, molemmat lajit voivat kasvaa hyvin, kuten Palojärven kiiskistä ja pohjasiioista voidaan havaita.

KIITOKSET

Erityisesti haluan kiittää Helsingin yliopiston soveltavan ympäristötutkimuksen professoria Kimmo Kahilaista ja Itä-Suomen yliopiston kalabiologian dosenttia Hannu Huuskosta pro gradu-tutkielman ohjaamisesta. Kiitokset myös Kilpisjärven biologisen tutkimusaseman henkilökunnalle majoituksesta ja avustuksesta kenttätyöskentelyn aikana. Suuri kiitos kuuluu myös ystäväilleni Vilma Lehtovaaralle, Riikka Leväselle, Anna-Maija Nakarille, Maiju Rinteelle ja Birgitta Peuhalle, jotka ovat olleet mukana edistämässä tutkielman kirjoittamista. Perheelleni kiitokset kuuluvat tukemisestani koko opiskelujeni ajalta. Avopuolisoani Sauli Silvosta tahdon kiittää kärsivällisyydestä kuunnella loputtomasti kalajuttuja Lapista.

LÄHDELUETTELO

- ACIA 2004: Impacts of a warming Arctic: Arctic climate impact assessment. – Cambridge University Press. Cambridge.
- Adams, C.E. & Tippet, R. 1991: Powan, *Coregonus lavaretus* (L.), ova predation by newly introduced ruffe, *Gymnocephalus cernuus* (L.), in Loch Lomond, Scotland. – Aquaculture and Fisheries Management 22: 239-246.
- Adams, C.E. & Maitland, P. 1998: The ruffe population of Loch Lomond, Scotland: its introduction, population expansion, and interaction with native species. – Journal of Great Lakes Research 24: 249-262.
- Ahlgren, G., Carlstein, M. & Gustafsson, I.-B. 1999: Effects of natural and commercial diets on the fatty acid content of European grayling. – Journal of Fish Biology 55: 1142-1155.
- Ahonen, P. 2012: Silkkaa hopeaa. – Suomen luonto-lehti 14.9.2012: 16-17.
- Amundsen, P.A., Kristoffersen, R., Knudsen, R. & Klemetsen, A. 2002: Long-term effects of a stock depletion programme: the rise and fall of a rehabilitated whitefish population. – Teoksessa: Todd, T. & Fleischer, G. (toim.) Advances in Limnology 57: Biology and management of coregonid fishes: 577-588s. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart.
- Amundsen, P.A., Knudsen, R., Klemetsen, A. & Kristoffersen, R. 2004: Resource competition and interactive segregation between sympatric whitefish morphs. – Annales Zoologici Fennici 41: 301-307.
- Bagenal, T. & Tesch, F. 1978: Age and growth. – Teoksessa: Bagenal, T.B. (toim.), Methods for assessment of fish production in fresh waters: 101-136. Blackwell. Oxford.

- Bergman, E. 1987: Temperature-dependent differences in foraging ability of two percids, *Perca fluviatilis* and *Gymnocephalus cernuus*. – Environmental Biology of Fishes 19: 45-53.
- Bergman, E. 1990: Effects of roach *Rutilus rutilus* on two percids, *Perca fluviatilis* and *Gymnocephalus cernuus*: importance of species interactions for diet shifts. – Oikos 57: 241-249.
- Bolin, B., Döös, B., Jäger, J. & Warrick, R. 1986: The greenhouse effect, climatic change, and ecosystems. – 574 s. John Wiley and Sons. Chichester.
- Bonebrake, T.C. & Mastrandrea, M.D. 2010: Tolerance adaptation and precipitation changes complicate latitudinal patterns of climate change impacts. – Proceeding of the National Academy of Sciences 107: 12581-12586.
- Brander, K.M. 2007: Global fish production and climate change. – Proceeding of the National Academy of Sciences 104: 19709-19714.
- Ennätyskalalautakunta 2013: 2000-luvun ennätyskalat. – <http://www.vapaa-ajankalastaja.fi/?lang=fi&svk=292>. 14.2.2013
- Etheridge, E.C., Bean, C.W. & Adams, C.E. 2011: An experimental approach to estimating vulnerability of European whitefish (*Coregonus lavaretus*) ova to predation by invasive ruffe (*Gymnocephalus cernuus*). – Ecology of Freshwater Fish 20: 299-307.
- Ficke, A., Myrick, C. & Hansen, L. 2007: Potential impacts of global climate change on freshwater fisheries. – Reviews in Fish Biology and Fisheries 17: 581-613.
- Frost, W. 1943: The natural history of the minnow, *Phoxinus phoxinus*. – Journal of Animal Ecology 12: 139-162.
- Fullerton, A.H. & Lamberti, G.A. 2006: A comparison of habitat use and habitat-specific feeding efficiency by Eurasian ruffe (*Gymnocephalus cernuus*) and yellow perch (*Perca flavescens*). – Ecology of Freshwater Fish 15: 1-9.
- Graham, C.T. & Harrod, C. 2009: Implications of climate change for the fishes of the British Isles. – Journal of Fish Biology 74: 1143-1205.
- Harrod, C., Mallela, J. & Kahilainen, K.K. 2010: Phenotype-environment correlations in a putative whitefish adaptive radiation. – Journal of Animal Ecology 79: 1057-1068.
- Hayden, B., Harrod, C. & Kahilainen, K.K. 2013a: The effects of winter ice cover on the trophic ecology of whitefish (*Coregonus lavaretus* L.) in subarctic lakes. – Ecology of Freshwater Fish 10.1111/eff.12014: 1-10 (painossa).
- Hayden, B., Holopainen, T., Amundsen, P.A., Eloranta, A.P., Knudsen, R., Praebel, K. & Kahilainen, K. 2013b: Ecological interactions between invading benthivores and native whitefish in subarctic lakes. – Freshwater Biology (painossa).
- Henson, F.G. & Newman, R.M. 2000: Effect of temperature on growth at ration and gastric evacuation rate of ruffe. – Transactions of the American Fisheries Society 129: 552-560.
- Hulme, M., Mitchell, J., Ingram, W., Lowe, J., Johns, T., New, M. & Viner, D. 1999: Climate change scenarios for global impacts studies. – Global Environmental Change 9: S3-S19.
- Hynes, H.B.N. 1950: The food of freshwater sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus* and *Pygosteus pungitius*), with a review of methods used in studied of food of fishes. – Journal of Animal Ecology 19: 36-58.
- Hölker, F. & Thiel, R. 1998: Biology of ruffe (*Gymnocephalus cernuus* (L.)) – a review of selected aspects from European literature. – Journal of Great Lakes Research 24: 186-204.
- IPCC 2007: Climate change 2007: Impacts, adaptation and vulnerability. – 841 s. Cambridge University Press. Cambridge.
- Jeppesen, E., Jensen, J., Jensen, C., Faafeng, B., Hessen, D., Sondergaard, M., Lauridsen, T., Brettum, P. & Christoffersen, K. 2003: The impact of nutrient state and lake depth on top-

- down control in the pelagic zone of lakes: a study of 466 lakes from the temperate zone to the arctic. – *Ecosystems* 6: 313-325.
- Jylhä, K., Ruosteenoja, K., Räisänen, J., Venäläinen, A., Tuomenvirta, H., Ruokolainen, L., Saku, S. & Seitola, T. 2009: Arvioita Suomen muuttuvasta ilmastosta sopeutumistutkimuksia varten. – Ilmatieteen laitos. Raportti 2009:4. 102 s. Helsinki.
- Kahilainen, K.K., Lehtonen, H. & Könönen, K. 2003: Consequence of habitat segregation to growth rate of two sparsely rakered whitefish (*Coregonus lavaretus* (L.)) forms in a subarctic lake. – *Ecology of Freshwater Fish* 12: 275-285.
- Kahilainen, K.K., Malinen, T., Tuomaala, A. & Lehtonen, H. 2004: Diel and seasonal habitat and food segregation of three sympatric *Coregonus lavaretus* forms in a subarctic lake. – *Journal of Fish Biology* 64:418-434.
- Kahilainen, K.K., Siwertsson, A., Gjelland, K.Ø, Knudsen, R., Bøhn, T. & Amundsen, P.A. 2011: The role of gill raker number variability in adaptive radiation of coregonid fish. – *Evolutionary Ecology* 25: 573-588.
- Kangur, K. & Kangur, A. 1996: Feeding ruffe (*Gymnocephalus cernuus*) in relation to the abundance of benthic organisms in Lake Võrtsjärv (Estonia). – *Annales Zoologici Fennici* 33: 473-480.
- Klemetsen, A., Amundsen, P.A., Dempson, J.B., Jonsson, B., Jonsson, N., O'Connell, M.F & Mortensen, E. 2003: Atlantic salmon *Salmo salar* L., brown trout *Salmo trutta* L. and Arctic char *Salvelinus alpinus* (L.): a review of aspects of their life histories. – *Ecology of Freshwater Fish* 12: 1-59.
- Koli, L. 1990: Suomen kalat. – 357 s. Werner Söderström Osakeyhtiö. Porvoo.
- Lappalainen, J. & Kjellman, J. 1998: Ecological and life history characteristics of ruffe (*Gymnocephalus cernuus*) in relation to other freshwater fish species. – *Journal of Great Lakes Research* 24: 228-234.
- LeCren E.D. 1951: The length-weight relationship and seasonal cycle in gonad weight and condition in the perch (*Perca fluviatilis*). – *The Journal of Animal Ecology* 20: 201-219.
- Levins, R. 1968: Evolution in changing environments. – 120 s. Princeton University Press. New Jersey.
- Lorenzen, K. & Enberg, K. 2002: Density-dependant growth as a key mechanism in the regulation of fish populations: evidence from among-population comparisons. – *Proceeding of the Royal Society B* 269:49-54.
- Lorenzoni, M., Carosi, A., Pedicillo, G. & Trusso, A. 2007: A comparative study on the feeding competition of the European perch (*Perca fluviatilis* (L.)) and the ruffe (*Gymnocephalus cernuus* (L.)) in lake Piediluco (Umbria, Italy). – *Bulletin Francais De La Peche Et De La Pisciculture* 387: 35-57.
- Lorenzoni, M., Pace, R., Pedicillo, G., Viali, P. & Carosi, A. 2009: Growth, catches and reproductive biology of ruffe *Gymnocephalus cernuus* in Lake Piediluco (Umbria, Italy). – *Folia Zool* 58: 420-435.
- Magnuson, J.J. 2010: History and heroes: the thermal niche of fishes and long-term lake ice dynamics. – *Journal of Fish Biology* 77: 1731-1744.
- Magnuson, J.J., Crowder, L.B. & Medvick, P.A. 1979: Temperature as an ecological resource. – *American Zoologist* 19: 331-343.
- Mayr, C. 2001: The influence of population density on growth of whitefish (*Coregonus lavaretus* L.) in four prealpine lakes. – *Limnologica* 31: 53-60.
- Nikolsky, G. 1963: The ecology of fishes. – 352 s. Academic Press. Lontoo.
- Ogle, D.H. 1998: A synopsis of the biology and life history of ruffe. – *Journal of Great Lakes Research* 24: 170-185.

- Ogle, D.H., Slegeby, J., Newman, R. & Henry, M. 1995: Diet and feeding periodicity of ruffe in the St. Louis River Estuary, Lake Superior. – Transactions of the American Fisheries Society 124: 356-369.
- Parmesan C. & Yohe, G. 2003: A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. – Nature 421: 37-42.
- Poole, R. 1981: A simple measure of niche breadth. – Ecology 62: 27-32.
- Prowse, T., Wrona, F., Reist, J., Gibson, J., Hobbie, J., Lévesque, L. & Vincent, W. 2006: Climate change effects on hydroecology of arctic freshwater systems. – Ambio 35: 347-358.
- Rahel, F.J. & Olden, J.D. 2008: Assessing the effects of climate change on aquatic invasive species. – Conservation Biology 22: 521-533.
- Raitaniemi, J., Nyberg, K. & Torvi, I. 2000: Kalojen iän ja kasvun määrittäminen. – s. 232. Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitos. F.G Lönnberg Oy. Helsinki.
- Rassi, P., Hyvärinen, E., Juslén, A. & Mannerkoski, I. 2010: Suomen lajien uhanalaisuus – Punainen kirja. – 685 s. Ympäristöministeriö ja Suomen ympäristökeskus. Edita Prima Oy. Helsinki.
- Root, T., Price, J., Hall, K., Schneider, S., Rosenzweig, C. & Pounds, J. 2003: Fingerprints of global warming on wild animals and plants. – Nature 421: 57-60.
- Rösch, R. & Schmid, W. 1996: Ruffe (*Gymnocephalus cernuus* L.), newly introduced into Lake Constance: preliminary data on population biology and possible effects on whitefish (*Coregonus lavaretus* L.). – Annales Zoologici Fennici 33:467-471.
- Rösch, R., Kangur, A., Kangur, K., Krämer, A., Ráb, P., Schlechta, V., Tapaninen, M. & Treasurer, J. 1996: Ruffe (*Gymnocephalus cernuus*). – Annales Zoologici Fennici 33: 305-308.
- Saat, T. & Veersalu, A. 1996: The rate of early development in perch *Perca fluviatilis* L. and ruffe *Gymnocephalus cernuus* (L.) at different temperatures. – Annales Zoologici Fennici 33: 693-698.
- Schoener, T. 1970: Nonsynchronous spatial overlap of lizards in patchy habitat. – Ecology 51: 408-418.
- Selgeby, J. 1998: Predation by ruffe (*Gymnocephalus cernuus*) on fish eggs in Lake Superior. – Journal of Great Lakes Research 24: 304-308.
- Siikavuopio, S.I., Knudsen, R., Amundsen, P.A., Sæther, B.S & James, P. 2013: Effects of high temperature on the growth of European whitefish (*Coregonus lavaretus* L.). – Aquaculture Research 44: 8-12.
- Smol, J.P., Wolfe, A.P., Birks, H.J.B., Douglas, M.S.V, Jones, V.J., Korhola, A., Plenitz, R., Rühland, K., Sorvari, S., Antonlades, D., Brooks, S.J., Fallu, M.A., Hughes, M., Keatley, B.E., Laing, T.E., Michelutti, N., Nazarova, L., Nyman, M., Paterson, A.M., Perren, B., Quinlan, R., Rautio, M., Saulnier-Talbot, É., Siitonen, S., Solovleva, N. & Weckström, J. 2005: Climate-driven regime shifts in the biological communities of arctic lakes. – Proceeding of the National Academy of Sciences 102: 4397-4402.
- Särkkä, J. 1996: Järvet ja ympäristö. Limnologian perusteet. – 157 s. Gaudeamus. Tampere.
- Tarvainen, M., Vuorio, K., & Sarvala, J. 2008: The diet of ruffe (*Gymnocephalus cernuus* (L.)) in northern lakes: new insights from stable isotope analyses. – Journal of Fish Biology 72: 1720-1735.
- Thomas, G. & Eckmann, R. 2007: The influence of eutrophication and population biomass on common whitefish (*Coregonus lavaretus*) growth – the Lake Constance example revisited. – Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 64: 402-410.

- Tietäväinen, H., Tuomenvirta H. & Venäläinen, A. 2010: Annual and seasonal mean temperature in Finland during the last 160 years based on gridded temperature data. – *International Journal of Climatology* 30: 2247-2256.
- Tolonen, A. 1998: Size-specific food selection and growth in benthic whitefish, *Coregonus lavaretus* (L.), in a subarctic lake. – *Boreal Environmental Research* 2: 387-399.
- Tolonen, A., Kjellman, J. & Lappalainen, J. 1999: Diet overlap between burbot (*Lota lota* (L.)) and whitefish (*Coregonus lavaretus* (L.)) in a subarctic lake. – *Annales Zoologici Fennici* 36: 205-214.
- Vetemaa, M. & Saat, T. 1996: Effects of salinity on the development of fresh-water and brackish-water ruffe *Gymnocephalus cernuus* (L.) embryos. – *Annales Zoologici Fennici* 33: 687-691.
- von Bertalanffy, L. 1938: A quantitative theory of organic growth. – *Human biology* 10: 181-243.
- Vuori, K.M., Bäck, S., Hellsten, S., Karjalainen, S. M., Kauppila, P., Lax, H.-G., Lepistö, L., Londesborough, S., Mitikka, S., Niemelä, P., Niemi, J., Perus, J., Pietiläinen, O.-P., Pilke, A., Riihimäki, J., Rissanen, J., Tammi, J., Tolonen, K., Vehanen, T., Vuoristo, H., & Westberg, V. 2006: Suomen pintavesien tyypittelyn ja ekologisen luokittelujärjestelmän perusteet. Helsinki. Suomen ympäristökeskus 807: 151 s.
- Wallace, R. 1981: An assessment of diet-overlap indexes. – *Transactions of the American Fisheries Society* 110: 72-76.
- Winfield, I.J., Adams, C.E. & Fletcher, J.M. 1996: Recent introductions of the ruffe (*Gymnocephalus cernuus*) to three United Kingdom lakes containing *Coregonus* species. – *Annales Zoologici Fennici* 33: 459-466.
- Winfield, I.J., Rösch, R., Appelberg, M., Kinnerbäck, A., & Rask, M. 1998: Recent introductions of ruffe (*Gymnocephalus cernuus*) to *Coregonus* and *Perca* lakes in Europe and an analysis of their natural distributions in Sweden and Finland. – *Journal of Great Lakes Research* 24: 235-248.

LIITTEET

Liite 1. Eri kalalajien saalismäärä, osuus prosentteina yksikkösaaliista sekä lajien keskipituus ja -paino eri järvissä.

Järvi ja kalalaji	Saalis (kpl)	Osuus (%)	Keskipituus (cm)	Keskipaino (g)
Koltajärvi				
Pohjasiika	133	88,7	23,6	203,4
Hauki	15	10,0	36,1	424,2
Mutu	1	0,7	7,1	2,8
Made	1	0,7	19,9	38,5
Oikojärvi				
Pohjasiika	735	78,6	17,8	56,3
Kiiski	173	18,5	9,8	10,4
Hauki	17	1,8	43,8	611,2
Mutu	5	0,5	7,5	3,6
Harjus	3	0,3	25,6	149,3
Made	1	0,1	48,3	590,0
Särki	1	0,1	19,7	77,3
Kuohkimajärvi				
Pohjasiika	206	89,2	27,7	190,7
Hauki	12	5,2	34,3	283,5
Mutu	9	3,9	7,3	3,4
Harjus	2	0,9	33,1	328,8
Kirjoeväsimppu	2	0,9	5,8	2,0
Palojärvi				
Kiiski	565	62,9	9,8	11,5
Muikku	183	20,4	15,8	28,9
Pohjasiika	79	8,8	34,4	612,2
Ahven	48	5,3	17,6	114,4
Hauki	15	1,7	47,8	1256,0
Särki	5	0,6	9,8	8,8
Made	3	0,3	37,0	1229,7

Liite 2. Pohjaeläinten ja vesikirppujen & hankajalkaisten tiheydet ja biomassat neliömetrillä eri elinpaikoilla.

Elinpaikka	Pohjaeläimet		Vesikirput & hankajalkaiset kpl/m ²	Yhteensä kpl/m ²
	kpl/m ²	g/m ²		
Koltajärvi				
Litoraali	3753	6,5	541	4294
Kuohkimajärvi				
Litoraali	1242	2,2	93	1334
Profundaali	29	0,2	0	29
Oikojärvi				
Litoraali	2085	4,3	744	2829
Profundaali	256	0,6	14	270
Palojärvi				
Litoraali	2765		3358	6123

Liite 3. Oikojärven ja Palojärven kiiskien kaikkien ravintokohteiden osuudet (%) pituusluokittain.

	<10 cm	10–19,9 cm
Oikojärvi		
<i>Bosmina</i> sp.	0,1	0,7
<i>Eurycercus</i> sp.	68,8	45,5
Hernesimpukat	1,3	3,0
Juotikkaat	0,3	
Kaislakorennot		1,4
Katkat	1,2	12,3
Liejukotilot	0,3	0,1
Malluaiset		0,7
<i>Megacyclops</i> sp.	0,5	0,1
Päiväkorentojen nymfit	0,7	0,5
Raakkuäyriäiset	1,9	0,8
Surviaissääsken toukka	12,0	9,4
Vesiperhosen toukka	13,0	23,7
Vesisiirat		1,7
Palojärvi		
<i>Daphnia</i> sp.	4,4	
<i>Eurycercus</i> sp.	28,4	36,4
Hankajalkaiset	0,02	
Hernesimpukat	0,1	0,3
Kaislakorennot		0,3
Päiväkorentojen nymfit	3,9	2,8
Surviaissääsken toukka	23,6	13,5
Vesiperhosen toukka	4,6	2,8
Vesisiirat	34,9	43,9

Liite 4. Koltajärven pohjasiikojen kaikkien ravintokohteiden osuudet (%) pituusluokittain.

	10-19,9 cm	20-29,9 cm	30-39,9 cm	40-49,9 cm	50-59,9 cm
<i>Bosmina</i> sp.	80,7	44,7		2,9	
<i>Bythotrephes</i> sp.		0,1			
<i>Daphnia</i> sp.	3,3	1,4		2,4	
<i>Eurycercus</i> sp.	7,9	18,0			
Hankajalkaiset	2,2	1,0			
Hernesimpukat		1,0		0,9	4,0
Kasvit	0,5	2,7			
Katkat		0,2			
Liejukotilot		2,4		13,2	20,0
Malluaiset		2,4		1,5	
<i>Megacyclops</i> sp.		1,4			
Pintahyönteiset	0,5	4,7		1,5	
Päiväkorentojen toukka		0,3			
Sukeltajan nymfit		0,5			
Sukeltajan toukka		1,0			
Sulanut aines		1,7		14,7	
Sulanut eläinplankton		2,6			
Surviaissääsken kotelo	2,2	3,8		0,6	46,0
Surviaissääsken toukka	1,6	4,5		5,9	30,0
Tunnistamattomat hyönteiset		0,5			
Vesiperhosen kotelo		1,7		5,0	
Vesiperhosen toukka	1,1	2,9		51,5	
Vesipunkki		0,4			

Liite 5. Kuohkimajärven pohjasiikojen kaikkien ravintokohteiden osuudet (%) pituusluokittain.

	10-19,9 cm	20-29,9 cm	30-39,9 cm	40-49,9 cm
<i>Bosmina</i> sp.	21,4	2,4	3,2	
<i>Daphnia</i> sp.		0,4		4,0
<i>Eurycercus</i> sp.	6,6	56,5	19,5	
Hankajalkaiset	46,4	1,6		
Hernesimpukat		9,1	20,2	16,0
Kaislakorennon toukka		2,8	2,0	
Kierrekotilot			5,6	
Kirjoeväsimppu			2,8	
Liejukotilot		2,2	11,0	
Maahyönteiset	21,1	1,2	2,2	
<i>Megacyclops</i> sp.		0,04		
Raakkuäyriäiset		0,1		
Sukeltajan nymfit			2,7	
Surviaissääsken kotelo	3,6	12,0	5,5	
Surviaissääsken toukka	0,9	11,6	9,2	
Vesiperhosen toukka		0,2	16,1	80,0

Liite 6. Oikojärven pohjasiikojen kaikkien ravintokohteiden osuudet (%) pituusluokittain.

	10-19,9 cm	20-29,9 cm	30-39,9 cm
<i>Bosmina</i> sp.	4,2	8,0	
<i>Eurycercus</i> sp.	67,5	12,3	7,4
Hankajalkaiset		0,3	
Hernesimpukat	13,9	49,9	27,6
Kasvit	0,6		0,3
Katkat		1,7	2,9
Kierrekotilot		1,0	26,5
Liejukotilot	0,7	12,8	31,8
<i>Megacyclops</i> sp.	1,3	0,5	
Pintahyönteiset	0,3	7,1	2,9
Raakkuäyriäiset	3,7	0,1	
Sukeltajan toukka			0,3
Sulanut eläinplankton	4,8		
Surviaissääsken toukka	2,9	6,2	0,3

Liite 7. Palojärven pohjasiikojen kaikkien ravintokohteiden osuudet (%) pituusluokittain.

	10-19,9 cm	20-29,9 cm	30-39,9 cm	40-49,9 cm	50-59,9 cm
<i>Bosmina</i> sp.	0,9		0,1		
<i>Bythotrephes</i> sp.		0,5	0,9	0,8	
<i>Daphnia</i> sp.	0,9				
<i>Eurycercus</i> sp.	84,5	89,9	73,6	68,3	86,3
Hernesimpukat	4,5	7,7	12,7	10,7	7,5
Kierrekotilot			0,5	0,5	1,3
Liejukotilot		1,9	8,3	16,0	1,9
Päivänkorennon nymfit			0,3	0,4	
Surviaissääsken toukka			0,6	0,6	
Vesiperhosen toukka				0,5	3,1
Vesisiira	9,1		3,1	2,2	