

RIISTA- JA KALATALOUDEN TUTKIMUSLAITOS  
KALATUTKIMUKSIA – FISKUNDERSÖKNINGAR

No 162

1999

Helsinki 1999

Vastaava toimittaja: Raimo Parmanne

Kansi: Ahvenparvi rantavedessä (Kuva: Reijo Juurinen)

ISBN 951-776-251-8

ISSN 0787-8478

Oy Edita Ab

Helsinki 1999

# Ahvenen ravinto Puruveden eri habitaateissa

Oili Vuorimies<sup>1</sup> ja Kimmo Tolonen<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitos, PL 6, 00721 Helsinki

<sup>2</sup> Joensuun yliopisto, Karjalan tutkimuslaitos, Ekologian osasto, PL 111, 80101 Joensuu

# Sisällys

1. JOHDANTO.....	5
2. AINEISTO JA MENETELMÄT.....	6
2.1. Tutkimusalue.....	6
2.2. Kalastukset ja aineiston käsittely.....	7
3. TULOKSET.....	10
3.1. Vuosien väliset erot ravinnonkäytössä.....	10
3.2. Ravinnon koostumus.....	10
3.2.1. Kokoluokka <130 mm.....	10
3.2.2. Kokoluokka 130-174 mm.....	11
3.2.3. Kokoluokka 175-220 mm.....	12
3.2.4. Kokoluokka >220 mm.....	13
3.3. Kokoluokkien väliset erot.....	14
3.3.1. Eläinplanktonravinnon osuus.....	14
3.3.2. Pohjaeläinravinnon osuus.....	15
3.3.3. Kalaravinnon osuus.....	15
3.4. Habitaattien väliset erot ahvenen ravinnonkäytössä.....	17
3.4.1. Eläinplanktonravinto.....	17
3.4.2. Pohjaeläinravinto.....	18
3.4.3. Kalaravinto.....	18
4. TULOSTEN TARKASTELU.....	19
4.1. Ahvenen koko ja habitaatti vaikuttavat ravinnonkäyttöön.....	19
4.2. Ahvenen saalistuksen vaikutus muikkukantoihin.....	20
KIITOKSET.....	22
KIRJALLISUUS.....	23

# 1. Johdanto

Ahven (*Perca fluviatilis* L.) on yleinen koko rannikkoalueella ja miltei kaikissa sisävesissä joitakin tunturivesiä lukuunottamatta. Ahvenen yleisyys ja runsaus perustuvat lajin hyvään sopeutumiskykyyn. Lajin ympäristövaatimukset ovat varsin väljät, lisääntyminen tehokasta ja se pystyy käyttämään monipuolista ravintoa.

Ahvenen koon kasvaessa sen ravinnonkäyttö muuttuu (mm. Collette ym. 1977, Bergman 1991). Nuoret ahvenet syövät eläinplanktonia, mutta kasvaessaan ne siirtyvät pohjaeläinravintoon ja kookkaimmat yksilöt syövät pääasiassa kaloja. Suuretkin ahvenet käyttävät ravintonaan myös eläinplanktonia ja pohjaeläimiä (Craig 1987).

Pohjois-Euroopan järvissä kalayhteisöjen lajikoostumukset vaihtelevat järvien perustuotantotasojen mukaan. Kaikkein niukkatuottoisimpia, subarktisia järviä hallitsevat lohikaloista nieriä ja taimen (Nilsson 1972). Ahvenkalojen, lähinnä ahvenen, ja siikakalojen biomassahaiput esiintyvät keskituottoisissa järvissä särkikaloiden esiintyessä vallitsevina runsastuottoisissa, rehevissä järvissä (Leach ym. 1977, Persson ym. 1991).

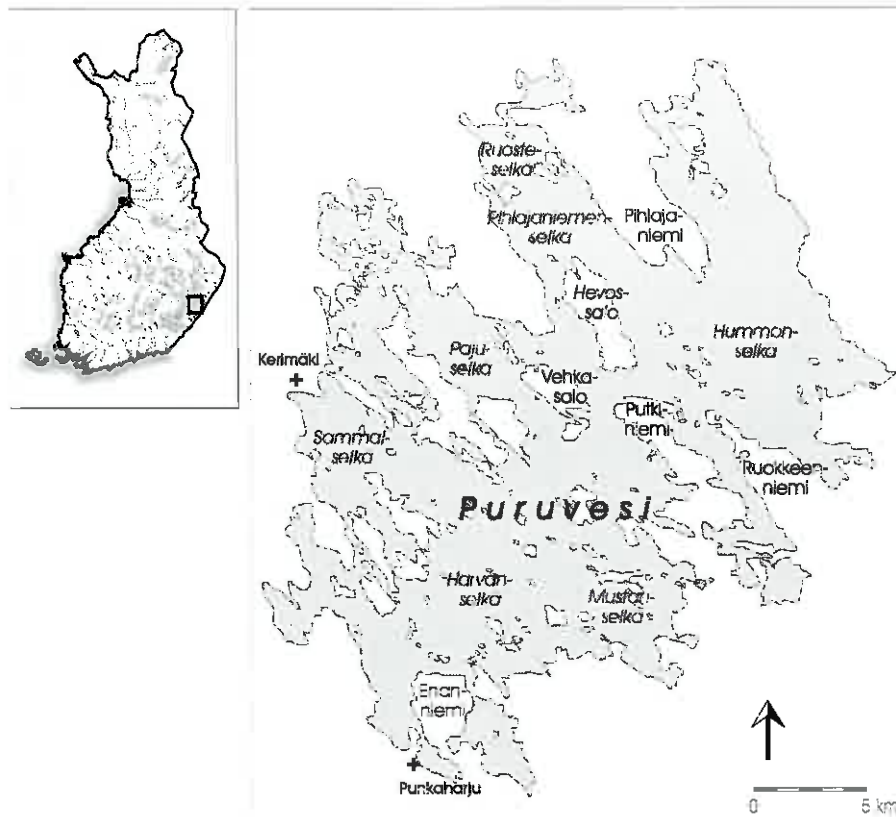
Karua Puruvettä on perinteisesti pidetty hyvänä muikkujärvenä, mutta 1980-luvun puolessa välissä muikkusaaliit romahtivat (Jurvelius ym. 1992). Vuoden 1984 hyvän muikkuvuosiluokan jälkeen kehittyi seuraava runsas vuosiluokka vasta vuonna 1995. Muikkukadon aikana ahvenesta tuli Puruvedessä sekä ulappa- että ranta-alueiden valtalaji (Kolari ym., käsikirjoitus, Vuorimies ym., käsikirjoitus). Ahvenen runsastumisen myötä tärkeäksi tutkimuskohteeksi nousi saalistuksen vaikutus muikun vuosiluokan koon määräytymisessä (esim. Huusko ja Sutela 1992, Auvinen 1995).

Tämä tutkimus on osa Saimaan tutkimusohjelmaan kuuluvaa ”Kalojen vuorovaikutukset Saimaalla” -tutkimusta. Tutkimuksen tarkoituksena oli vertailla vaihtajiksi osoittautuneen ahvenen ravinnonkäyttöä Puruvedessä erilaisilla habitaateilla muikkukadon vallitessa. Saatuja tuloksia oli tarkoitus verrata ahvenen ravinnonkäyttöön tilanteessa, jossa muikkukannat olisivat jo elpyneet. Koska muikkukantojen elpyminen Puruvedellä, ja etenkin tutkimuskohteena olevalla Hummonselällä, tapahtui hyvin hitaasti, oli tutkimuksessa keskityttävä kokonaan muikkukatotilanteeseen. Tulosten tarkastelussa on pyritty selvittämään laajemmin ahvenen kalaravinnonkäyttöä ja saalistuksen mahdollisia vaikutuksia muikkukantoihin.

## 2. Aineisto ja menetelmät

### 2.1. Tutkimusalue

Ahvenen ravintoa tutkittiin Puruveden pohjoisella päältäalla, Hummonselällä (kuva 1). Puruvesi, jonka pinta-ala on 418 km<sup>2</sup>, on oligotrofinen ja kirkasvetinen järvi (väri noin 5 mg Pt/l, näkösyvyys keskimäärin 8 m) (Kauppi ym. 1985). Keskisyvyys on noin 10 m ja suurin syvyys 66 m. Hummonselkä (83,8 km<sup>2</sup>) on varsin yhtenäinen vesialue, jonka kapeat ja matalat salmet erottavat järven muista osista. Hummonselkä on kauttaaltaan verraten syvä; yli 10 m syvää aluetta on 57 % pinta-alasta (Nissinen 1972). Päällisveden lämpötila on kesäaikaan korkeimmillaan 16-21 °C ja alusveden 7-11 °C (Kolari ym. 1997). Tuottavan kerroksen paksuus on Puruvedellä poikkeuksellisen suuri, 20 m (Huttunen ym. 1991). Suurimman osan kasvukautta se ulottuu harppauskerroksen alapuolelle, joka on heinäkuussa 5-10 m:ssä ja elokuussa yleensä 15 m:n syvyydessä (Meriläinen 1992). Vuosina 1992-1995 pohjanläheisten vesikerrosten lämpötila oli maaliskuussa noin 3 °C ja hapen kyllästysaste vaihteli välillä 44,0-56,6 % (Kolari ym. 1997).



Kuva 1. Puruvesi.

Puruveden ulappa-alueiden valtalajina on ollut muikku ja järveä on perinteisesti pidetty hyvänä muikkujärvenä. 1980-luvun puoleessa välissä muikkusaaliit romahtivat, ja vasta kesällä 1996 Hummonsella havaittiin merkkejä muikkukannan elpymisestä. Muikkukadon aikana vuonna 1992 suoritettiin Hummonsella alueella verkkosarjakoekalastukset, joiden tarkoituksena oli selvittää kalayhteisöjen rakennetta (Vuorimies ym., käsikirjoitus). Ulappa-alueiden valtalajeiksi osoittautuivat ahven (matala ulappa 55,0 % saaliin massana mitattuna; syvä ulappa 43,3 %) ja siika. Kasvillisuusrantojen runsaimmat lajit olivat ahven (39,3 %), särki ja hauki. Kivikko-hiekkarannat puolestaan olivat särki- (58,2 %) ja ahvenvaltaisia. Puruveden kalastoon kuuluvat myös kiiski, made, kuore, salakka, lahna, sorva, säyne, seipi, ruutana, pasuri, muttu, kymmenpiikki, järvikutuinen harjus, härkäsimppu, kivisimppu sekä istutettuina lajeina kuha, taimen, nieriä ja järvilohi (Bagge ja Hakkari 1985, Hakkari ja Bagge 1985, Vuorimies ym., käsikirjoitus).

Saimaassa tavataan 432 suurikokoista pohjaeläinlajia (Meriläinen 1985). Runsaslajisyn ryhmä ovat surviaissääsket (Chironomidae). Muita runsaslajisia ryhmiä ovat vesiperhoset (Trichoptera) ja vesipunkit (Hydracarina). Selvästi avoimia rantoja suosivia ovat vain koskikorennot (Plecoptera) ja vesiperhoset (Trichoptera). Suojaisilla rannoilla viihtyvät hernesimpukat (Sphaeriidae), harvasukamadot (Oligochaeta), vesisiira (*Asellus aquaticus*), sudenkorentojen (Odonata), kaislakorentojen (*Sialis* sp.) ja kaksisiipisten (Diptera) toukat. Vesisiira on erityisen runsas Puruvedellä (Meriläinen 1985). Myös harvasukamatoja esiintyy muuta Saimaata runsaammin, ja päiväkorentojen yksilömäärät kivikkorannoilla ovat suuremmat kuin Saimaan muilla alueilla. Puruveden syvänteiden kolme yleisintä taksonia ovat surviaissääskien *Stictochironomus rosenfeldi* ja *Procladius* sp. toukat sekä harvasukamato *Pelosclex ferox*. Puruveden pohjaeläimistöön kuuluu myös reliktiäyriäisiä kuten syvänteenalueilla semipelagiallisesti elävä jäännehalkoisjalkainen (*Mysis relicta* Lovén) ja sekä syvänteissä että rantavyöhykkeessä (litoraali) elävät okakatka (*Pallasea quadrispinosa* Sars) ja valkokatka (*Pontoporeia affinis* Lindström) (Bagge 1992, Liimatainen ja Bagge 1992).

Eläinplanktontaksoniteita Puruveden ulappa-alueelta (pelagiaali) on määritetty 104 ja rantavyöhykkeeltä 152 (Veijola ja Hakkari 1985). Vesikirpuista (Cladocera) *Bosmina*-, *Ceriodaphnia*-, *Polyphemus*- ja *Cyclops*-lajit suosivat tyypillisesti Puruveden ranta-alueita. Sen sijaan *Daphnia*-lajit, *Holopedium gibberum*, *Limnoscida frontosa*, *Bythotrephes longimanus* sekä hankajalkaisista (Copepoda) *Eudiaptomus*-lajit sekä *Thermocyclops-Mesocyclops* -lajiryhmä viihtyvät parhaiten ulappa-alueilla (Viljanen ja Karjalainen 1993). Hankajalkaisten ja vesikirppujen kokonaisbiomassa Puruvedessä lisääntyi 1980-luvun alusta 1990-luvun vaihteeseen. Rantavyöhykkeellä vesikirppujen ja rataseläinten kokonaisbiomassat eivät merkittävästi muuttuneet, mutta ulapalla yleisimmistä vesikirpuista *Bosmina*-suvun, *Holopedium gibberum*in sekä hankajalkaisista *Eudiaptomus*-suvun biomassat olivat selvästi kasvaneet. Karjalaisen ja Viljasen (1993) mukaan nämä muutokset saattavat olla seurausta muikkukannan heikkenemisestä.

## 2.2. Kalastukset ja aineiston käsittely

Vuosina 1993 ja 1994 ahvenia pyydettiin ravintonäytteitä varten avovesikauden ajan. Toukokuusta elokuuhun pyyntijaksot toistuivat noin kahden viikon välein. Syys- ja lokakuussa pyyntijaksoja oli vain yksi kuukautta kohti. Aineiston käsittelyssä näytteet jaoteltiin pyyntipäivämäärän mukaan alkukesän (18.5.-16.6.), keskikesän (28.6.-9.8.) ja loppukesän (22.8.-2.10.) näytteiksi. Pyynnissä käytettiin solmuväliltään 12-45 mm:n verkkoja, yleiskatsausverkkosarjaa, pohjanuottaa ja troolia. Kalastus tapahtui pääasiassa illalla. Verkkoja koettiin kahden tunnin välein. Pyyntipaikat edustivat neljää eri habitaattia: matala ulappa (syvyys 3-10 m), syvä ulappa (syvyys yli 10 m), kasvillisuusranta ja kivikko-hiekkaranta.

Kalat mitattiin 1 mm:n ja punnittiin 0,1 g:n tarkkuudella. Kaloista määritettiin myös sukupuoli ja sukukypsyyssaste. Iän ja kasvun määritykset tehtiin suomuista. Vuoden 1993 osalta myös operculumeita käytettiin vertailuaineistona iänmäärityksessä. Ravintoanalyysijä varten kaloista otettiin mahat, jotka säilöttiin välittömästi pyynnin jälkeen 70 %:n etanoliin.

Vuoden 1993 ravintinäytteistä analysoitiin 465 mahaa, joista 66 kpl (14,2 %) oli tyhjiä. Vuoden 1994 ravintinäytteistä mahaaja analysoitiin 410 kpl, joista 30 kpl (7,3 %) oli tyhjiä (taulukko 1). Vuosien 1993 ja 1994 yhdistetyn näyteaineiston jakautuminen ajallisesti ja habitaateittain on esitetty taulukossa 2.

**Taulukko 1. Ahvenen ravintinäytemäärät kokoluokittain vuosina 1993 ja 1994.**

Vuosi	Kokoluokat			
	<130 mm	130-174 mm	175-220 mm	>220 mm
1993	78	153	130	38
1994	50	83	181	66
Yhteensä	128	236	311	104

**Taulukko 2. Ahvenen ravintinäytteiden jakautuminen ajallisesti ja habitaateittain vuosien 1993 ja 1994 yhdistetyssä aineistossa.**

Kokoluokka (mm)	Matala ulappa			Syvä ulappa		
	Alku-kesä	Keski-kesä	Loppu-kesä	Alku-kesä	Keski-kesä	Loppu-kesä
<130	15	19	1	8	27	12
130-174	53	20	3	31	27	37
175-220	61	43	26	13	12	41
>220	13	13	3	5	-	23
Yht.	142	95	33	57	66	113
	Kasvillisuus-ranta			Kivikko-hiekkaranta		
	Alku-kesä	Keski-kesä	Loppu-kesä	Alku-kesä	Keski-kesä	Loppu-kesä
<130	6	17	1	4	7	11
130-174	13	21		10	21	-
175-220	25	23	8	22	29	8
>220	16	16	3	5	2	5
Yht.	60	77	12	41	59	24

Ravintoanalyysit tehtiin urakvetissä binokulaarimikroskooppia apuna käyttäen. Määrityksessä pyrittiin lajitasolle, mikäli mahdollista. Ravintoeläinten ruumiinpituudet mitattiin ja yksilömäärät laskettiin. Hyönteistoukilta mitattiin ruumiinpituuden lisäksi yleensä myös pääkapselin leveys. Runsaasti eläinplanktonia sisältävistä mahoista jouduttiin usein ottamaan osite. Osittaminen tehtiin sekoittamalla mahan sisältö magneettisekoittajalla yleensä joko 100 tai 150 ml:aan nestettä (etanoli). Tämän jälkeen näytettä otettiin pipetillä 5 ml kerrallaan urakvettiin, josta ravinto analysoitiin. Runsaana esiintyneet lajit laskettiin niin monesta 5 ml:n ositteesta, kunnes saatiin vähintään 200 yksilöä lasketuksi. Vähempilukuiset ravintoeläimet laskettiin koko



nestetilavuudesta. Runsaana esiintyneen lajin yksilömäärä laskettiin ositteiden yhteistilavuuden ja kokonaisnestemäärän suhteen perusteella.

Ravintokohteista pohjaeläimille laskettiin biomassat pituuden ja kuivapainon välisten suhteiden avulla (Smock 1980, Rosen 1981, Meyer 1989, Holopainen ja Paasivirta, julkaisematon aineisto). Kalaravinnolle laskettiin tuorepaino pituus-paino -suhteiden avulla (Ristok 1960, Leppä 1991, Korhonen ja Heikinheimo-Schmid 1993) ja tuorepainot muunnettiin edelleen kuivapainoiksi Karjalaisen ym. (1995) mukaan. Eläinplanktonille laskettiin hiilipainot tietokoneohjelmalla, jonka käyttämät arvot ovat peräisin Karjalaisen ja Viljasen julkaisemattomasta aineistosta sekä Vasaman ja Kankaalan (1991) tekemistä mittauksista. Hiilipainot muunnettiin edelleen kuivapainoiksi Salosen ym. (1976) mukaan.

Ravintokohteille laskettiin myös esiintymisfrekvenssit (F%) (mm. Rask 1989, Jamet ym. 1990). F% ilmoittaa niiden mahojen osuuden prosentteina kaikkien tutkittujen määrästä, joissa tiettyä ravintokohdetta esiintyy. Tyhjiä mahoja ei huomioitu esiintymisfrekvenssejä laskettaessa.

Eroja vuosien välisessä ravinnonkäytössä testattiin varianssianalyysillä ja eroja ravinnonkäytössä ahvenen kokoluokkien ja habitaattien välillä Kruskal-Wallis 1-suuntaisella varianssianalyysillä. Kokoluokkien ja habitaattien välillä tehtiin parittaiset vertailut (Conover 1980).

## 3. Tulokset

### 3.1. Vuosien väliset erot ravinnonkäytössä

Ahvenen kokonaisravinnonkäytössä ei vuosien 1993 ja 1994 välillä ollut tilastollisesti merkitseviä eroja eläinplankton-, pohjaeläin- eikä kalaravinnon suhteellisissa osuuksissa (ANOVA,  $p > 0,05$ ). Tällä perusteella vuosien 1993 ja 1994 aineistot yhdistettiin.

### 3.2 Ravinnon koostumus

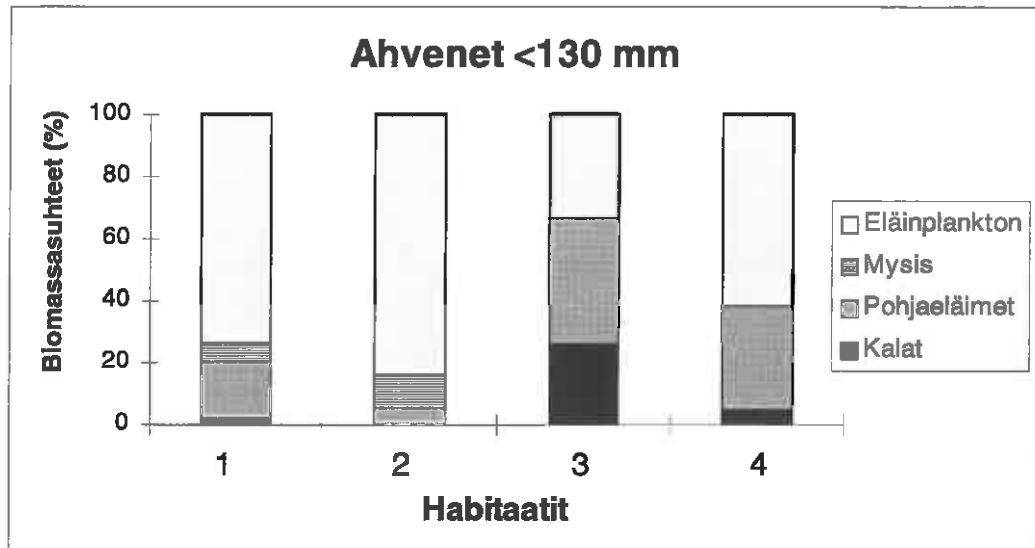
Puruveden Hummonselältä kerätty ahvenen ravintoaineisto jaettiin kalojen pituuden perusteella neljään kokoluokkaan: 1) <130 mm, 2) 130-174 mm, 3) 175-220 mm ja 4) >220 mm.

#### 3.2.1. Kokoluokka <130 mm

Eläinplankton muodosti suurimman osan ravinnosta kaikilla muilla habitaateilla paitsi kasvillisuusrannoilla, joissa pohjaeläimet olivat tärkeimpiä ravintokohteita (kuva 2). Eläinplanktonin merkitys oli suurin ulappa-alueilla; syvä ulappa (84,4 % ravinnon kuivapainosta) ja matala ulappa (73,9 %). Rantahabitaateilla vastaavat osuudet olivat kivikko-hiekkarannoilla 61,9 % ja kasvillisuusrannoilla 33,2 %. Kaikki habitaatit mukaanlukien eläinplanktonin merkitys oli suurin keskikesällä. Vesikirpuista kolme tärkeintä lajia ahvenen ravinnossa olivat *Daphnia* sp. (25,9 %), *Bythotrephes longimanus* (12,1 %) ja *Bosmina* sp. (5,9 %). *Daphnian* merkitys kasvoi loppukesää kohti. Myös *Bythotrephes*-vesikirpun osuus kasvoi keski- ja loppukesällä. Sen sijaan *Bosminaa* oli syöty enemmän alkukesällä kuin keski- ja loppukesällä. Hankajalkaisten osuus pienimmän kokoluokan ahventen ravinnossa oli huomattava (koko kasvukaudella 22,4 %). Alkukesällä runsaimpina ravinnossa esiintyivät *Eudiaptomus*- ja Cyclopoida-hankajalkaiset. Keski- ja loppukesällä etenkin ulappahabitaateilla tärkeitä saalislajeja olivat *Eurytemora lacustris* ja *Heterocope appendiculata*.

Jäännehalkoisjalkaiset olivat tärkeä ravintokohde ulappahabitaateilla alku- ja loppukesästä. Rantahabitaateilta ja keskikesällä ulapalta pyydettyjen kalojen mahoissa niitä ei esiintynyt.

Pohjaeläinten merkitys ahvenen ravinnossa väheni rantahabitaateilta ulapalle siirryttäessä: kasvillisuusrannat 40,8 %, kivikko-hiekkarannat 33,5 %, matala ulappa 17,9 % ja syvä ulappa 5,1 % ravinnon kuivapainosta. Surviaissääsken koteloida oli syöty runsaasti kaikilla habitaateilla, ja erityisesti ulappahabitaateilla ne muodostivat huomattavan osan pohjaeläinravinnosta. Surviaissääsken, samoin kuin vesiperhosten kotelot, poikkeavat muusta pohjaeläinravinnosta, koska todennäköisesti suurin osa niistä joutuu saaliiksi välivedessä noustessaan pintaan aikuistumaan tai roikkuessaan veden pintakalvossa.



**Kuva 2.** Alle 130 mm:n pituisten ahventen ravinto Puruveden Hummonseällä vuosina 1993 ja 1994. Habitaatit 1 = Matala ulappa (3-10 m), 2 = Syvä ulappa (>10 m), 3 = Kasvillisuusrannat ja 4 = Kivikko- ja hiekkarannat.

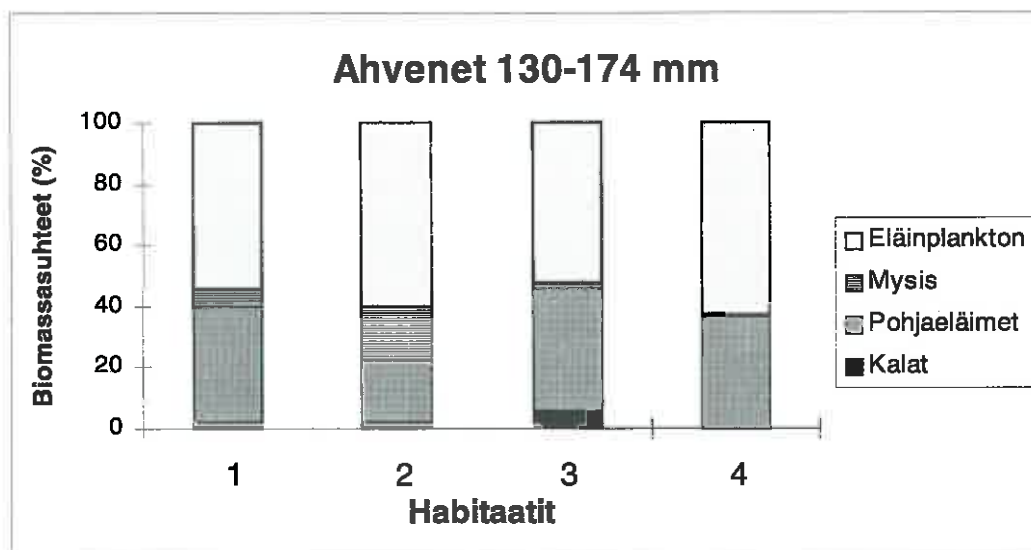
Päivänkorennon (Ephemeroptera) toukkia (mm. Baetidae, *Caenis* sp., *Ephemera vulgata*) esiintyi ravinnossa rantahabitaateilla ja matalan ulapan alueella keskikesällä (9,3-14,3 %), mutta ei alku- eikä loppukesällä. Rantahabitaateilla myös vesiperhosten toukat (mm. *Cyrtus flavidus*, *Mystacides* sp., *Oecetis* sp. ja *Phryganea* sp.) ja kotelot sekä okakatkat (*Pallasea quadrispinosa*) olivat ajoittain merkittäviä. Muita ravintokohteita olivat mm. polttiaisten (Ceratopogonidae) ja *Nebrioporus depressus* -sukeltajan (Dytiscidae) toukat sekä vesisiirat.

Pienimmän kokoluokan ahvenet söivät kalaravintoa keskikesällä matalan ulapan (3,7 %) alueella ja kasvillisuusrannoilla (36,7 %,  $F\%=47,1$ ). Syötyjä kalalajeja olivat mm. pienehköt kymmenpiikit ja ahvenen poikaset. Pienimmät kaloja syöneet yksilöt olivat 8-9 cm:n mittaisia.

### 3.2.2. Kokoluokka 130-174 mm

Eläinplanktonin suhteellisissa osuuksissa ei tämän kokoluokan ravinnossa esiintynyt tilastollisesti merkitseviä eroja eri habitaattien välillä (Kruskal-Wallis,  $p>0,05$ ) (kasvukauden keskiarvo 52,0-62,7 %) (kuva 3), vaikka kuukausittainen vaihtelu oli suurta (syvällä ulapalla 25,4-84,7 %). Kaksi tärkeintä ravintokohdetta eläinplanktonissa olivat *Bythotrephes*- ja *Daphnia* -vesikirput, joista edellinen runsastui ravinnossa keski- ja loppukesällä. Ajoittain, varsinkin alkukesästä, ravinnossa yleisinä esiintyivät *Bosmina* ja *Holopedium gibberum*. Vähälukuisempina esiintyneitä vesikirppuja olivat mm. *Eurycercus lamellatus*, *Leptodora kindti* ja *Sida crystallina*. Hankajalkaisten merkitys oli vähäisempi (8,3 %) kuin pienimmässä kokoluokassa. Niitä esiintyi varsinkin ulapalta pyydettyjen kalojen ravinnossa. Tärkeimpiä lajeja olivat soutajahankajalkaiset *Eurytemora lacustris* ja *Heterocope appendiculata*.

Viileässä vedessä viihtyvä jäännehalkoisjalkainen oli merkittävä ravintokohde varsinkin syvällä ulapalla alku- (23,6 %) ja loppukesästä (24,5 %).



Kuva 3. 130-174 mm:n pituisten ahventen ravinto Puruveden Hummonseällä vuosina 1993 ja 1994. Habitaatit 1 = Matala ulappa (3-10 m), 2 = Syvä ulappa (>10 m), 3 = Kasvillisuusrannat ja 4 = Kivikko- ja hiekkarannat.

Pohjaeläinravinnon käyttö oli syvällä ulapalla (koko kasvukauden keskiarvo 20,6 %) vähäisempää kuin muilla habitaateilla (36,9-39,9 %). Ulappahabitaateilla ravinnossa oli erityisesti oka- ja valkokatkoja sekä surviaissääsken toukkia ja kotelaita. Matalalla ulapalla ravinnossa oli myös päiväkörennon ja vesiperhosten toukkia varsinkin alkukesällä. Kasvillisuusrannoilla päiväkörennon toukat, mm. *Caenis* sp., *Ephemera vulgata*, *Metretopus alter* ja Baetidae-heimon lajit, olivat tärkeää ravintoa etenkin keskikesällä (19,2 %). Muita rantahabitaateilla esiintyneitä ravintokohteita olivat mm. polttiaisten ja surviaissääsken toukat sekä vesiperhosten (*Cyrrus flavidus*, *Cyrrus trimaculatus* ja *Phryganea* sp.) toukat ja kotelot. Surviaissääsken kotelot olivat tärkeä ravintokohde kaikilla habitaateilla.

Kalaravinnon osuus oli vähäinen myös tässä kokoluokassa (2,2 %, F%=3,81). Kaloja oli syöty molemmilla ulappahabitaateilla ja keskikesällä myös kasvillisuusrannoilla. Saalisvalikoimaan kuuluneita lajeja olivat mm. ahven (ikäryhmä 0+), kiiski, kuore ja kymmenpiikki.

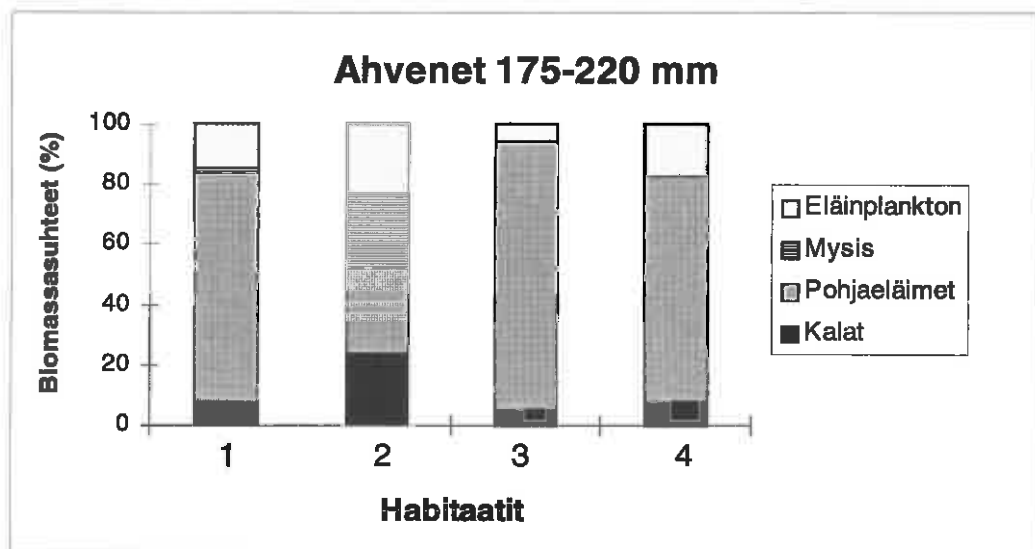
### 3.2.3. Kokoluokka 175-220 mm

Eläinplanktonin merkitys ravintona oli tässä kokoluokassa vähentynyt, mutta tietyillä habitaateilla se muodosti ajoittain jopa yli kolmanneksen ravinnon kuivapainosta (kuva 4). Syvällä ulapalla merkitys oli suurin (keskimäärin 23,0 % kuivapainosta) ja kasvillisuusrannoilla vähäisin (5,5 %). Eläinplanktonravinto koostui pääosin kookaista *Daphnia*- ja *Bythotrephes*-vesikirpuista.

Jäännehalkoisjalkaiset olivat huomattava ravintokohde syvän ulapan alueella (24,8 % kuivapainosta), ja loppukesästä ne olivatkin siellä tärkein yksittäinen saalistuksen kohde (33,5 %).

Pohjaeläimet olivat tämän kokoluokan ahventen pääasiallista ravintoa kaikilla habitaateilla (74,7-89,0 %) syvää ulappaa (28,7 %) lukuunottamatta. Alkukesästä myös syvällä ulapalla yli puolet ravinnosta (55,5 %) muodostui pohjaeläimistä. Syvän ulapan alueella pohjaeläinravinto koostui suurimmalta osin surviaissääsken kotelaita sekä oka- ja valkokatkoista. Oka- ja valkokatkat olivat tärkeää ravintoa myös matalan

ulapan alueella. Katkat olivat pääasiassa alku- ja loppukesän ravintoa. Surviaissää-  
 ken koteloiden merkitys ahvenen ravinnossa oli suuri kaikilla habitaateilla varsinkin  
 alkukesästä. Päivänkorenon toukkien osuus matalalla ulapalla ja rantahabitaateilla  
 oli huomattava erityisesti keskikesällä (25,5-57,6 % kuivapainosta), valtaosan biomas-  
 sasta muodostivat kookkaat suursurviaisen (*Ephemera vulgata*) toukat (F%=65,2-  
 83,7). Vesiperhosten (mm. *Agrypnia* sp., *Athripsodes* sp., *Cyrnus flavidus*, *Cyrnus*  
*trimaculatus*, Limnephilidae, *Molanna* sp., *Mystacides* sp., *Oecetis* sp., *Phryganea*  
 sp.) toukkia ja koteloita esiintyi mahoissa varsinkin keskikesällä. Vesiperhosten  
 merkitys ravinnossa oli suurin kivikko- ja hiekkarannoilla (keskikesällä 25,2 %).  
 Rantahabitaateilla juotikkaita (*Erpobdella* sp. ja *Helobdella stagnalis*) sekä sudenko-  
 rennon (mm. *Coenagrion* sp.) ja kaislakorenon (*Sialis* sp.) toukkia oli syöty erityi-  
 sesti alku- ja loppukesästä.

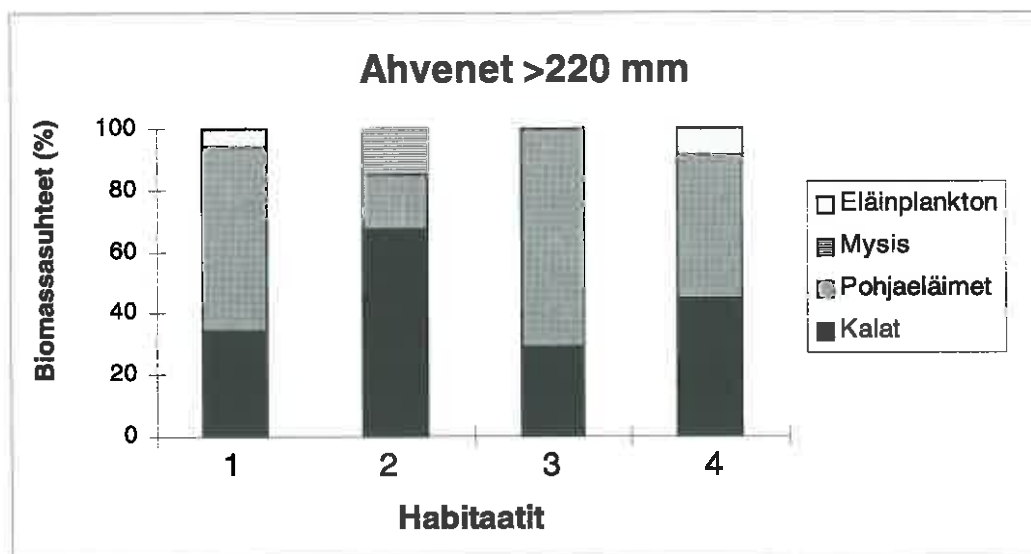


**Kuva 4.** 175-220 mm:n pituisten ahventen ravinto Puruveden Hummonse-  
 läällä vuosina 1993 ja 1994. Habitaatit 1 = Matala ulappa (3-10 m), 2 = Syvä  
 ulappa (>10 m), 3 = Kasvillisuusrannat ja 4 = Kivikko- ja hiekkarannat.

Kalaravinnon merkitys oli tämän kokoluokan ahvenilla kasvanut verrattuna pienem-  
 piin kokoluokkiin ja oli suurin syvän ulapan alueella (keskimäärin 23,5 % kuivapai-  
 nosta, F%=31,8). Muilla habitaateilla kaloja oli syöty vähemmän (5,4-8,0 % kuivai-  
 painosta), vaikka ajoittain niiden osuus saattoi olla suurempikin (kivikko- ja hiekkar-  
 annoilla loppukesällä 36,6 %). Yleisimpiä ravinnossa esiintyneitä kalalajeja olivat  
 kymmenpiikki (35 kpl), kiiski (9 kpl), ahven (8 kpl), kuore (8 kpl) ja kivisimppu (6  
 kpl).

### 3.2.4. Kokoluokka >220 mm

Eläinplanktonravinnon käyttö oli tässä kokoluokassa hyvin vähäistä (kuva 5). Pää-  
 asiallista ravintoa olivat kalat (42,6 %) ja pohjaeläimet (50,8 %). Syvällä ulapalla  
 jäänehalkoisjalkaiset olivat pääasiassa aivan loppukesän ja syksyn ravintoa (18,3 %  
 ravinnon kuivapainosta).



**Kuva 5.** Yli 220 mm:n pituisten ahventen ravinto Puruveden Hummonselällä vuosina 1993 ja 1994. Habitaatit 1 = Matala ulappa (3-10 m), 2 = Syvä ulappa (>10 m), 3 = Kasvillisuusrannat ja 4 = Kivikko- ja hiekkarannat.

Pohjaeläinten merkitys oli suurin alkukesästä (touko-kesäkuu) väheten kesän loppua kohti. Syvän ulapan alueella, jossa pohjaeläimiä syötiin selvästi vähemmän (17,9 %) kuin muilla habitaateilla (47,0-70,8 %), pohjaeläinravinto koostui surviaissääsken koteloista sekä satunnaisesti okakatkoista. Päivänkorennot olivat tärkein ryhmä matalalla ulapalla ja kasvillisuusrannoilla. Niiden merkitys erityisesti keskikesällä oli huomattava (52,6 % ravinnon kuivapainosta matalan ulapan alueella). Päivänkorentojen osuuden muodostivat pääosin kookkaat suursurviaisen toukat (F%=69,2 keskikesällä matalalla ulapalla). Surviaissääsken kotelot olivat ajoittain tärkeä ravintokohde. Vesisiroja esiintyi mahoissa erityisesti rantahabitaateilla alkua- ja keskikesällä. Juottikkaat (*Erpobdella* sp.) olivat alkukesällä kasvillisuusrannoilla yleistä ravintoa (F%=50,0). Muita ravintovalikoimaan kuuluneita pohjaeläimiä olivat mm. vesiperhosen (*Agrypnia* sp., *Cyrrus flavidus*, *Molanna* sp., *Phryganea* sp.) toukat ja kotelot, sudenkorennon (*Coenagrion* sp., *Somatochlora metallica*) ja kaislakorennon toukat sekä oka- ja valkokatkat.

Kalaravinnon merkitys oli pienin kesäkuussa, jonka jälkeen kalojen osuus ravinnossa kasvoi ollen suurimmillaan elo-syyskuussa. Habitaateista syvällä ulapalla kalaravinnon käyttö oli runsainta, ja etenkin loppukesästä tärkein saalislaji oli kuore. Kuitenkin suuri osa ravinnossa esiintyneistä lajeista oli tyypillisiä matalan veden ja littoraalin pohjakaloja (mm. kivenuoliainen ja kivisimppu), mikä viittaa toistuvasti horisontaalivaelluksiin syvän ulapan ja matalien vesien välillä. Saalisvalikoima oli monipuolinen sisältäen myös ahvenia (ikäryhmät 0+ ja 1+), kiiskiä, kymmenpiikkejä ja kahden ahvenen mahasta löytyi myös muikku.

### 3.3. Kokoluokkien väliset erot

#### 3.3.1. Eläinplanktonravinnon osuus

Eläinplanktonravinnon määrä ahvenen ravinnossa väheni kalan kasvaessa. Kokoluokkien välillä havaittiin tilastollisesti merkitsevät erot kaikilla habitaateilla

(Kruskal-Wallis,  $p < 0,05$ ). Kokoluokkien ravinnonkäyttöerojen tarkempi, pareittainen testaus on esitetty taulukossa 3.

Pääasiassa eläinplanktonravintoa käyttävien kahden pienimmän kokoluokan (<130 mm ja 130-174 mm) välillä oli tilastollisesti merkitsevä ero vain syvän ulapan alueella. Kokoluokassa 175-220 mm eläinplanktonin merkitys oli selvästi vähentynyt. Myös suurimmassa kokoluokassa (>220 mm) eläinplanktonin osuus ravinnossa oli vähäinen.

**Taulukko 3. Kokoluokkien väliset tilastolliset erot eläinplankton-, pohjaeläin- ja kalaravinnon käytössä Puruveden Hummonselällä, kokoluokkien pareittainen testaus (Conover 1980). Kokoluokkien välisten erojen merkitsevyydet: \* =  $p < 0,05$ , \*\* =  $p < 0,01$ , \*\*\* =  $p < 0,001$  ja NS = ei tilastollisesti merkitsevää eroa,  $p > 0,05$ .**

Ravintotyyppi	Kokoluokkaparit	Matala ulappa (3-10 m)	Syvä ulappa (>10 m)	Kasvillisuus-rannat	Kivikko- ja hiekkarannat
Eläinplanktonravinto	<130 vs.130-174 mm	NS	T=25,64, *	NS	NS
	<130 vs.175-220 mm	T=92,79, ***	T=75,66, ***	T=42,21, ***	T=33,97, ***
	<130 vs.>220 mm	T=109,05, ***	T=117,26, ***	T=52,40, ***	T=43,35, ***
	130-174 vs.175-220 mm	T=72,00, ***	T=50,02, ***	T=46,16, ***	T=40,33, ***
	130-174 vs. >220 mm	T=88,26, ***	T=91,62, ***	T=56,35, ***	T=49,71, ***
	175-220 vs. >220 mm	NS	T=41,60, **	NS	NS
Pohjaeläinravinto	<130 vs.130-174 mm	NS	NS	NS	NS
	<130 vs.175-220 mm	T=93,71, ***	T=35,36, **	T=53,38, ***	T=34,13, ***
	<130 vs.>220 mm	T=71,73, ***	NS	T=38,94, ***	NS
	130-174 vs.175-220 mm	T=67,76, ***	NS	T=52,12, ***	T=35,53, ***
	130-174 vs. >220 mm	T=45,78, **	NS	T=37,68, ***	NS
	175-220 vs. >220 mm	NS	T=33,93, *	NS	T=22,44, *
Kalaravinto	<130 vs.130-174 mm	NS	NS	NS	NS
	<130 vs.175-220 mm	NS	T=35,88, ***	NS	NS
	<130 vs.>220 mm	T=46,43, *	T=85,32, ***	NS	T=28,35, *
	130-174 vs.175-220 mm	NS	T=32,54, ***	NS	NS
	130-174 vs. >220 mm	T=48,47, **	T=81,98, ***	T=22,26, *	T=31,33, **
	175-220 vs. >220 mm	T=37,19, *	T=49,44, ***	T=18,05, *	T=26,20, *

### 3.3.2. Pohjaeläinravinnon osuus

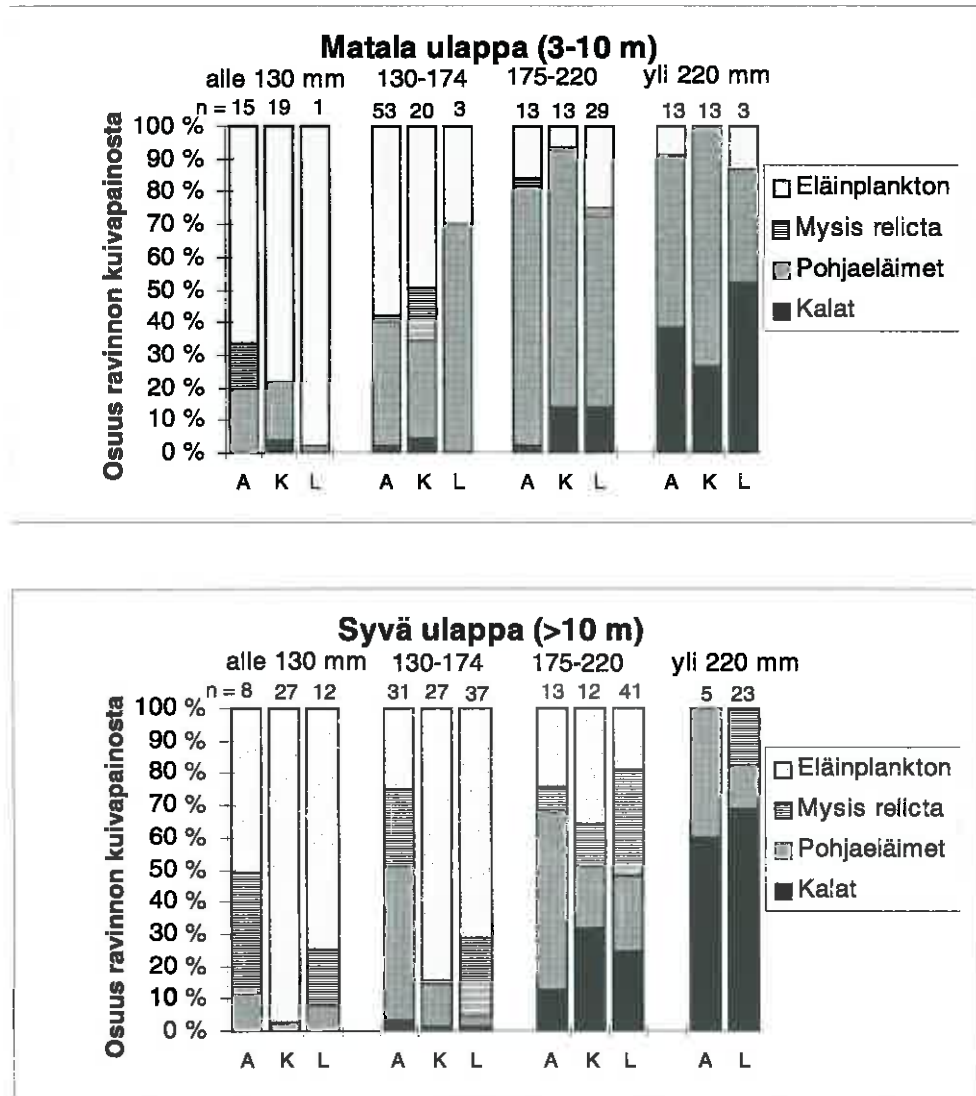
Pohjaeläinten suhteellinen osuus ravinnossa kasvoi kokoluokasta 1 (<130 mm) (5,1-40,8 % habitaatista riippuen) aina kokoluokkaan 3 (175-220 mm) (28,7-89,0 %) asti. Yli 220 mm:n pituisilla ahvenilla pohjaeläinten osuus oli jo vähentynyt (17,9-70,8 %), joskin ne olivat edelleen tärkeä ravintokohde. Kehitys oli havaittavissa kaikilla habitaateilla. Pohjaeläinravinnon suhteellisissa osuuksissa eri kokoluokkien välillä esiintyi tilastollisesti merkitsevä ero kaikilla habitaateilla (Kruskal-Wallis,  $p < 0,05$ ). Pareittainen kokoluokkien tilastollinen vertailu on esitetty taulukossa 3. Kahden pienimmän kokoluokan välillä ei esiintynyt tilastollisesti merkitseviä eroja yhdelläkään habitaatilla. Syvän ulapan alueella erot olivat pienempiä kuin muilla habitaateilla.

Jäännehalkoisjalkaisten käytössä syvän ulapan alueella esiintyi kokoluokkien välillä tilastollisesti merkitsevä ero (Kruskal-Wallis,  $p < 0,05$ ). Pareittaisessa vertailussa vain kokoluokat 1 (<130 mm) ja 3 (175-219 mm) erosivat tilastollisesti merkitsevästi toisistaan (Conover 1980,  $T=27,700$ ,  $p < 0,05$ ).

### 3.3.3. Kalaravinnon osuus

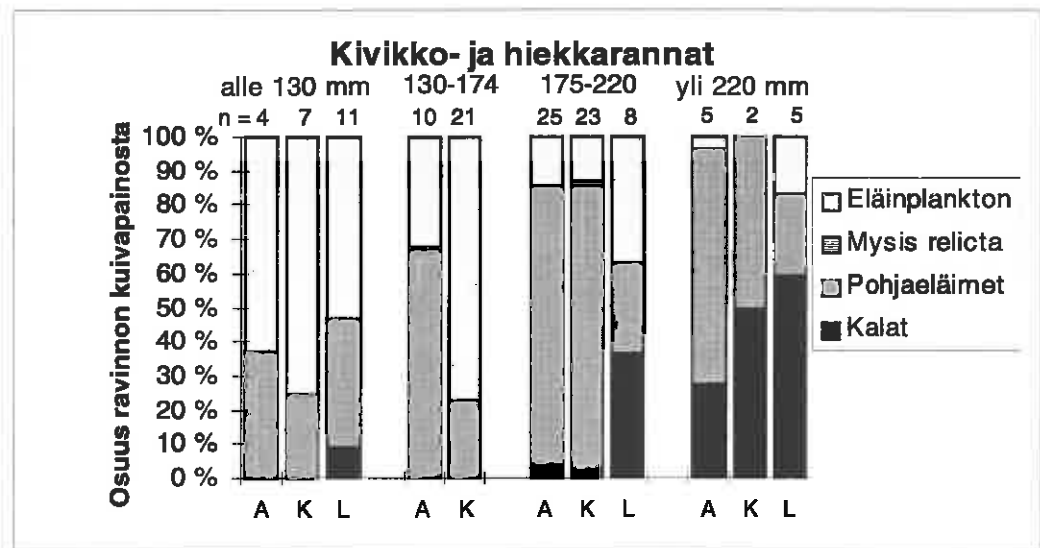
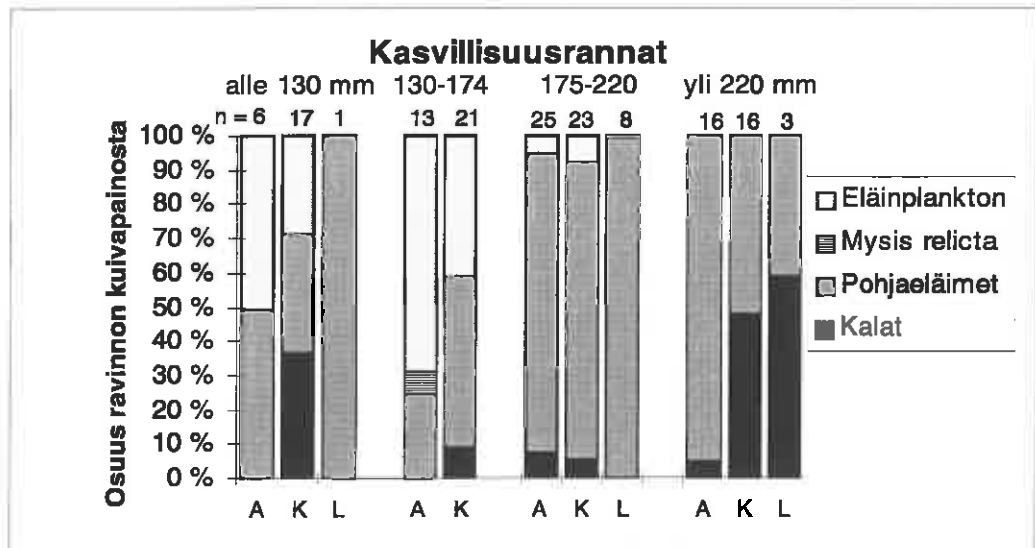
Kalaravinnon käytössä kokoluokat erosivat tilastollisesti toisistaan kaikilla habitaateilla (Kruskal-Wallis,  $p < 0,05$ ). Kokoluokkien pareittainen tilastollinen vertailu on esitetty taulukossa 3. Kahden pienimmän kokoluokan välillä ei kalaravinnon käytössä

esiintynyt tilastollisesti merkitseviä eroja yhdelläkään habitaatilla. Yli 220 mm:n mittaiset kalat erosivat tilastollisesti merkitsevästi ( $p < 0,05$ ) pienemmistä ahvenista kaikilla muilla habitaateilla paitsi kasvillisuusrannoilla. Selvimät erot kokoluokkien välillä olivat syvän ulapan alueella, missä kalaravinnon merkitys yli 175 mm:n mittaisille ahvenille oli suurin (23,5 % 175-220 mm:n ja 67,2 % >220 mm:n kokoluokassa) (kuvat 6 ja 7).



Kuva 6. Ahvenen ravinto Puruveden Hummonselän ulappa-alueella vuosina 1993-1994. A = Alkukesä, K = Keskikesä ja L = Loppukesä.





Kuva 7. Ahvenen ravinto Puruveden Hummonselän litoraalialueella vuosina 1993-1994. A = Alkukesä, K = Keskipäivä ja L = Loppukesä.

### 3.4. Habitaattien väliset erot ahvenen ravinnonkäytössä

#### 3.4.1. Eläinplanktonravinto

Eläinplanktonravinnon käytössä esiintyi tilastollisesti merkitsevä ero habitaattien välillä kokoluokassa <130 mm (Kruskal-Wallis,  $p < 0,001$ ). Habitaattien pareittainen tilastollinen vertailu on esitetty taulukossa 4. Kokoluokassa 1 (<130 mm) tilastollisesti merkitseviä eroja ei eläinplanktonravinnon käytössä esiintynyt matalan ulapan ja kivikko-hiekkarantojen eikä syvän ulapan ja kivikko-hiekkarantojen välillä. Muut habitaattiparit erosivat tilastollisesti toisistaan ( $p < 0,05$ ). 175-220 mm:n mittaisilla ahvenilla esiintyi tilastollisesti merkitsevä ero eläinplanktonin käytössä kasvillisuusrantojen sekä molempien ulappahabitaattien välillä (taulukko 4).

Habitaateista eläinplanktonin merkitys oli suurin syvällä ulapalla, kun taas kasvillisuusrannoilla sen osuus ravinnossa oli kaikkein vähäisin. Tämä sama suuntaus oli havaittavissa kolmessa pienimmässä kokoluokassa, joille eläinplankton oli tärkeä ravintokohde.

**Taulukko 4. Habitaattien väliset tilastolliset erot eläinplankton-, pohjaeläin- ja kalaravinnon käytössä Puruveden Hummonselällä, kokoluokkien pareittainen testaus (Conover 1980). Habitaatit: 1 = matala ulappa, 2 = syvä ulappa, 3 = Kasvillisuusrannat ja 4 = Kivikko- ja hiekkarannat. Kokoluokkien välisten erojen merkitsevyydet: \* =  $p < 0,05$ , \*\* =  $p < 0,01$ , \*\*\* =  $p < 0,001$  ja NS = ei tilastollisesti merkitsevää eroa,  $p > 0,05$ .**

Ravintotyyppi	Habitaattiparit	<130 mm	130-174 mm	175-220 mm	>220 mm
Eläinplanktonravinto	1-2	T=18,09, *	NS	NS	NS
	1-3	T=20,96, *	NS	T=30,200, *	NS
	1-4	NS	NS	NS	NS
	2-3	T=39,05, ***	NS	T=38,820, *	NS
	2-4	NS	NS	NS	NS
	3-4	T=24,78, *	NS	NS	NS
Pohjaeläinravinto	1-2	T=26,86, ***	T=34,724, **	T=90,110, ***	T=29,10, ***
	1-3	NS	NS	T=33,710, **	NS
	1 -	NS	NS	NS	NS
	2-3	T=42,34, ***	T=34,530, *	T=123,820, ***	T=38,63, ***
	2-4	T=21,80, *	NS	T=98,610, ***	T=19,11, *
	3-4	T=20,54, *	NS	NS	T=19,52, *
Kalaravinto	1-2	NS	NS	T=31,780, *	T=23,16, **
	1-3	NS	NS	NS	NS
	1-4	NS	NS	NS	NS
	2-3	T=21,52, *	NS	NS	T=27,20, ***
	2-4	NS	NS	T=36,790, *	NS
	3-4	NS	NS	NS	NS

### 3.4.2. Pohjaeläinravinto

Habitaattien välillä pohjaeläinravinnonkäytössä esiintyi tilastollisesti merkitsevä ero kaikissa kokoluokissa: <130 mm (Kruskal-Wallis,  $p < 0,001$ ), 130-174 mm (Kruskal-Wallis,  $p < 0,01$ ), 175-220 mm (Kruskal-Wallis,  $p < 0,001$ ) ja >220 mm (Kruskal-Wallis,  $p < 0,001$ ). Habitaattien pareittainen vertailu on esitetty taulukossa 4. Habitaateista syvä ulappa (>10m) erosi selvästi muista. Siellä pohjaeläinten merkitys ravintokohteena oli huomattavasti vähäisempi kuin litoraalissa ja matalan ulapan (3-10 m) alueella.

### 3.4.3. Kalaravinto

Kalaravinnon käytössä esiintyi habitaattien välillä tilastollisesti merkitsevä ero kokoluokissa: <130 mm (Kruskal-Wallis,  $p < 0,001$ ), 175-220 mm (Kruskal-Wallis,  $p < 0,001$ ) ja >220 mm (Kruskal-Wallis,  $p < 0,001$ ). Kokoluokassa 2 (130-174 mm) ei habitaattien välillä ollut tilastollisesti merkitseviä eroja ( $p > 0,05$ ). Habitaattien välinen pareittainen tilastollinen vertailu on esitetty taulukossa 4. Kahdessa suurimmassa kokoluokassa, joissa kalaravinnon merkitys oli suurin, syvän ulapan alue erosi selvimmän muista habitaateista. Syvällä ulapalla kalaravinnon suhteellinen osuus oli yli 175 mm:n mittaisilla kaloilla kaikkein suurin (23,5 % 175-220 mm:n ja 67,2 % >220 mm:n kokoluokassa).

## 4. Tulosten tarkastelu

### 4.1. Ahvenen koko ja habitaatti vaikuttavat ravinnonkäyttöön

Ahven on ravinnonkäytöltään hyvin joustava. Ravinto koostuu Craigin (1987) mukaan niistä lajeista ja eläinryhmistä, jotka ovat helpoiten saatavissa. Ravinnon vuodenaikaiset erot pysyvät usein samanlaisina vuodesta toiseen. Ahvenen koon ja ravintotyypin välinen suhde on vaihteleva. Joissakin järvissä, kuten Windermere-järvessä, ahven syö monipuolista ravintoa läpi koko elämänsä (Campell 1955). Toisissa järvissä erikokoisten ahventen ravinto poikkeaa selvästi toisistaan (esim. Turunen 1984, Koli ym. 1988).

Puruveden ahvenen ravinnonkäytössä oli havaittavissa riippuvuus kalan koon ja ravintotyypin välillä. Alle 175 mm:n pituisilla ahvenilla eläinplankton muodosti pääosan ravinnosta, ja pienemmät kalat suosivat pienempiä planktonlajeja. Pohjaeläinten suhteellinen osuus kasvoi aina kokoluokkaan 175-220 mm asti, ja vastaavasti suuremmat ahvenet söivät suurempia lajeja kuin pienemmät. Kalaravinnon käyttö oli vähäistä alle 220 mm:n kokoluokissa. Yli 220 mm:n pituisilla ahvenilläkin kalaravinnon suhteellinen osuus (42,6 % kokonaisravinnosta) jäi pienemmäksi kuin pohjaeläinravinnon (50,8 %). Kalaravinnon vähäisyyteen tutkimusaineistossa saattaa vaikuttaa myös kokoluokan >220 mm pienehköt näytemäärät (taulukko 2), jotka habitaatista riippuen vaihtelevat 12 ja 35 yksilön välillä. Tämän kokoluokan ahvenista vain noin 20 % oli suurempia kuin 250 mm.

Puruvedessä kalaravintoon siirtyminen tapahtui myöhäisemmässä vaiheessa kuin Vuoksen vesistöalueen Suomunjärvessä ja Onkamojärjessä (Turunen 1984) sekä Lammin Pääjärjessä (Koli ym. 1988). Näissä järvissä yli 20 cm:n pituiset ahvenet söivät joko pelkästään tai pääosin kalaravintoa. Kalaravinnon käyttöön ja siirtymisajankohtaan vaikuttavat ensisijaisesti ravinnon saatavuus (Craig 1987) sekä lajinsisäinen ja lajienvälinen kilpailu (Persson 1983a). Merialueella myöhäistä kalaravintoon siirtymistä Koli ym. (1988) ovat selittäneet energian saannin optimoinnin kannalta riittävän suurten äyriäisten runsaudella. Puruvedellä suurimman kokoluokan ahventen tärkeimpänä pohjaeläinravintona olivat järviolueelle tyypilliseen tapaan hyönteistoukat sekä pienet äyriäiset.

Voimakkaan lajinsisäisen kilpailun esiintyessä ahvenilla on suuret vuosiluokkavaihtelut (Alm 1946, Keast 1977, Persson 1983a), ja tässä tilanteessa ne harvoin siirtyvät kalaravintoon. Näissä populaatioissa rajoittavana ravintovarana ovat pohjaeläimet ja muodostuu nk. ”pullonkaula”-ilmiö, jolloin useat vuosiluokat käyttävät samaa ravintoa (Keast 1977, Persson 1983b, 1986). Tällaisen tilanteen voi aiheuttaa myös voimakas kilpailu ahvenen ja särjen välillä (Persson 1987). Särki pakottaa parempana eläinplanktonravinnon käyttäjänä sekä ahvenenpoikaset että aikuiset pohjaeläinravinnon käyttäjiksi. Tämä näkyy ennen pitkää ahvenen kasvun hidastumisena. Puruvedellä ahvenen ja särjen välinen voimakas kilpailu ei särjen vähälukuisuuden vuoksi ole ilmeistä (Tolonen 1995). Myös tämä tutkimus vahvistaa tätä käsitystä, koska eläinplanktonravinnon osuus pienillä ahvenilla pysyi huomattavana, eivätkä ne siirtyneet kovin varhaisessa vaiheessa pohjaeläinravinnon käyttäjiksi.

Kasvillisuusrantojen tärkein ravintokohderyhmä oli pohjaeläimet. Kivikko-hiekkarannoilla, samoin kuin matalassa pelagiaalissa, kaksi pienintä kokoluokkaa käytti etu-

päässä ravintonaan eläinplanktonia ja kaksi suurinta kokoluokkaa pohjaeläimiä. Syvällä ulapalla (syvyys yli 10 m) pienimmät kokoluokat söivät eläinplanktonia, 175-220 mm:n pituiset ahvenet eniten pohjaeläimiä ja yli 220 mm:n pituisilla ahvenilla kalaravinnon osuus kokonaisravinnosta oli 67,2 %. Kokoluokassa 175-220 mm *Mysisten* osuus oli huomattava (24,8 %), mikä ilmentää pyrkimystä siirtyä suurempikokoiseen ravintoon. Habitaattien välisessä vertailussa syvä ulappa erosi muista. Eläinplanktonravinnon merkitys oli siellä suurin kolmessa pienimmässä kokoluokassa. Pohjaeläimiä syötiin puolestaan huomattavasti vähemmän kuin litoraalissa tai matalalla ulapalla. Kalaravinnon osuus kokonaisravinnosta oli syvällä ulapalla suurin yli 175 mm:n pituisilla ahvenilla.

Puruveden tulokset osoittavat, että suuret ahvenet ovat avoimilla vesillä liikkuvia saalistajia, jotka tekevät toistuvia horisontaalivaelluksia syvän ulapan ja matalampien vesien välillä. Tästä osoituksena on saalislajikirjo, joka sisältää myös tyypillisiä matalamman veden ja litoraalin pohjakaloja, kuten kivennuoliaisen ja kivisimpun. Muikkukadon aikana pelagiaalin runsaimpana ahvenelle soveltuvana saalislajina on ollut kuore, joka loppukesällä oli suurten ahventen tärkeä ravintokohde, mutta kokonaisuudessaan sen merkitys ahvenen ravinnossa jäi vähäiseksi. Pienten kuoreiden läpikuultavuus vaikeuttaa niiden havaitsemista ja suojaa saalistukselta. Myös ahventen liikkuminen pelagiaalissa saattaa ajoittua eri aikaan kuin kuoreparvien vertikaalivaellukset.

Ahvenet ovat nk. toissijaisia petokaloja, koska ne pystyvät suurikokoisinakin sisällyttämään ravintoonsa eläinplanktonia ja pohjaeläimiä (Craig 1987). Petoahventen saalistustehokkuus ja ravinnonkäyttöstrategia riippuvat saaliin suojapaikkojen olemassaolosta. Avoimilla vesillä ahvenet saalistavat tyypillisesti parvina (Eklöv 1992). Alueilla, joilla on kasvillisuutta tai muita rakenteita kuten kiviä, petoahvenet saalistavat yksinään (Eklöv ja Diel 1994), ja saalistus ei ole niin tehokasta (Christensen ja Persson 1993).

Puruvedellä ahveniin ei ilmeisesti kohdistu kovaa saalistuspainetta, ja ne pystyvät siirtymään habitaatilta toiselle suhteellisen vapaasti. Haukia Puruvedellä on vähän (Kolari ym., käsikirjoitus, Vuorimies ym., käsikirjoitus). Ahvenen osuus taimenen ja nieriän ravinnossa on vain joitakin prosentteja (Kolari, käsikirjoitus). Nuoret ahvenet ovat habitaatinkäytöltään hyvin joustavia. Ne kykenevät Eklövin ja Perssonin (1995) mukaan olemaan niin avoimessa vedessä kuin suojaisilla ranta-alueillakin ja valitsevat sen habitaatin, jossa saaliiksi joutumisen riski on pienin. Esimerkiksi petoahvenen oleskellessa samoilla alueilla nuoret ahvenet vähentävät habitaatin vaihdoksia huomattavasti ja hauen läsnäollessa lähes kokonaan.

## 4.2. Ahvenen saalistuksen vaikutus muikkukantoihin

Koska muikkukanta tutkimusaikana oli pieni, jäi tässä tutkimuksessa selvittämättä Puruveden pelagiaalin valtalajin, muikun, merkitys ahvenen ravinnossa runsaan muikkukannan aikana.

Muikkukadon aikana ahvenkanta runsastui Puruvedessä. Ahvenen tiedetään käyttävän muikunpoikasia ravintonaan (esim. Huusko ja Sutela 1992), ja ahvenen saalistuksen on katsottu mahdollisesti olevan yksi tärkeimmistä muikun rekrytointiin vaikuttavista tekijöistä (Auvinen 1995, Helminen ja Sarvala 1994). Ahventa ei kuitenkaan voine pitää syyppäänä muikkukadon syntyyn. Tutkimukset esimerkiksi Konnevedeltä (Valkeajärvi 1995, Valkeajärvi ja Bagge 1995a) ovat osoittaneet, että vaikka muikun taannuttua ahvenkannat monikertaistuivat, niin ahvenkantojen runsastuminen on tapahtunut vasta muikun romahduksen jälkeen, mahdollisesti lämpimien kesien ansiosta. On kuitenkin esitetty näkemyksiä, että runsas ahvenkanta voi saalistuksellaan hidastaa muikkukannan elpymistä (esim. Valkeajärvi ja Bagge 1995b).

Jakso, jolloin ahvenkannat voivat mahdollisesti vaikuttaa muikkukantoihin, rajoittuu muikunpoikasten kasvunopeudesta riippuen niiden ensimmäisiin elinkuukausiin. Tämän jälkeen poikaset ovat kasvaneet yli ahventen suosiman saaliskoon. Tiheissä poikaspopulaatioissa saalistus vähentää vuosiluokan sisäistä ravintokilpailua, ja tämän seurauksena kasvunopeus lisääntyy (Wootton 1990). Poikaset ovat tällöin vähemmän aikaa alttiina esimerkiksi ahvenen saalistukselle.

Huuskon ym. (1996) mukaan Lentuassa keväällä ja alkukesästä kesäkuun puoleen väliin asti, muikunpoikasten oleskellessa litoraalissa, ahvenet saapuivat iltahämärissä samoille alueille etsimään ravintoa. Vaikka ahvenet saalistivat ajoittain muikunpoikasia varsin runsaasti, tutkimuksessa ei saatu suoraa näyttöä siitä, että ahvenen saalistus säätelisi muikunpoikasten runsautta litoraalialueella aikana, jolloin poikastiheydet olivat suuret. Ahvenet saapuivat litoraalialueille vasta kun veden lämpötila oli n. 10 °C ja poikastiheydet olivat jo laskusuunnassa johtuen nälkiintymisen tai muiden lajien (esim. mutu ja siika) saalistuksen aiheuttamasta kuolevuudesta. Huuskon ym. (1996) mukaan toisena mahdollisena syynä poikasmäärien laskuun oli vähittäinen, muikun yksilönkehitykseen kuuluva habitaatin vaihto rantavyöhykkeestä ulapalle. Ahvenen saalistuksen voimakkuuden vuosien välinen vaihtelu oli suurta ja johtui ensisijaisesti *Bosminan* tiheyksistä poikasalueilla. Osoittautui, että ahvenet tulivat rannalle syömään nimenomaan *Bosminaa*, ja jos sitä oli vähän, ahvenet söivät muikunpoikasia. Poikasia saalistetaan vain siinä tapauksessa, että pääravintokohteiden tiheydet ovat pieniä.

Puruvesi eroaa Lentuasta siten, että muikunpoikasiin kohdistuva ahvenen saalistus keskittyy ulappa-alueille. Jaatisen (1996, Jaatinen ym. 1999) ainoastaan yhden vuoden aineistoon perustuvassa tutkimuksessa ei ollut yhtään havaintoa litoraalialueella tapahtuvasta muikunpoikasten saalistuksesta. Tämä saattaa johtua poikasten erilaisesta käyttäytymisestä. Lentualla poikaset keräytyvät jäiden lähdon jälkeen litoraalialueille. Puruvedellä, ehkä veden väristä johtuen, muikku kutee syvemmillä, ja poikastiheyksien perusteella suuri osa poikasista elää koko poikasvaiheen ulappa-alueilla. Jaatisen (1996) mukaan Puruveden litoraalialueella ahventen pääravintokohteina olivat pohjaeläimet. Ulappa-alueilla kesäkuun puolivälin ja heinäkuun puolivälin välisenä aikana havaittiin ahvenparvien seuraavan muikunpoikasten muodostamia "lauttamaisia" parvia. Ahvenet saalistivat tällöin hyvin aktiivisesti.

Vaikka muikkuvuosiluokan suuruuden on esitetty määräytyvän pääsääntöisesti jäiden lähtöä seuraavien kolmen viikon aikana (Viljanen 1988, Karjalainen ym. 1998), on paljon poikkeuksellisia vuosia, jolloin odotettu hyvä muikkuvuosiluokka syksyllä osoittautuikin vain keskinkertaiseksi tai heikoksi. Näin tapahtui Puruvedellä kalastajien havaintojen mukaan esimerkiksi vuonna 1988. Tällöin ulappa-alueiden saalistus saattaa olla avainasemassa.

Saalistuksen vaikutuksia on vaikea osoittaa tutkimuksellisesti. Syynä on mm. suuri mahdollisten saalislajien kirjo, syötyjen poikasten nopea sulaminen sekä näytteenkeruun ongelmat (Persson ja Eklöv 1995). Muikunpoikasia saalistavan ahvenkannan osan suuruuden arviointi on ongelmallista etenkin, kun ahvenet siirtyvät hyvin joustavasti rannan ja ulapan välillä (Craig 1987). Kun halutaan tutkia esimerkiksi ahvenen saalistuksen vaikutusta muodostuvan muikkuvuosiluokan vahvuuteen, on tutkimus kohdennettava tarkoin sekä paikallisesti että ajallisesti muikunpoikasten kannalta kriittisiin ajanjaksoihin. Tähän ei sovellu saalistajan kokonaisravinnon kautta tapahtuva tutkimus, koska tällöin kriittisten jaksojen tarkastelu jää mm. pyyntiajankohdista ja pyyntipaikoista riippuen sattumanvaraiseksi.

## Kiitokset

Kiitämme Tapani Heikkistä, Asko Sikasta, Esa Hirvosta ja Tauno Nurmiota ravintoaineiston keruusta. Käsikirjoituksen työstämisessä Matti Miinalainen on ollut korvaamaton. Kiitämme myös Lauri Urhoa, Juha Karjalaista ja Raimo Parmannetta käsikirjoituksen kommentoinnista. Tutkimusta on tuettu maa- ja metsätalousministeriön yhteistyövaroin.

## Kirjallisuus

- Alm, G. 1946. Reasons for occurrence of stunted fish populations with special reference to perch. Rep. Inst. Freshw. Drottningholm 25, p. 1-146.
- Auvinen, H. 1995. Intra- and interspecific factors in the dynamics of vendace (*Coregonus albula* L.) populations. Finnish Fish. Res. 15, p. 87-96.
- Bagge, P. 1992. Saimaan makroöyriäiset (Crustacea: Branchiura ja Peracarida). Teoksessa: Viljanen, M. & Ollikainen, S. (toim.). Saimaa-seminaari 1992. Tutkimus Saimaalla. Joensuun yliopisto. Karjalan tutkimuslaitoksen julkaisuja N:o 103, s. 117-128.
- Bagge, P. & Hakkari, L. 1985. Saimaan kivikkorantojen kalastosta. Vesihallitus, Tiedotus 255, s. 227-239.
- Bergman, E. 1991. Changes in abundance of two percids, *Perca fluviatilis* and *Gymnocephalus cernuus*, along a productivity gradient: relations to feeding strategies and competitive abilities. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 48, p. 536-545.
- Campbell, R. W. 1955. Food and feeding habits of brown trout, perch and other fish in Loch Tummel. Scot. Nat. 67, p. 23-28.
- Christensen, B. & Persson, L. 1993. Species-specific antipredator behaviour: effects on prey choice in different habitats. Behav. Ecol. Sociobiol. 32, p. 1-9.
- Collette, B. B., Ali, M. A., Hokanson, K. E. F., Nagiec, M., Smirnov, S. A., Thorpe, J. E., Weatherley, A. H. & Willemsen, J. 1977. Biology of percids. J. Fish. Res. Board Can. 34, p. 1890-1899.
- Conover, W. J. 1980. Practical nonparametric statistics. 2nd ed. John Wiley & Sons, New York. 493 p.
- Craig, J. F. 1987. The biology of perch and related fish. Croom Helm London & Sydney, Timber Press Portland, Oregon. 333 p.
- Eklöv, P. 1992. Group foraging versus solitary foraging efficiency in piscivorous predators: the perch, *Perca fluviatilis*, and pike, *Esox lucius*, patterns. Anim. Behav. 44, p. 313-326.
- Eklöv, P. & Diel, S. 1994. Piscivore efficiency and refuging prey: the importance of predator search mode. Oecologia 98, p. 344-353.
- Eklöv, P. & Persson, L. 1995. Species-specific antipredator capacities and prey refuges: interactions between piscivorous perch (*Perca fluviatilis*) and juvenile perch and roach (*Rutilus rutilus*). Behav. Ecol. Sociobiol. 37, p. 169-178.
- Hakkari, L. & Bagge, P. 1985. Saimaan kasvillisuusrantojen kalastosta rantanuottausten perusteella. Vesihallitus, Tiedotus 255, s. 207-225.
- Helminen, H. & Sarvala, J. 1994. Population regulation of vendace (*Coregonus albula*) in Lake Pyhäjärvi, Southwest Finland. J. Fish Biol. 45, p. 387-400.
- Huusko, A. & Sutela, T. 1992. Fish predation on vendace (*Coregonus albula* L.) larvae in Lake Lentua, Northern Finland. Pol. Arch. Hydrobiol. 39, p. 381-391.
- Huusko, A., Vuorimies, O. & Sutela, T. 1996. Temperature- and light-mediated predation by perch on vendace larvae. J. Fish Biol. 49, p. 441-457.

- Huttunen, P., Huovinen, P. & Holopainen, A.-L. 1991. Ulan kasviplankton trofian ilmentäjänä. Joensuun yliopisto. Karjalan tutkimuslaitoksen julkaisuja N:o 98, s. 1-49.
- Jaatinen, R. 1996. Ahven muikunpoikasten saalistajana Puruveden Harvanselällä keuhkolla 1995. Pro gradu -tutkielma. Kuopion yliopisto. Soveltavan eläintieteen ja eläinlääketieteen laitos. 50 s. +1 liite.
- Jaatinen, R., Vuorimies, O. & Auvinen, H. 1999. Ahven muikunpoikasten saalistajana Puruveden Harvanselällä (tämä nide).
- Jamet, J. L., Gres, P., Lair, N. & Lassere, G. 1990. Diel feeding cycle of roach (*Rutilus rutilus*, L.) in eutrophic Lake Aydat (Massif Central, France). Arch. Hydrobiol. 118, p. 371-382.
- Jurvelius, J., Salmi, P. & Auvinen, H. 1992. Muikun ammattikalastuksen toimintaedellytysten muutokset muikkukantojen vaihdella. Teoksessa: Viljanen, M. & Ollikainen, S. (toim.). Saimaa-seminaari 1992. Joensuun yliopisto. Karjalan tutkimuslaitoksen julkaisuja N:o 103, s. 239-248.
- Karjalainen, J. & Viljanen, M. 1993. Changes in the zooplankton community of Lake Puruvesi, Finland, in relation to the stock of vendace (*Coregonus albula* L.). Verh. Internat. Verein. Limnol. 25, p. 563-566.
- Karjalainen, J., Huuskonen, H. & Medgyesy, N. 1995. Differences in metabolic rates during the early life history of vendace (*Coregonus albula* (L.)) and whitefish (*Coregonus lavaretus* (L.)). Pol. Arch. Hydrobiol. 42, p. 247-256.
- Karjalainen, J., Viljanen, M., Auvinen, H. & Sarvala, J. 1998. Muikun ja siian vuosiluokkavahvuuden arvioiminen poikasseurantojen avulla. Estimation of year class strength of coregonids by means of larval sampling. Teoksessa: Grönlund, E., Simola, H., Viljanen, M. & Niinioja, R. (toim.). Saimaa-seminaari 1998. Saimaa nyt ja tulevaisuudessa. Joensuun yliopisto. Karjalan tutkimuslaitoksen julkaisuja N:o 122, s. 26-30.
- Kauppi, M., Kettunen, I., Kivinen, J., Niinioja, R. & Sandman, O. 1985. Saimaan tila ja siihen vaikuttavat tekijät. Vesihallituksen tiedotuksia 254, 147 s.
- Keast, A. 1977. Diet overlaps and feeding relationships between the year classes in the yellow perch (*Perca flavescens*). Environ. Biol. Fishes 2, p. 53-70.
- Kolari, I. Taimenen ja nieriän ravinto ja ravinnonkulutus Puruvedessä. Käsikirjoitus.
- Kolari, I., Auvinen, H. & Hirvonen, E. Kalastus vuosina 1979-1995 Puruvedessä. Käsikirjoitus.
- Kolari, I., Auvinen, H., Hirvonen, E., Turunen, T., Heikkinen, T. & Sikanen, A. 1997. Nieriän ja taimenen oleskelualueet Puruvedessä. Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitos. Kalatutkimuksia - Fiskundersökningar 133, s. 77-99.
- Koli, L., Rask, M., Viljanen, M. & Aro, E. 1988. The diet of perch, *Perca fluviatilis* L., at Tvärminne, Northern Baltic Sea, and a comparison with two lakes. Aqua Fenn. 18, p. 185-191.
- Korhonen, P. & Heikinheimo-Schmid, O. 1993. Suurten petokalojen ravinto Ontojärvessä ja Lentuassa ja ravinnonkulutuksen arviointi. Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitos. Kalatutkimuksia - Fiskundersökningar 70, 52 s.
- Leach, J. H., Johnson, M. G., Kelso, J. R. M., Hartmann, J., Nümann, W. & Entz, B. 1977. Responses of percid fishes and their habitats to eutrophication. J. Fish. Res. Board Can. 34, p. 1964-1971.
- Leppä, M. 1991. Kivisimpun (*Cottus gobio* L.) ravinnosta, kasvusta ja saalistusaktiivisuudesta Utsjoessa. Pro gradu -tutkielma. Joensuun yliopisto, Biologian laitos. 46 s. + liitteet 11 s.



- Liimatainen, H.-M. & Bagge, P. 1992. Jäännehalkoisjalkainen (*Mysis relicta*) Saimaan syvänteiden biomonitoroinnissa. Teoksessa: Viljanen, M. & Ollikainen, S. (toim.). Saimaa-seminaari 1992. Tutkimus Saimaalla. Joensuun yliopisto. Karjalan tutkimuslaitoksen julkaisuja N:o 103, s. 101-108.
- Meriläinen, J. 1985. Saimaan rantojen pohjaeläimistö vuosina 1980-1983. Vesihallitus, Tiedotus 255, s. 137-161 + 1 liite.
- Meriläinen, J. 1992. Niukkaravinteinen, kirkas Puruvesi tuottaa mesotrofisen järven profundaalifaunan. Teoksessa: Viljanen, M. & Ollikainen, S. (toim.). Saimaa-seminaari 1992. Joensuun yliopisto. Karjalan tutkimuslaitoksen julkaisuja N:o 103, s. 109-116.
- Meyer, E. 1989. The relationship between body length parameters and dry mass in running water invertebrates. Arch. Hydrobiol. 117, p. 191-203.
- Nilsson, N.-A. 1972. Effects of introductions of salmonids into Barren lakes. J. Fish. Res. Board Can. 29, p. 693-697.
- Nissinen, T. 1972. Mätitiheys ja mädin eloonjääminen muikun (*Coregonus albula* L.) kutupaikoilla Puruvedessä ja Oulujärvessä. Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitos, Kalantutkimusosasto. Tiedonantoja Nide 1, No 1, s. 1-114.
- Persson, L. 1983a. Effects of intra- and interspecific competition on dynamics and size structure of a perch *Perca fluviatilis* and a roach *Rutilus rutilus* population. Oikos 41(1), p. 126-132.
- Persson, L. 1983b. Food consumption and the significance of detritus and algae to interspecific competition in roach *Rutilus rutilus* in a shallow eutrophic lake. Oikos 41(1), p. 118-125.
- Persson, L. 1986. Effects of reduced interspecific competition on resource utilization in perch (*Perca fluviatilis*). Ecology 67, p. 355-364.
- Persson, L. 1987. Effects of habitat and season on competitive interactions between roach (*Rutilus rutilus*) and perch (*Perca fluviatilis*). Oecologia 73, p. 170-177.
- Persson, L. & Eklöv, P. 1995. Prey refuges affecting interactions between piscivorous perch and juvenile perch and roach. Ecology 76, p. 70-81.
- Persson, L., Diel, S., Johansson, L., Andersson, G. & Hamrin, S. F. 1991. Shifts in fish community along the productivity gradient of temperate lakes - patterns and the importance of size-structured interactions. J. Fish Biol. 38, p. 281-293.
- Rask, M. 1989. A note on the diet of roach, *Rutilus rutilus* L., and other cyprinids at Tvärminne, northern Baltic Sea. Aqua Fenn. 19, p. 19-27.
- Ristok, J. 1960. Kalade noorjärkude kasvust Saadjärve järvederühmas. Eesti Loodusteaduste Archiv. Acta Scientiarum Naturalium Estoniacarum Vol. XVII. Series Biologia. 198 s.
- Rosen, R. A. 1981. Length-dry weight relationships of some freshwater zooplankton. J. Freshwat. Ecol. 1, p. 225-229.
- Salonen, K., Sarvala, J., Hakala, I. & Viljanen, M. 1976. The relation of energy and organic carbon in aquatic invertebrates. Limnol. Oceanogr. 21, p. 724-730.
- Smock, L. A. 1980. Relationships between body size and biomass of aquatic insects. Freshwater Biol. 10, p. 375-383.
- Tolonen, K. 1995. Särjen (*Rutilus rutilus*), salakan (*Alburnus alburnus*) ja mudun (*Phoxinus phoxinus*) ravinnonkäytön erot Puruvedellä kesällä 1992. Joensuun yliopisto, Matemaattis-luonnontieteellinen tiedekunta, Biologian laitos. Syventävien opintojen tutkielma. 51 s. + liitteet.

- Turunen, T. 1984. Kalojen ravinnosta ja kasvusta Suomunjärnessä ja Onkamojärnessä (PK). Joensuun yliopisto. Karjalan tutkimuslaitoksen monisteita N:o 3. 150 s.
- Valkeajärvi, P. 1995. Konneveden kalakantojen kehitys vuosina 1969-1993. Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitos. Kalatutkimuksia - Fiskundersökningar 100, s. 25-40.
- Valkeajärvi, P. & Bagge, P. 1995a. Larval abundance, growth and recruitment of vendace (*Coregonus albula* L.) in high and low stock densities in Lake Konnevesi, Finland. Arch. Hydrobiol. Spec. Issues Advanc. Limnol. 46, p. 203-209.
- Valkeajärvi, P. & Bagge, P. 1995b. Muikun ja siian poikastihydet Konneveden rantavyöhykkeessä vuosina 1984-1993. Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitos. Kalatutkimuksia - Fiskundersökningar 100, s. 41-50.
- Vasama, A. & Kankaala, P. 1991. Carbon-length regressions of planktonic crustaceans in Lake Ala-Kitka (NE.Finland). Aqua Fenn. 20, p. 95-102.
- Veijola, H. & Hakkari, L. 1985. Saimaan eläinplankton vuosina 1980-1983. Vesihallitus, Tiedotus 255, s. 83-135.
- Viljanen, M. 1988. Relations between egg and larval abundance, spawning stock and recruitment in vendace (*Coregonus albula* L.). Finnish Fish. Res. 9, p. 271-289.
- Viljanen, M. & Karjalainen, J. 1993. Horizontal distribution of zooplankton in two large lakes in eastern Finland. Verh. Internat. Verein. Limnol. 25, p. 548-551.
- Vuorimies, O., Auvinen, H., Kolari, I. & Heikkinen, T. Puruveden Hummonselän kalayhteisöjen lajikoostumus. Käsikirjoitus
- Wootton, R. J. 1990. Ecology of teleost fishes. Chapman & Hall, London. 404 p.