

*Hannu Lehtonen
Oili Vuorimies
Paula Böhling
Heikki Auvinen*

Kalakantojen vuosiluokkavaihteluiden mekanismit

Kirjallisuuskatsaus



RIISTA- JA KALATALOUDEN TUTKIMUSLAITOS
KALATUTKIMUKSIA – FISKUNDERSÖKNINGAR

No 129

1997

Kalakantojen vuosiluokkavaihteluiden mekanismit

Kirjallisuuskatsaus

Hannu Lehtonen, Oili Vuorimies, Paula Böhling ja Heikki Auvinen

Helsinki 1997

Vastaava toimittaja: Raimo Parmanne

Kansi: Silakan nuottasaalista (Kuva: Hannu Lehtonen)

Kirjoittajat ovat vastuussa kirjoituksensa sisällöstä, eikä se välttämättä edusta Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitoksen virallista kantaa.

ISBN 951-776-123-6

ISSN 0787-8478

Oy Edita Ab

Helsinki 1997

Sisälllys

| | |
|---|-----------|
| SISÄLLYS | 1 |
| 1. JOHDANTO | 1 |
| 2. KALAKANTOJEN VUOSILUOKKAVAIHTELUIDEN TUTKIMUKSISTA | 2 |
| 3. KANNANVAIHTELUA AIHEUTTAVAT TEKIJÄT | 3 |
| 3.1. Yleistä..... | 3 |
| 3.2 Tiheydestä riippuvat kannan koon säätelymekanismit | 7 |
| 3.2.1. Hedelmällisyys | 7 |
| 3.2.2. Sukukypsyysikä | 8 |
| 3.2.3. Sukupuolisuhde | 8 |
| 3.2.4. Kudettu mätimäärä..... | 8 |
| 3.2.5. Mädin laatu ja poikasen koko | 8 |
| 3.2.6. Kutualueiden muutokset | 9 |
| 3.2.7. Saalistus | 9 |
| 3.2.8. Kannibalismi..... | 10 |
| 3.2.9. Taudit ja loiset | 10 |
| 3.2.10. Mädin kuolevuus | 11 |
| 3.2.11. Reviirikäyttäytyminen | 11 |
| 3.2.12. Näлкиintyminen ja stressi | 11 |
| 3.3. Vuorovaikutussuhteet | 12 |
| 3.3.1. Peto-saalissuhde..... | 12 |
| 3.3.2. Lajinsisäinen ja lajienvälinen kilpailu | 14 |
| 3.4. Tiheydestä riippuvien mekanismien väliset yhteisvaikutukset..... | 16 |
| 3.5. Tiheydestä riippumattomat tekijät | 16 |
| 3.5.1. Yleistä..... | 16 |
| 3.5.2. Lämpötila..... | 16 |
| 3.5.3. Kalastus | 17 |
| 3.6. Ympäristömuutokset..... | 18 |
| 3.6.1. Yleistä..... | 18 |
| 3.6.2. Happamoituminen..... | 19 |
| 3.6.3. Rehevöityminen | 20 |
| 4. KANNANVAIHTELUITA SELITTÄVÄT TEORIAM | 22 |
| 4.1. Näлкиintymiseen perustuvat hypoteesit..... | 22 |
| 4.1.1. Kriittisen ajanjakson hypoteesi..... | 22 |
| 4.1.2. Match-mismatch-hypoteesi..... | 22 |
| 4.1.3. Ravintotuotantohypoteesi | 23 |
| 4.1.4. Kilpailu käytettävissä olevista resursseista..... | 24 |
| 4.1.5. Vertikaalisen stabiilisuuden hypoteesi..... | 24 |

| | |
|---|-----------|
| 4.2. Saalistukseen perustuvat hypoteesit | 24 |
| 4.3. Muut hypoteesit | 25 |
| 4.3.1. Koosta riippuva kuolevuus | 25 |
| 4.3.2. Member-vagrant-hypoteesi..... | 25 |
| 4.3.3. Virtauksiin perustuva hypoteesi | 26 |
| 4.3.4. Talven stabiilisuuteen perustuva hypoteesi | 26 |
| 4.3.5. Lisääntymisalueiden pinta-alaan perustuva hypoteesi..... | 26 |
| 4.3.6. Kalataudit ja -loiset vuosiluokan koon säätelijänä | 26 |
| KIRJALLISUUS..... | 27 |

1. Johdanto

Kalantutkimuksen eräinä päätehtävinä ovat olleet kalakantojen uusiutumiseen liittyvät kysymykset. Tehtävä on ollut keskeinen varsinkin suurten, voimakkaasti hyödynnettyjen ja taloudellisesti arvokkaiden kalakantojen osalta. Alaa koskeva tutkimustoiminta on siksi painottunut varsin voimakkaasti valtamerille ja tärkeimmät teoriat perustuvat merikaloista tehtyihin havaintoihin (mm. Anderson 1988). Suomessa kannanvaihteluiden syihin liittyvää tutkimusta on harjoitettu merkittävässä määrin 1970-luvulta alkaen.

Suomalaisista kaloista ei ole kenties muikkua lukuunottamatta laajoja tutkimuksiin perustuvia tietoja rekrytoinnin ja kannanvaihtelun syistä. Muikkukannan runsauden vaihtelun syitä tunnetaan jo varsin hyvin, mutta yksityiskohtaista vaikuttavien syyseuraussuhteiden kuvausta ei ole olemassa. Muitakin lajeja, kuten silakkaa, siikaa, turskaa, ahventa ja kuhaa on tutkittu, mutta ei samassa määrin.

Vuosiluokkien vaihteluiden syiden ja mekanismien tuntemisesta on suunniteltu Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitoksen (RKTL) kalakantojen ja kalavesien tutkimuksen syvällisen erikoisosaamisen aluetta, joka tukisi RKTL:n roolia sekä tiedemaailmassa että yhteiskunnassa. Näkemys kalakannan vaihteluiden syistä kuuluu myös sellaisen osaamisen piiriin, jota tutkimuslaitokselta yleisesti edellytetään. Tutkimuslaitoksessa on tehty kannanvaihteluita ja lajien välisiä suhteita koskevaa tutkimusta jo pidemmän aikaa. Tämän kirjallisuuskatsauksen tarkoituksena on koota olemassa oleva tietous vuosiluokkavaihteluiden mekanismeista Suomen ilmastoa vastaavissa olosuhteissa.

2. Kalakantojen vuosiluokkavaihteluiden tutkimuksista

Kalakantojen vuosiluokkavaihteluiden tutkimusten kysymyksenasettelussa on ollut selkeitä vaihteluja eri aikoina. Suomessa ja muuallakin maailmassa pohdittiin 1960-1970-luvulla paljon sitä, ovatko vuosiluokkien voimakkuuden vaihteluiden syynä ensisijaisesti bioottiset vai abioottiset tekijät. Tämä keskustelu jatkuu yhä. Uusia näkökohtia on tullut esiin varsinkin viimeisten kahden vuosikymmenen aikana.

Yhtenä keskeisenä rekrytointitutkimusten kysymyksenä ja motiivina on ollut huoli tehokkaasti kalastettujen kalakantojen säilymisestä. Varsinkin valtamerillä tehtävässä tutkimuksessa on pyritty selvittämään jälkeläistuotannon ja kutukannan suhdetta sekä sitä kannan vähimmäiskokoa, jossa kalakannan olemassaolo ei ole uhattuna. Rekrytointi kalakantaan on sensijaan määritelty eri tavoin eri tutkimuksissa. Ainakin seuraavia tekijöitä on käytetty vuosiluokan kokoa arvioitaessa (Willemsen 1977, Heath 1992):

- poikasten määrä ensimmäisen kesän jossain ajankohdassa
- 0+ ikäisten kalojen määrä loppusyksyllä
- eri-ikäisten nuorten kalojen määrä
- ikä, jolloin kala saavuttaa sukukypsyyden
- ikä, jolloin kala vaeltaa tietylle alueelle
- tietyn painoinen tai pituinen kala
- ensikudun aikainen paino tai pituus
- joku elämänvaihe
- saaliiksi saatujen yksilöiden kumulatiivinen määrä

Valittu rekrytointiajankohta vaihtelee paljon. Yleensä vuosiluokan vahvuus tulisi pyrkiä mittaamaan ennen kuin siihen on kalastuksella vaikutettu. Tämä tarkoittaisi ihannetapauksessa tilannetta juuri ennen kalastuksen alkamista. Käytännössä vastaan tulee kuitenkin vaikeuksia, sillä moneen lajiin kalastus vaikuttaa jo hyvin nuorena, jopa ensimmäisen elinvuoden aikana. Käyttökelpoisia ennusteita on voitu usein tehdä saman vuoden poikasten tai vuoden ikäisten nuorten kalojen määrän perusteella (esim. Viljanen 1988, Hatcher ym. 1991). Nykyisin Suomessa tutkittaessa kannanvaihtelua rekrytointi on kuitenkin tavallisimmin arvioitu saaliista, eli kalastuksella on ollut suuri vaikutus saatuun tulokseen.

Huolimatta suuresta tutkimuspanoksesta, tiedot kalakantojen uusiutumisen mekanismeista ja vuosiluokan kokoon vaikuttavista tekijöistä ovat edelleen monilta osin puutteellisia ja eri maantieteellisten alueiden välillä esiintyy ristiriitaisuuksia (Heath 1992). Monessa kalapopulaatiossa kalastuskuolevuus saattaa olla moninkertainen luonnonkuolevuuteen nähden. Shepherdin ja Cushingin (1980, 1990) mukaan tämä osoittaa kalakantojen sopeutuneen suureen kutukannan koon vaihteluun ja siksi vuosiluokan koko määräytyy useimmiten ulkoisten tekijöiden mukaan.

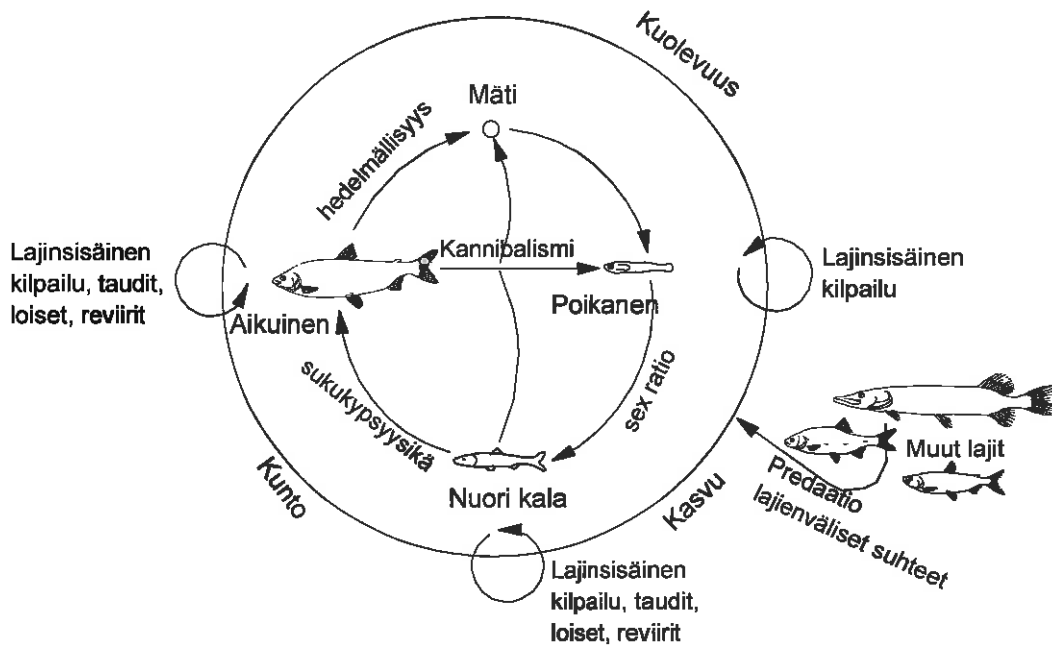
Useimmat tähänastiset kannanvaihtelututkimukset on tehty yhtä lajia koskevana. Varsinkin viime vuosina on tosin pyritty yhä enemmän tutkimaan koko ekosysteemiä, jossa kalat ovat yhtenä osana. Tämä lähestymistapa tarjoaa paremmat mahdollisuudet vaihteluiden perimmäisten syiden löytämiseen. Oman ongelmansa on tuonut myös tutkimuksen lokeroituminen. Kaloja on tarkasteltu irrallaan muista ekosysteemin osista. Riittävän kattavien tutkimusten aikaansaaminen edellyttää läheistä yhteistyötä kalatutkijoiden ja limnologien/meribiologien välillä.

3. Kannanvaihtelua aiheuttavat tekijät

3.1. Yleistä

Kalayhteisöissä kalat, niin samaan kuin eri lajeihin kuuluvat, ovat jatkuvassa vuoro-vaikutuksessa toistensa kanssa. Vesistön lajikoostumuksella on siksi olennainen merkitys kunkin lajin menestymiselle. Kalat ovat toistensa ravintokilpailijoita, saalistajia, saaliita, ne kilpailevat samasta elintilasta jne. Kalayhteisön lajikoostumukseen vaikuttavat viime kädessä monet tekijät, kuten luontaiset leviämismahdollisuudet, autekologiset tekijät (rajaavat lajit sekä elintoiminnallisesti että käyttäytymisen kannalta niille sopiville elinympäristöille), synekologiset tekijät (mm. kilpailu, ravinnon saatavuus, saalistajat, loiset) ja stokastiset, luonnollisesta vaihtelusta johtuvat tekijät (Hendersson 1985).

Kaikkien kalalajien runsaus jossain vedessä riippuu suuresta määrin alueen ilmastollisesta sijainnista. Nieriä ei esimerkiksi viihdy Etelä-Suomen matalissa järvissä eikä suutari Lapin tunturijärvissä. Kalat eivät lisäänty niille epäsuotuisissa olosuhteissa. Vuosiluokkien väliset vaihtelut ovat suurimpia populaatioissa, jotka elävät olosuhteiltaan vaihtelevissa ympäristöissä tai suuren kalastuspaineen alla (Fogarty ym. 1991, Strange ym. 1993). Ympäristötekijät, mukaanlukien muut kalat, säätelevät kaikkien kalojen lisääntymistä, kasvua ja kuolevuutta ja sitä kautta kannan kokoa. Vuosiluokan vahvuuden katsotaan kuitenkin määräytyvän lähes kaikissa tapauksissa kalan varhaiskehityksen aikaisten olosuhteiden perusteella (Cushing 1982).



Vuosiluokan vahvuuteen vaikuttavista ilmastollisista tekijöistä parhaiten tunnetaan ilmeisesti lämpötilan vaikutus (mm. Svärdsön & Molin 1981, Kallemeyn 1987, Meisner ym. 1987, Böhling ym. 1991, Buijse ym. 1992, Blaxter 1992, Lehtonen 1996). Läm-

pötilä on tärkeä, muttei kuitenkaan ainoa vuosiluokan suuruuteen vaikuttava abioottinen ympäristötekijä. Muita ovat mm. vedenpinnan korkeus (Sumari & Westman 1969, Svärdsön & Molin 1981, Fruetel & Ritchie 1991, Kohler ym. 1993), veden sameus (Woynarovich 1963, McInerney & Degan 1991, Mitzner 1991), sateisuus ja virtaamat (Crecco & Savoy 1987, Reckahn & Thurston 1991, Strange ym. 1992), tuulten voimakkuus ja suunta (Newsome & Aalto 1987, Ponton & Gerdeaux 1987, Kruse & Tyler 1989, Pihl 1990, Böhling ym. 1991, Mitzner 1991, Aalto & Newsome 1993, Lappalainen & Lehtonen 1995) ja suolapitoisuus (Parmanne 1991). Abioottiset tekijät vaikuttavat useimmiten yhdessä bioottisten kanssa ja monessa tapauksessa suoraan jonkin bioottisen tekijän voimakkuuteen (esim. lämpötila / perustuotanto). Abioottisten tekijöiden merkitys on yleensä suurin mäti ja pikkupoikasvaiheessa.

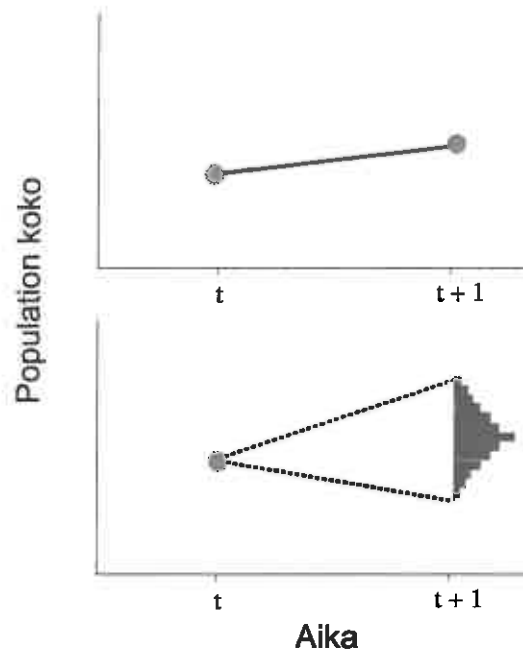
Bioottisia, tiheydestä riippumattomia kalakannan voimakkuuteen vaikuttavia tekijöitä ovat mm. petojen (Houde 1986) ja yksilöä kohti käytettävissä olevan ravinnon määrä (Salojärvi 1992a). Tiheydestä riippuvia tekijöitä ovat mm. saalistus (Hartman & Margraf 1993), kasvu, hedelmällisyys, mädin laatu, hautoutumisaikainen kuolevuus, näkkiintyminen, kannibalismi, taudit ja loiset sekä lajienvälinen ja lajinsisäinen kilpailu (Mansfield ym. 1985, Townsend 1989).

Luonnonvarainen kalakanta pyrkii ns. tasapainotilaan ympäristön kulloisenkin kantokyvyn kanssa. Tasapainotilassa oleva kalakanta pysyy tietyn kokoisena erilaisista ympäristöstä tulevista paineista riippuen. Lisääntyminen tehostuu kun populaation tiheys on kantokykyyn nähden pieni ja lisääntyminen heikkenee suuren populaatiotiheyden aikana. Kalastuksella on tässä merkittävä vaikutus. Kannan kokoon vaikuttavat mekanismit ovat monitahoisia ja tapahtuvat ekosysteemi-, yhteisö-, populaatio- ja lajitasolla (Mansfield ym. 1985). Eri tekijöiden voimakkuus ja tärkeys vaihtelevat erityyppisillä vesialueilla.

Kalakannan vaihtelumekanismit ovat erilaisia tilanteessa, jossa mukana on useita kantoja tai alalajeja yhden asemasta. Ympäristö, mukaanlukien muut lajit, vaikuttaa vuosiluokan koon säätelymekanismeihin (Goodyear 1980). Säätävät tekijät voivat muuttua samassakin vedessä ympäristönmuutosten seurauksena. On todettu, että muuttuneilla alueilla prosessit voivat muuttua niin, että kalakanta ei kykene palautumaan, vaikka ympäristön tila palautuisi entiselleen (Holling 1973).

Oman lukunsa kalakantojen vaihtelussa muodostavat säännölliset syklit. Niitä tunnetaan monesta lajista, joista meillä tunnetuin on muikku. Muikulla tavataan tietyissä järvissä lähes säännöllisiä kahden vuoden välein toistuvia runsaita vuosiluokkia. Tästä huolimatta muikun runsaat vuosiluokat kehittyvät useimmissa tapauksissa epä säännöllisesti (Viljanen 1986). Säännöllistä vuosiluokkien runsauden vaihtelua on todettu myös särjellä (Wyatt 1988, Townsend 1989). Säännöllisen vaihtelun syyt on löydettävissä lajin sisäisestä kilpailusta ravintovaroista, joka voi heijastua joko mädin laatuun tai poikasten ravinnonsaantimahdollisuuksiin (Hamrin & Persson 1986, Viljanen 1986, Karjalainen 1992, Helminen ym. 1993, Auvinen 1994, Helminen 1994).

Kannanvaihtelun ja tulevien saaliiden ennustettavuuden kannalta on oleellista, aiheutuuko vaihtelu yhden vai useamman muuttujan perusteella ja miten niiden vaikutustavat ovat ennustettavissa. Vuosiluokan vahvuus voikin määräytyä joko stokastisesti tai deterministisesti. Stokastisen mallin mukaan ennalta arvaamattomat tapahtumat ympäristössä johtavat ennustettavissa olevaan lopputulokseen. Stokastisuus on siten eräänlaista tilastollista epävarmuutta. Jotta voitaisiin sisällyttää stokastinen näkökohta johonkin kannanvaihtelumalliin, täytyy aloittaa laatimalla deterministinen malli kuvaamaan mekanismeille tärkeitä prosesseja. Deterministisen mallin mukaan vuosiluokan koko määräytyy tiettyjen, ennalta tunnettujen tekijöiden perusteella. Mallien oleellinen ero selviää kuvasta 1.



Kuva 1. Deterministisen ja stokastisen mallin välinen ero. Ylempi kuvio edustaa determinististä mallia ja kuvaa populaation koon kasvua ajankohdasta t ajankohtaan $t+1$. Populaation koko on ennustettavissa suhteellisen tarkasti. Alempi kuvio edustaa stokastista mallia. Se ennustaa, että populaation koko aikana $t+1$ voisi olla mikä tahansa tiettyjen arvojen välillä. Eri olosuhteet johtavat erilaiseen tulokseen (Burgman ym. 1993).

Kalavuosisiluokkien vahvuuden määräytymisessä on havaittu sekä stokastisten että determinististen prosessien olemassaolo. Varsin usein katsotaan, että lajin/populaation sisällä vain yksi prosessi vaikuttaa lopputulokseen (Strange ym. 1992). Mayn (1986) näkemyksen mukaan sekä teoreettiset että mittauksiin perustuvat tutkimukset ovat osoittaneet populaatioiden koon määräytymisen olevan seurausta tiheydestä riippuvista (tuottavat ennustettavissa olevan, usein säännöllisen vuosiluokkavaihtelun) ja tiheydestä riippumattomista (tuottavat ennustamattomia vuosiluokkavaihteluita) tekijöistä. Toisin sanoen rekrytoinnin ymmärtäminen riippuu siitä, miten eri stokastiset ja deterministiset tekijät yhdistyvät kulloisessakin tapauksessa. Pääosa kalakantojen luonnollisesta vaihtelusta (poislukien kalastuksen aiheuttama vaihtelu) johtuu tiheydestä riippumattomista tekijöistä (Sissenwine 1984).

Tiheydestä riippuvissa prosesseissa voidaan erottaa joko kompensatorisia (compensatory) tai dependensatorisia (dependensatory) vuosiluokan koon säätelymekanismeja.

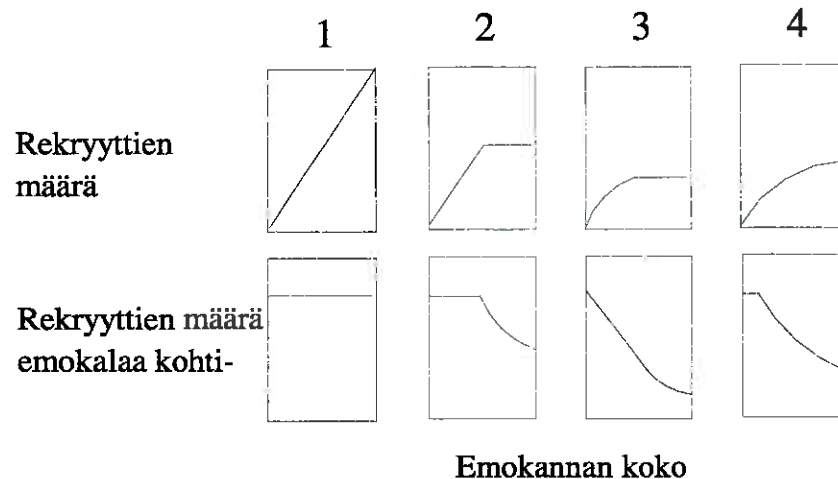
Kompensatorisista mekanismeista kalavuosisiluokkia määrävänä tekijänä on olemassa useita tutkimuksia tai katsauksia (mm. Goodyear 1980, Jensen 1981, Mansfield ym. 1985, Shepherd & Cushing 1990, Salojärvi 1992a, b, Myers ym. 1995). Kompensatorisilla mekanismeilla tarkoitetaan sellaisia kannan säätelymekanismeja, jotka esimerkiksi lisäävät kuolevuutta tai pienentävät jälkeläistuotantoa populaatiokoon kasvessa ja päinvastoin. Kompensatoriset mekanismit pyrkivät pitämään kalakannan tietyn suuruisena ehkäisemällä populaatiokoon kasvua kalakannan ollessa suuri ja päinvastoin. Kalakannan koko on tällaisissa olosuhteissa ensisijassa riippuvainen yksilöä kohti käytettävissä olevien tila- ja ravintoresurssien runsaudesta. Kalakanta, jolla ei ole kompensatorista kapasiteettia, on herkkä liikakalastukselle (Fogarty ym. 1991, Myers ym. 1995).

Aikuisissa kaloissa kompensatio näkyy pienen populaatiokoon aikana alhaisena sukukypsyysikä, kasvun nopeutumisenä, hedelmällisyyden kasvuna sekä tautien ja

loisten vähenemisenä. Poikasten ja nuorten kalojen kohdalla kompensatio ilmenee mm. vähentyneenä ravintokilpailuna ja kannibalismina sekä nopeutuneena kasvuna. Eräät kompensatoriset mekanismit vaikuttavat kalaan koko sen eliniän (mm. kuolevuus, kasvu) toisten vaikuttaessa ainoastaan tiettyjen elämänvaiheiden aikana (mm. kannibalismi). Kompensoivissa mekanismeissa laukaisevana tekijänä on siten se, miten jonkin resurssin, kuten ravinnon, syönnösalueen pinta-alan yms., saatavuus yksilöä kohti muuttuu kalatiheyden muuttuessa.

Hilborn ja Walters (1992) ovat esittäneet teoreettisen esimerkin tyynenmerenlohien kompensatorisesta emokanta-jälkeläissuhteesta. He tarkastelevat asiaa emokannan koon ja smoltivaiheeseen kehittyvien poikasten määrän perusteella neljän erilaisen tilanteen pohjalta (kuva 2). Kaikki tapaukset ovat tiheydestä riippuvaisia. Mädin kuolevuus riippuu lähinnä sen tiheydestä (=emokalojen tiheydestä) kutupaikoilla.

Kuvan 2 mukaan eniten jälkeläistuotantoon vaikuttavat reviirikäyttäytyminen ja kutualueiden laadun vaihtelevuus. Kudettu mäti ei ole kaikkialla samassa asemassa poikasten selviämisen kannalta. Kuvan 2 malli osoittaa myös, että kokonaisrekrytointi vähenee emokannan ollessa suuri. Tavallisimmin on tällöin kyse kannibalismista tai tautien ja loisten runsaasta esiintymisestä suurissa mäti- ja poikastiheyksissä. Jos mätimunat ovat paksuna kerroksena, voivat alimmaisat kerrokset kärsiä hapen puutteesta. Tämäntapaista kuolevuutta tunnetaan mm. useilla pelagisilla merikaloilla, mm. silakalla (Oulasvirta ym. 1985). Myös saalistuksen vaikutus voi olla tiheydestä riippuvaa, jos predaattori saalistaa lajia sen esiintyessä suurissa tiheyksissä tai hakeutuu alueille, joissa saalislaji esiintyy runsaana.



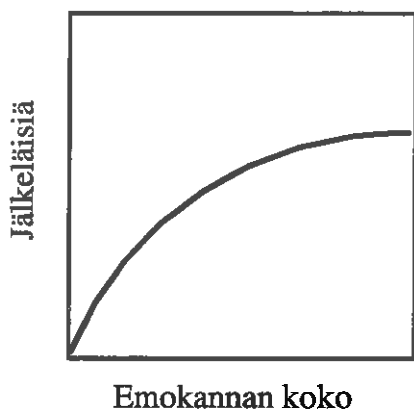
1. Kutualueiden määrä ei ole rajoittavana tekijänä
2. Voimakas reviirikäyttäytyminen
3. Kutupaikkojen laikuttainen sijainti
4. Kutualueiden vaihteleva laatu

Kuva 2. Tyynenmerenlohien teoreettinen jälkeläiskannan kehitys erilaisilla kompensatorisilla kuolevuuksilla (Hilborn & Walters 1992)

Kompensatorisissa mekanismeissa emokalaa kohti kehittyvä jälkeläismäärä pienenee kutukannan koon kasvaessa. **Depensatorisissa mekanismeissa** tapahtuu päinvastoin (Hilborn & Walters 1992). On osoitettu, että populaatiokokoon vaikuttavat useimmista tapauksista sekä kompensatorinen että depensatorinen kuolevuus. Depensatoriset mekanismit vaikuttavat yhdessä elämänvaiheessa ja kompensatoriset jossain muussa (Goodyear 1980, Myers ym. 1995). Depensatoriset vaikutukset voivat teoriassa ilmetä kahdessa erilaisessa tilanteessa:

(1) Saalistustilanne, jossa predaattoreiden syömä poikasmäärä (tai mätimäärä) on vuodesta toiseen jokseenkin samansuuruinen. Poikasten määrän kasvaessa predaattorien kuluttama osuus kaikista poikasista pienenee ja päinvastoin. Tämän tapainen kuolevuus on todettu mm. eräissä ahvenpopulaatioissa (Forney 1971). Tiheydestä riippuvan kuolevuuden ei siten aina tarvitse olla kompensatorista.

(2) Kannan ollessa pieni emokaloilla on pienemmät mahdollisuudet löytää kutukumpuni kuin tiheässä kannassa. Tämän seurauksena mädin hedelmöitymisprosentti jää pieneksi. Jälkimmäinen vaihtoehto vaikuttaa kuitenkin jo pienehkölläkin populaatiokoolla selvästi epätodennäköisemmältä ja esiintyy Suomessa ainoastaan eräillä vaelluskaloilla, jos niilläkään merkittävässä määrin. Kutukannan koon ja jälkeläistutannon depensatorinen suhde on esitetty kuvassa 3.



Kuva 3. Emokannan ja jälkeläismäärän suhde depensatoristen kannansäätelymekanismien vallitessa (Hilborn & Walters 1992).

Kasvu voi olla depensatorista alhaisilla populaatiotiheyksillä. Esimerkiksi kultakalan on todettu erittävän ympäristöönsä muiden saman lajin yksilöiden kasvua kiihdyttävää ainetta (Allee ym. 1949). Seuraksena on kasvun heikkeneminen populaatiotiheyden alentuessa. Tämänkaltainen depensatorinen kasvu johtaa depensatoriseen kuolevuuteen lisääntyneen saalistuksen vuoksi. Kasvu ja kuolevuus voivat olla depensatorisia pienellä populaatiotiheydellä ja kompensatorisia suurella tiheydellä, jolloin ravinnon määrästä tulee rajoittava tekijä.

3.2 Tiheydestä riippuvat kannan koon säätelymekanismit

Seuraavassa lyhyt katsaus siihen, miten tiheydestä riippuvat kompensatoriset tekijät vaikuttavat kalakannoissa populaatiotiheyden muuttuessa.

3.2.1. Hedelmällisyys

Kalapopulaatio pyrkii pitämään syntyvyyden ja kuolevuuden tasapainossa mm. kasvattamalla tai pienentämällä yksilökohtaista mätimäärää kannan tiheyden mukaan (Wootton 1990). Kalan hedelmällisyyteen vaikuttaa useita mekanismeja. Kannan ollessa harva ravintoa riittää enemmän yksilöä kohti kuin tiheän kalakannan aikana. Seurauksena on kasvun nopeutuminen. Hedelmällisyys on suhteessa kokoon, mistä johtuen mädin tuotanto yhtä naaraskalaa kohti kasvaa kalan kasvaessa (Jensen 1981). Tämä osaltaan vaikuttaa syntyvyyden ja kuolevuuden väliseen tasapainoon. Kannan

tiheyden ja yksilökohtaisen hedelmällisyyden välinen käänteinen riippuvuus on havaittu usealla lajilla (LeCren 1958, Ware 1980, Kipling & Frost 1969, Townsend ym. 1990). Ravinnon saatavuuden muuttuminen voi vaikuttaa naaraskalan tuottamaan mätimäärään vaikka kasvu ei muuttuisikaan (Goodyear 1980). Tällä seikalla voi olla vaikutusta populaatiotiheyden kasvaessa. Se on ilmeisesti vähemmän tärkeä populaatiokoon harventuessa, sillä kalan fyysiset rajoitukset vaikuttavat tuotettavan mädin määrään (Mansfield ym. 1985).

3.2.2. Sukukypsyysikä

Kala saavuttaa sukukypsyyden yleensä sitä aikaisemmin mitä nopeakasvuisempi se on (Wootton 1990). Esimerkiksi samassa sillikannassa on havaittu kahden vuoden vaihtelua sukukypsyysikässä (Lett & Kohler 1976). Tyynenmeren sardellilla sukukypsyysikä on havaittu pudonneen 2-3 vuodesta 1 vuoteen populaatiokoon olessa pieni (Parrish & MacCall 1978). Sukukypsyysikä muutosilla on merkitystä vuosiluokan elinaikanaan tuottaman mädin määrään. Aikaisin kypsyvä naaras ehtii tuottamaan enemmän mätii elinaikanaan kuin myöhään kypsyvä. Aikainen sukukypsyys vuorostaan mahdollistaa suuren teoreettisen jälkeläistuotannon, jos olosuhteet muuten sallivat sen. Toisaalta aikainen sukukypsyys hidastaa kasvua ja tätä kautta myöhempää potentiaalista tuotettavien mätimunien määrää.

3.2.3. Sukupuolisuhde

Kalan sukupuoli määräytyy eräillä lajeilla fenotyyppisesti (Brown 1970, Shepherd & Bromage 1988). Tarkkaa tietoa määräytymisen mekanismeista ei kuitenkaan ole. On oletettu, että suuri kalatiheys voi johtaa naaraiden keskimääräistä suurempaan kuolevuuteen jo poikasvaiheessa (Torblaa & Westman 1980). On myös havaittu, että nopea kasvu voi laukaista naaraspuolisia poikasia tuottavat mekanismit (Jensen 1981, Ritter ym. 1990). Eräillä lajeilla, mm. muikulla, molempia sukupuolia syntyy yhtä paljon, mutta koiraiden kuolevuus on suurempi. Muikulla ero alkaa näkyä jo 2-3 vuoden iässä ja vanhat yksilöt ovat miltei yksinomaan naaraita (Airaksinen 1967, Lehtonen 1981).

3.2.4. Kudettu mätimäärä

On mahdollista, että tiheässä kannassa on selvä ero todella kudettujen ja tuotettujen mätimunien välillä. On osoitettu myös, että kaikki naaraat eivät välttämättä kude, kun populaatiotiheys on suuri (Jensen 1981). Tämän on arveltu johtuvan mm. kutupaikkojen rajallisesta määrästä ja kilpailusta niille pääsemisessä. Samaan suuntaan vaikuttavat myös eräät hormoninkaltaiset kutua ehkäisevät aineet (Goodyear 1980). Toisaalta on havaintoja myös siitä, että epäsuotuisissa olosuhteissa kalat voivat jättää kutematta (Goodyear 1980).

3.2.5. Mädin laatu ja poikasen koko

Hyvälaatuinen mäti tuottaa elinkelpoisempia poikasia kuin heikkolaatuinen. Erilaisten ulkoisten ja sisäisten tekijöiden, kuten ravitsemushäiriöiden, stressin, lajille sopimattomien lämpötilojen ja kemikaalien tiedetään voivan heikentää mädin ja poikasten laatua (Rosenthal & Alderdice 1976, Kuznetsov & Khalitov 1978, Parmanne & Axell 1981, Springate ym. 1985, Kjørsvik ym. 1990, Sarvala & Helminen 1994).

Varmimmin mädin laatu saadaan selvitettyksi tutkimalla kuoriutuneiden poikasten elinkelpoisuutta, joka on puolestaan riippuvainen kemiallisista, perinnöllisistä ja fyysikaalisista tapahtumista sekä niistä tapahtumista, joita munassa tapahtuu hautoutumisen aikana. Mädin laatua on mitattu usealla tavalla, mm. munan painon, koon, muodon, värin, läpinäkyvyyden, öljyn ja ruskuaisen määrän, kuoren rakenteen, hedelmöittymistä seuraavan kovettumisen, kromosomipoikkeamien sekä hedelmöittymis- ja kuoriutumisosuuden perusteella (Kjørsvik ym. 1990). Kjørsvik ym. (1990) pitävät kromosomipoikkeamien kartoittamista ja vapaita aminohappoja käyttökelpoisena menetelmänä, mutta muillakin muuttujilla on kannattajia. Helpoiten kenttäoloissa mitattavissa oleva muuttuja lienee mätimunän paino tai halkaisija. Sen avulla on voitu ennustaa poikasten laatu useassa tutkimuksessa (Ware 1975, Kamler ym. 1982, Moodie ym. 1989, Auvinen & Auvinen 1994, Sarvala & Helminen 1994). Tosin poikkeaviakin tuloksia on julkaistu (Wilkonska & Zuromska 1982). Mädin kuivapainoa on pidetty melko hyvänä kunnan mittarina. Wilkonska ja Zuromska (1988), Auvinen ja Auvinen (1994) sekä Sarvala ja Helminen (1994) ovat havainneet korrelaation mädin keskimääräisen kuivapainon ja syntyvän vuosiluokan tiheyden (tai mäti-rekryytti-eloonjäämisen) välillä. Halkaisijan ja märkäpainon mittaus ovat huonoja, koska mädin vesipitoisuus muuttuu kutuajan lähestyessä. Kuivapaino ei ole yleensä mitattavissa kenttäolosuhteissa vaan edellyttää tarkkaa vaakaa. Brown ja Taylor (1992) ovat havainneet, että laboratoriokeissa sekä mädin laatu että poikasten saatavilla oleva ravintoeläintiheys vaikuttivat poikasten eloonjäämiseen varhaiskehityksen aikana. Sarvalan ja Helminen (1994) tekemän kirjallisuusselvityksen mukaan suurikokoiset mätimunat tuottavat useilla lajeilla elinkelpoisemman poikasen kuin pienikokoinen muna. Tämä on selitettävissä sillä, että pienetkin erot poikasen kuoriutumiskoossa saattavat johtaa suuriin eroihin kuolevuudessa (Houde 1987, Miller ym. 1988, Moodie ym. 1989, Sarvala & Helminen 1994). Suuren koon seurauksena kuolevuutta pienentävät ainakin parempi nälkiintymisen sieto, parempi kyky liikkua ja etsiä ravintoa, laajempi ravintohiukkasten koko ja kyky välttää saalistusta (Hunter 1981, Miller ym. 1988, Ward & McCulloch 1991).

3.2.6. Kutualueiden muutokset

Eräillä kaloilla kutualueiden laajuus riippuu kannan koosta. Suuren populaatiokoon vallitessa kalat kutevat laajemmalle alueelle kuin harvan populaation aikana. Tiheässä populaatiossa poikasilla on näin mahdollisuus varmistaa pieni kuolevuus ainakin osassa kutualueita, minkä seurauksena yksittäisten vuosiluokkien välinen vaihtelu vähenee (Radovich 1979).

3.2.7. Saalistus

Yksi kalojen kannanvaihtelututkimuksen keskeisiä kysymyksiä on voivatko petokalat vaikuttaa saaliskalojen kannan voimakkuuteen. Saalistus aiheuttaa tiheydestä riippuvaa kuolevuutta. Sen vaikutus saattaa näkyä seuraavilla kahdella tavalla.

(1) Tiheässä populaatiossa kuolevuutta kasvattavat sekä ravintokilpailu että sen aiheuttama hidas kasvu. Hidaskasvuiset kalat ovat nopeakasvuisia lajikumppaneitaan pidempään alttiina petokalojen saalistukselle. Saalistus on siten tärkeä kannan koon säätelymekanismi varsinkin nuoruusvaiheissa, koska kalojen kasvaessa niitä ravintonaan käyttävien mahdollisten petojen määrä vähenee koko ajan (Cushing 1977). Tiheän kannan aikaansaama kasvun hidastuminen voi olla merkittävä kannan kokoa säätelevä tekijä. Petokalojen syövä osa populaatiosta voi olla suuri myös tiheässä kalakanassa (Hartman & Margraf 1993). Kasvun ja kuolevuuden välisen riippuvuuden osoittaminen on kuitenkin vaikeaa ja edellyttää tiheydestä riippuvaa kasvua ja koosta riippuvaa saalistusta.

(2) Petokalalla on voimakas vaikutus saalislajin tiheyteen. Siihen liittyy usein myös muutos ravintotottumuksissa kun saalislajin kanta pienenee. Kummassakin tapauksessa saalistuskuolevuus kasvaa saalislajin populaatiokoon kasvaessa ja saalislajin osuus predaattorin ravinnossa lisääntyy nopeammin kuin ao. lajin runsaus vesistössä (Goodyear 1980). Vaikutusta voimistaa osaltaan myös se, että petokalalajin runsaus ja kasvunopeus kasvavat saalislajin määrän lisääntyessä (Murdock & Oaten 1975). Pedot voivat myös syödä saalislajeja valikoivasti silloin, kun sen tiheys on suuri (Goodyear 1980).

Kalanpoikasten saalistajina tulevat kyseeseen lähinnä toiset kalat. Siksi saalistus on sellainen vuosiluokan kokoon vaikuttava tekijä, johon kalavesien hoitaja pystyy vaikuttamaan. Tämä tapahtuu säätelemällä petokannan kokoa joko kalastuksellisin keinoin tai istuttamalla. Kalojen ja äyriäisten aiheuttaman saalistuksen suoranaisesta vaikutuksesta kalakantojen vuosiluokkien runsauteen on paljon näyttöä (mm. LeCren ym. 1977, Pihl 1990, Meng & Orsi 1991, Paz & Larraneta 1992, Hartman & Margraf 1993, Strange ym. 1993, Helminen & Sarvala 1994, Mooij ym. 1996) samoinkuin valikoivasta saalistuksesta aiheutuvan saalistuspaineen muutoksista (Ritchie & Colby 1988). On myös esitetty, että saalistuksen vaikutus vuosiluokkavahvuuteen on suurempi kuin poikasvaiheessa tapahtuvan nälkiintymisen, jopa lajeilla, jotka ovat herkkiä nälkiintymiselle (Houde 1986). Toisaalta saalistuksen vaikutuksia on vaikea osoittaa tutkimuksellisesti. Syynä on suuri mahdollisten saalistajalajien kirjo (kalat ja selkärangattomat eläimet), syötyjen poikasten nopea sulaminen ja näytteenkeruussa olevat käytännön ongelmat. Viimeiset aiheutuvat pääasiassa saalistajien epätasaisesta esiintymisestä vesistössä (Persson & Eklöv 1995). Joissakin tapauksissa saalistuskuolevuutta on arvioitu epäsuorasti vähentämällä nälkiintymiskuolevuus kokonaiskuolevuudesta (Theilacker 1986) tai laboratoriokekein (O'Connell 1980).

3.2.8. Kannibalismi

Kannibalismi on yksi saalistuksen ja sellaisenaan ilmeisesti kompensatorisen kuolevuuden helpoiten havaittavissa oleva muoto. Sen merkitys kannan koon säätelijänä voi tietyissä tapauksissa olla suuri (esim. Amundsen 1994). Tämä on osoitettu mm ahvenella, jonka kannat monissa pienissä lammissa koostuvat lähes yksinomaan yhdestä vuosiluokasta. Se estää uusien vuosiluokkien synnyn kunnes kanta on käynyt pieneksi ja poikaset voivat välttää kannibalismia (Alm 1946). Näin siitä huolimatta, että ahvenen on havaittu eräissä tapauksissa lisäävän mätimääräänsä kääpiöityneissä populaatioissa (Jansen & MacKay 1991). Syntyvän vuosiluokan runsaus saattaa määräytyä kannibalismia vuoksi aikaisempina vuosina kehittyneiden vuosiluokkien runsauden perusteella. Jos ensimmäisen vuoden läpi selviytyvien kalojen määrä on normaalia pienempi, niiden seuraaviin vuosiluokkiin kohdistuva saalistus vähenee, mikä lisää runsaiden vuosiluokkien syntymismahdollisuuksia.

3.2.9. Taudit ja loiset

Taudit ja loiset vaikuttavat kannan kokoon pääasiassa samalla tavalla kuin saalistus. Populaatiotiheyden ollessa suuri, bakteereiden, virusten ja loisten leviämistodennäköisyys on suurempi kuin harvassa populaatiossa, koska tartunnan saamisen todennäköisyys kasvaa kalayksilöiden välisten kontaktien määrän kasvaessa. Suuri populaatiotiheys johtaa usein kiristyvään ravintokilpailuun ja sen seurauksena kalojen suurempaan liikkuvuuteen, jolloin mahdollisuudet tautisen kalan kohtaamiseen kasvavat (Mansfield ym. 1985). Myös kalojen stressaantuminen mm. ympäristöolosuhteiden äkillisesti muuttuessa saattaa aiheuttaa ylimääräistä kuolevuutta tautien ja loisten vaikutuksen tehostuessa. Tekijöitä, joiden tiedetään vaikuttaneen tautien ja loisten esiintymiseen ovat mm. lämpötila (Elliott 1981, Blaxter 1992), suolapitoisuus (Rosenthal & Al-

derdice 1976), happipitoisuus (Schertzer & Sawchuk 1990) ja useat kemikaalit (Rosenenthal & Alderdice 1976).

3.2.10. Mädin kuolevuus

Mädin kuolevuuteen vaikuttaa kehitysaikana vallitsevat olosuhteet. Esimerkiksi liian kylmässä tai lämpimässä kehittyvät vähemmän jälkeläisiä kuin optimaalisissa olosuhteissa (Kruse & Tyler 1989). Mäti kehittyvät usein myös sitä paremmin mitä vähemmän sitä on vesitilavuutta tai pohjan pinta-alayksikköä kohti. Suurissa mätitiheyksissä saattaa toisinaan ilmetä hapen puutetta (Johnson 1965) ja mädistä erittyvät aineet voivat aiheuttaa myrkytysoireita (Foerster 1968). Lähekkäin sijaitsevat mätimunat ovat myös herkempiä mm. erilaisille sienitartunnoille (LeCren 1965).

3.2.11. Reviirikäyttäytyminen

Reviirikaloilla aggressiivinen käyttäytyminen voi aiheuttaa lisääntynyttä kuolevuutta. Ne yksilöt, joiden ei ole onnistunut vallata reviiriä, joutuvat helposti kärsimään mm. ravinnon puutteesta tai saalistuksesta. Ellei sopivia reviirejä riitä kaikille kaloille, joutuu osa tyytymään huonompiin alueisiin. Seurauksena on tiheydestä riippuva kuolevuus, jossa kaloja jää suhteessa sitä enemmän henkiin mitä harvempi populaatio on (Goodyear 1980, Elliott 1990). On myös todettu, että ilman reviiriä jääneet kalat eivät syö ja kehity normaalisti (Bond 1979).

Kutareviirejä muodostavat kalat eivät aina mahdu kutemaan hyvälle kutualueille silloin kun kutukanta on suuri. Tämän seurauksena osa kaloista joutuu laskemaan suku-tuotteensa alueille, joilla mädin (ja poikasten) kehittymisen edellytykset eivät ole samanveroisia kuin parhailla lisääntymisalueilla ja osa ei kude lainkaan (Ridgway ym. 1991).

3.2.12. Näлкиintyminen ja stressi

Varhaiskehityksen aikaista näлкиintymistä on pidetty yhtenä tärkeimmistä vuosiluokan kokoon vaikuttavista tekijöistä (Christie & Regier 1988, Buijse ym. 1992). On toisaalta esitetty, että näлкиintymiskuoleman merkitys ei olisi meressä läheskään samaan suuruusluokkaan kuin laboratoriossa (Solemaldal 1981). Kalojen on yleensä saavutettava tietty koko voidakseen selvitä ensimmäisen talven yli. Ensimmäisen elinvuotensa aikana suureksi kasvaneet poikaset ovat pienikokoisia lajitovereitaan paremmassa asemassa, koska iso kala kestää paastoa ja muiden lajien taholta tulevaa saalistusta pientä pidempään (Beyer 1989, Shuter & Post 1990, Conover 1992).

Kalanpoikasen kyky kestää paastoa on pienimmillään heti ruskuaispussivaiheen jälkeen (Hunter 1980). Tällöin esimerkiksi sillinpoikanen kuolee 6 päivässä ja sardelli 1,5 päivässä (Hunter 1980, McGurk 1984). Aika riippuu veden lämpötilasta. Kokeellisesti on todettu ruskuaispussivaiheen jälkeisen paaston voivan kestää 3-6 viikkoa (Freeberg ym. 1990, Papoulis & Minckley 1990). Ravinnon puutteen aiheuttama samanlainen painon pudotus tappoi Letcherin ym. (1996) tutkimassa tapauksessa kaikki jatkuvasti syöneet ahvenpoikaset, mutta ei aikaisemminkin paastonneita poikasia. Monien lajien, mm. siikojen, poikaset ovat jatkuvasti liikkeessä, minkä vuoksi näлкиintymiskuolemista esiintyy harvoin. Todennäköisempänä syynä on saalistuksesta aiheutuva kuolevuus (Rice ym. 1987). Karjalaisen (1992) mukaan muikun poikasten kyky kestää näлкиintymistä on varsin suuri, eikä näлкиintymisen liene luonnossa ainaakaan yksinään vuosiluokkavoimakkuuteen vaikuttava tekijä.

Miller ym. (1988) arvioivat useita lajeja selvitellessä tutkimuksessaan, että 0,1 mm:n lisäys kuoriutumispituudessa antaa poikaselle 6 tuntia enemmän aikaa etsiä ensiravintoaan ja 1 mm:n pituuden lisäys merkitsee 2,5 vuorokautta. Ruskuaispussivaiheen jälkeinen kylmä jakso voi pienentää ravinnoksi sopivan planktonin tuotantoa ja aiheuttaa lisääntyntä kuolevuutta. Tutkimuksin ei kuitenkaan ole onnistuttu yhdistämään nälkiintymistä ja vuosiluokan runsautta (Anderson 1988). Kjørsvik ym. (1990) havaitsivat poikasten kuolevuuden määräytyvän paljolti emokalojen kunnon perusteella, sillä hyväkuntoiset kalat tuottavat parempilaatuisia mätimunia ja poikasia kuin huonokuntoiset.

Ravinnon puute saattaa aiheuttaa lisääntyntä kuolevuutta myös vanhemmilla kaloilla, mutta usein kyse on heikentyneen kunnon aiheuttamasta altistumisesta muille kuolevuutta lisääville tekijöille, kuten loisille, taudeille ja saalistukselle. Tiheässä elävät kalat kasvavat hitaammin ja ovat siten pidempään herkkiä nälkiintymisen aiheuttamille ongelmille kuin harvassa kasvavat.

Ensimmäisestä talvesta selviämiseen tarvittava minimikoko on paljolti laji- ja populaatiokohtainen. Esimerkiksi kuhanpoikasen minimipituus Hollannissa on 14 cm (Buijse ym. 1992), kun vastaava arvo Suomessa on pidemmästä talvesta huolimatta vain puolet siitä eli 6-8 cm. Tämä johtunee erikokoisia saaliskaloja syövästä petokaloista tai sopeutumisesta vallitseviin olosuhteisiin.

Monet merikalat saavuttavat koko levinneisyysalueellaan ensimmäisen vuoden aikana saman pituuden huolimatta lyhyemmästä kasvukaudesta pohjoisessa. Niiden kasvun täytyy olla siten nopeaa, mikä on ilmeisesti perinnöllinen ominaisuus (Conover & Present 1990). Kylmän veden kalat ovat aktiivisia myös talvella eivätkä siten juuri kärsi nälkiintymisestä samoin kuin lämpimän veden lajit (Sullivan 1986, Conover 1992). Nälkiintyminen ei kuitenkaan aina johdu ravinnon puutteesta (McGurk ym. 1992) ja ilmeisesti ainakin veden lämpötilalla on osuutensa, koska kaikki kalat eivät syö epäsuotuisassa lämpötilassa. Toisen vuoden kasvun merkitys kalojen kuolevuuteen on selvästi vähäisempi kuin ensimmäisen vuoden kasvun (mm. Christie & Regier 1988, Buijse et al. 1992).

3.3. Vuorovaikutussuhteet

3.3.1. Peto-saalissuhde

Kaikki kalat ovat ainakin jossain elämänsä vaiheessa alttiina muiden kalojen ja vesieläinten saalistukselle. Tämän ajanjakson kestolla, lajin alttiudella saalistukselle ja saalistajalajin runsaudella on monessa tapauksessa ratkaiseva merkitys vuosiluokan lopullisen koon määräytymiselle. Asiaa havainnollistamaan on kehitetty erilaisia malleja, joilla pyritään kuvaamaan saalistuksen vaikutusta saaliskalakantaan.

Optimaalisen saalistuksen -malli perustuu siihen, että peto pyrkii optimoimaan energiansaantinsa (Werner & Hall 1974, Pyke ym. 1977, Krebs & McCleery 1983, Hart 1986, Stephens & Krebs 1986). Teoreettisin tutkimuksin on kehitetty sääntöjä niistä ratkaisuisista, joita eläimet joutuvat tekemään valitessaan saalistaan (Pyke ym. 1977, Hughes 1980). Lähtökohdiana on, että kukin ravintokohde sisältää tietyn määrän energiaa ja ravintoaineita ja saalistajalta kuluu energiaa kyseisten ravintokohteiden pyydystämiseen ja käsittelyyn. Saalis saattaa vaihdella kooltaan, mutta yleensä suurempien ravintokohteiden energia- ja ravintoainesisältö on suhteellisesti suurempi kuin pienempien. Toisaalta pienempien ravintokohteiden pyydystämiseen kuluu useimmiten vähemmän energiaa.

Saalistuksen laskennalliset perussuureet ovat saalislajin tiheys sekä saalistajalajin tiheys ja koko. Petokalan tietyssä aikayksikössä käyttämän ravinnon määrä voidaan määrittää peto-saalissuhteen toiminnallisella, lukumääräisellä ja kehityksellisellä vasteella (functional, numerical and developmental response) (Holling 1965, Taylor 1984, Wootton 1990). **Toiminnallinen vaste** kuvaa saalislajin lukumääräistä muutosta suhteessa saalis- ja petotiheyksiin. **Lukumääräinen vaste** kuvaa petotiheyden muutosta saalis- ja saalistajatiheyksien suhteen. Esimerkiksi ko. tiheys muuttuu petokalan pyrkinessä keräytymään alueelle, jossa on suuret saalislajin tihentymät. Suuret ravintomäärät saattavat lisätä petolajin eloonjääntiä tai hedelmällisyyttä. Nämä käyttäytymisessä havaittavat muutokset voivat aiheuttaa nopeita lukumääräisiä muutoksia. Kannan ikä- ja kokorakenteen muutokset ovat kuitenkin huomattavasti hitaampia. **Kehityksellinen vaste** kuvaa saalistajan kasvua saalis- ja predaattoritiheyksien funktiona. Koon muutos on tärkeä tekijä peto-saalissuhteessa, koska suuremmat petokalat pyydystävät määrällisesti enemmän saalista kuin pienet ja ne voivat pyydystää myös suurempia saaliskaloja. Yksilöllisesti tarkasteltuna saaliiksi joutumisen riski on kolmen edellä mainitun vasteen yhteisvaikutus.

Vesiekosysteemin rakenteessa petokaloilla on tärkeä merkitys niiden vaikuttaessa suoraan saaliskalapopulaatioihin ja epäsuorasti muuntelemalla energiavirtoja ja ravinnekiertoa alemmilla trofiatasoilla (Carpenter ym. 1985, Kerfoot 1987). Saalistuksen pitkäaikaisvaikutuksia voivat Thorpen (1986) mukaan estää seuraavat tekijät:

- (1) Petokalat syövät yksilöitä, joilla ei ole vaikutusta kannan lisääntymiseen (vanhat, sairaat ja vahingoittuneet yksilöt) tai käyttävät ravinnokseen ympäristön kantokyvyn ylittävää populaation osaa.
- (2) Saalistuksesta johtuva kuolevuus ei pienennä populaation kokoa, vaan muut tiheydestä riippuvat tekijät toimivat säätelijöinä.
- (3) Saalispopulaation lisääntymisnopeus peittää saalistuskuolevuuden vaikutukset.

Peto-saalis vuorovaikutukset riippuvat elinympäristöstä, lajien populaatorakenteesta sekä saalistajan ja saaliin biologisista ominaispiirteistä. Saaliin alttius tulla syödyksi vaihtelee esim. kalan koon ja rakenteellisten ominaisuuksien mukaan (Moody ym. 1983, Reist 1983, Hart & Hamrin 1988). Käyttäytymistutkimukset ovat osoittaneet, että saalistajat voivat vaikuttaa saaliin habitaatin ja ravinnon käyttöön ja aktiivisuuteen ilman suoranaista vaikutusta saaliin lukumäärään (Dill 1987, Gilliam & Fraser 1988, Godin 1990, Lima & Dill 1990, Turner & Mittelbach 1990, Kotler ym. 1991, Kitchell ym. 1994). Saaliin käyttäytymismuutokset vaikuttavat ympäristöön ja sitä kautta koko yhteisön ja ekosysteemin dynamiikkaan (Carpenter ym. 1987, Power ym. 1989, Turner & Mittelbach 1990). Saalislaji voi siirtyä esimerkiksi aikaisempaa suojaisimmille alueille tai lisätä valppauttaan, vähentää saalistusetäisyyttä, rajoittaa omaa ravinnonetsintäaikaansa ja ravinnonkulutusta (Dill & Fraser 1985, Gilwicz & Jahner 1992, Greenberg 1992, Christensen & Persson 1993, Eklöv ym. 1994, Bean & Winfield 1995, Persson & Eklöv 1995). Käyttäytymis muutosten kautta saalistus vaikuttaa kalojen ruokavalioon, elinympäristön käyttöön ja edelleen lajienväliseen kilpailuun ja/tai lajinsisäiseen koko- ja ikäryhmien väliseen kilpailuun.

Selviä numeerisia tuloksia epäsuorista tai 'ei-letaaleista' saalistuksen vaikutuksista on varsin vähän. Eniten on käsitelty saalistajan vaikutusta saaliin habitaatin valintaan. Eri kehitysvaiheissa kaloilla on tavallisesti erilainen ruokavalio ja/tai elinympäristö (Werner & Gilliam 1984), joka usein liittyy kullekin ikä/kokoryhmälle tyypilliseen saalistusriskiin ja saalistuksesta saatuun hyötyyn (Mittelbach 1981, 1984, 1986, Mittelbach & Chesson 1987, Werner ym. 1983, Power 1984).

Kokeelliset tutkimukset kalojen suojapaikoista keskittyvät useinmiten ympäristön rakenteellisen monimuotoisuuden vaikutusten selvittelyyn (Savino & Stein 1982, 1989). Ympäristön rakenteen monimuotoisuus vesissä korreloi negatiivisesti saalistuksen onnistumisen kanssa ja tämä näyttäisi koskevan myös selkärangattomia eläimiä ravintonaan käyttäviä kaloja (Diel 1988, Mattila 1992). Eri saalislajeihin ympäristöt vaikutta-

vat kuitenkin eri tavoin ja vastaavasti kukin saalislaji käyttää muutosta hyväkseen tunnusomaisella tavallaan (Eklöv & Hamrin 1989, Christiansen & Persson 1993, Persson & Eklöv 1995).

Biomaniipulointikokeissa on usein käytetty petokalaistutuksia, joiden perusteella on saatu esille varsin dramaattisia saalituksen vaikutuksia (He & Kitchell 1990, He & Wright 1992). Olennaisimpina ovat kuitenkin olleet epäsuorat vaikutukset, elinympäristöjen vaihdokset yhdessä käyttäytymismuutosten kanssa.

Saalistus toimii vaikeasti määriteltävässä vuorovaikutuksessa lajienvälisen ja lajin sisäisen kilpailun kanssa (esim. Persson 1988, 1993, Persson ym.1990, Persson ym 1991, Persson & Eklöv 1995). Saalituksen on havaittu vähentävän lajien välistä kilpailua joko alentamalla ravintovaroihin kohdistuvia käyttöpaineita tai poistamalla ylivoimaisia kilpailijoita (Connell 1983).

3.3.2. Lajinsisäinen ja lajienvälinen kilpailu

Kilpailun merkitys kalayhteisöjen yhtenä tärkeimpänä rakennetekijänä on joskus kyseenalaistettu (Roughgarden 1983). Kuitenkin monet tutkijat ovat osoittaneet, että kilpailu, useinmiten ravintokilpailu, voi aiheuttaa siirtymistä elinympäristöstä toiselle, heikentää kasvunopeutta tai aiheuttaa runsaussuhteiden muutoksia (Werner & Hall 1979, Persson 1986, Mittelbach 1988). Useissa tutkimuksissa on myös osoitettu samoilla alueilla elävien, keskenään kilpailevien lajien vaikuttavan toistensa saalistukseen ja ravinnonkäyttöön (Werner & Hall 1979, Mittelbach 1984, Johanson 1987, Persson 1987, 1988).

Samana lajin samankokoisten yksilöiden resurssivaatimukset ovat aina lähempänä toisiaan kuin kahden eri lajin. Tilanne ilmenee selvimpänä silloin, kun poikaset joutuvat kilpailemaan keskenään samasta resurssista, tavallisesti ravinnosta (Eckmann ym. 1988). Kilpailua vanhempien kalojen kanssa ei tapahdu silloin, kun ravinnon koko tai laatu muuttuu kalan kasvaessa tai eri kehitysvaiheet/ikäryhmät oleskelevat erityyppisillä alueilla. Tiheässä populaatiossa ravintokilpailu saattaa hidastaa poikasten kasvua ja johtaa nälkiintymiseen tai saalistuksen aiheuttamaan joukkokuolemaan. Poikasista jää lopulta henkiin vähemmän kuin pienemmästä, mutta nopeammin kasvavasta poikasmäärästä olisi jäänyt. Tästä on tutkimukseen perustuvaa näyttöä monen lajin osalta (Shepherd & Cushing 1980, Persson 1983a, b, Hamrin & Persson 1986, Salojärvi 1987, 1991, Sarvala 1989, Viljanen ym. 1989, Karjalainen 1992, Persson ym. 1993, Auvinen 1994). Hamrin ja Persson (1986) ovat esittäneet assymptoottisen kilpailun hypoteesinsa, jonka mukaan 0+ muikut ylivertaisina kilpailijoina vaikeuttavat 1+ muikkujen ravinnon saantia ja tämä vaikuttaa sukutuotteiden kautta seuraavaan vuosiluokkaan - ei siis poikasten nälkiintymistä. On myös esitetty, että aikuispopulaatio olisi avainasemassa (Auvinen 1988). Ravintoa ei riitä poikasille esimerkiksi siinä vaiheessa, kun ne siirtyvät samoilta elinympäristöille aikuisten kanssa (Sandlund ym. 1991).

Lajienvälinen kilpailu vaikuttaa kalojen käytettävissä olevan ravinnon määrään ja siten välillisesti mm. kuolevuuteen ja lisääntymiseen. Kilpailijan populaatiotiheyden kasvu johtaa myös lisääntyneeseen lajinsisäiseen kilpailuun ja muuttaa lajienvälistä kilpailutilannetta (Persson 1983a, 1988, Persson & Greenberg 1990). Populaatiovaikutusten lisäksi esiintyy myös ekolokeroiden kaventumista (Nilsson & Northcote 1981, Pianka 1981, Wootton 1990). Lisääntynyt lajienvälinen kilpailu vähentää myös yksilöllistä kasvunopeutta, mikä puolestaan pienentää keskimääräistä kokoa. Vastaavasti ravintoekolokero pienenee suorana seurauksena populaation käytössä olevien resurssien vähenemisestä (Persson 1983c). Perinteinen käsitys on ollut, että saalislajin kannan harventuminen vähentää jäljelle jäävien yksilöiden resurssikilpailua (Wilbur 1988), mutta koska lajien kilpailukyky riippuu elinympäristöstä (Persson 1993, Pers-

son & Eklöv 1995), petokaloista johtuvat ympäristövaihdokset saattavat lisätä kilpailua ja muuttaa kilpailun muotoa (Persson 1991, 1993, Christensen & Persson 1993).

Vaikka kasvunopeuden kompensatorinen muuttuminen populaatiotiheyden suhteen pohjimmiltaan johtuisikin yksilöiden välisestä ravintokilpailusta, muut tekijät toimivat operatiivisina ('tilatekijä') aiheuttaen mm. reviirikäyttäytymistä, agressiivista käyttäytymistä ja sosiaalista dominanssia. Ravinto- ja tilakilpailun merkitystä populaatiokoon säätelyn kannalta on tutkittu pääasiassa lohikaloilla. Virtaavat vedet tarjoavat erilaiset mahdollisuudet lajin elinympäristön valinnalle kuin järvet. Virtaavissa vesissä ympäristön valinta perustuu virtausnopeuteen, turbulenssiin ja suojautumismahdollisuuksiin (Chapman 1966). Syvyys, lämpötila ja ravintolajit ovat todennäköisesti tärkeimmät elinympäristön valintaan vaikuttavat tekijät järvissä (Larkin 1956, Chapman 1966). Eri lajien suosimat erilaiset fysikaaliset ja muut ympäristön ominaisuudet vähentävät lajienvälistä kilpailua.

Useat tutkimukset Pohjois-Euroopan järvien lohikalapopulaatioista ovat tuottaneet esimerkkejä lajien sekä allopatristen ja sympatristen muotojen välisistä vuorovaikutuksista (Nilsson 1967, Svärdsen 1976). Myös siikakalojen joukosta on tutkittu lajiparin muikku-siika kilpailuominaisuuksia. Molemmat lajit suosivat samanlaisia elinympäristöjä, mutta useimmissa tapauksissa muikku on kuitenkin dominoiva laji (Enderlein 1981, Viljanen 1986, Salojärvi 1987a). Kuitenkin esimerkiksi Oulujärvessä dominanssisuhde on todennäköisesti muuttunut ympäristön muutosten ja kalastuksen seurauksena (Salojärvi 1992). Skudin (1985) mukaan tiheydestä riippuvat rekrytointiin vaikuttavat tekijät toimivat myös lajien välisellä tasolla säädellen kilpailevien lajien runsautta ja niiden keskinäistä dominanssisuhdetta. Ainakin merikaloilla dominanssi-muutokset liittyvät rekrytoinnissa tapahtuviin muutoksiin.

Kaloilla lajienvälisen kilpailun toteamiseen ja vaikutusten arviointiin on käytetty kolmea lähestymistapaa (Wootton 1990). Ensiksikin voidaan tarkastella vertailevasti lajien ympäristöresurssien käyttötapaa niiden esiintyessä yhdessä samoilla alueilla (sympatrisesti) ja eri alueilla (allopatrisesti). Mahdolliset erot resurssien käyttötapojen välillä voidaan useimmiten katsoa johtuvan kilpailusta. On kuitenkin mahdollista, että kaksi lajia on sopeutunut käyttämään eri ravintoa, ympäristöä tms., jolloin oletetun kilpailijan esiintyminen tai puuttuminen ei vaikuta lajien väliseen kilpailutilanteeseen (selective segregation, Nilsson 1967). Toiseksi, todisteita lajien välisestä kilpailusta saadaan niistä yksilörunsaudessa tapahtuvista muutoksista, joita tapahtuu uuden lajin ilmaantuessa alueelle. Tässä tapauksessa mahdolliset saalistuksen vaikutukset on erotettava kilpailun vaikutuksista. Kolmanneksi, kokeellisin tutkimuksin voidaan esittää todisteita lajien välisestä kilpailusta.

Sharov ja Kriksunov (1991) esittivät simulaatiomallin muikun ja kuoreen välisestä vuorovaikutuksesta. Siinä poikasvaiheen kilpailumalli yhdistettiin aikuisvaiheen populaatiodynamiikkaa kuvaavaan malliin. Keskeistä oli se, että poikaspopulaatioille käytettiin yhteisiä ravintovaraparametrejä sinä ajanjaksona, jolloin kilpailun oletetaan olevan voimakkainta. Tämä vaikuttaa kasvunopeuteen, millä puolestaan on vaikutuksensa kutukannan kokoon ja seuraavan vuoden mädin tuotantoon.

Bergman (1990) tutki ahvenen ja kiisken välistä kilpailua ja näiden lajien esiintymistä samassa järvestä ja eri järvien välisiä eroja. Hän havaitsi, että esiintymisalueiden erot ovat seurausta järvien valaistuseroista. Järven lisääntynyt tuotanto ilmenee kasvaneena kasviplanktonbiomassana ja heikentyneenä valon läpäisykykyinä vesipatsaassa. Heikko valaistus vaikuttaa ahvenen ravinnonkäyttökykyyn enemmän kuin kiisken, koska kiiski suosii monipuolisempia elinympäristöjä.

Bergmanin (1990) tutkimukset liittyvät Perssonin ym. (1988) esittämään teoriaan, jonka mukaan korkein trofiataso (petokalat) on muodostunut kilpailun seurauksena. Tämä teoria sisältää myös oletuksen, jonka mukaan saalistuksen ja kilpailun suhteellinen tärkeys on keskeisin seikka yhteisön trofiatasojen välillä. Painopisteen siir-

tyminen saalistuksesta kilpailuun tapahtuu tuotantogradientin mukaisesti. Kilpailu on peto-saalissuhdetta tärkeämpi tekijä runsastuottoisissa järvissä.

3.4. Tiheydestä riippuvien mekanismien väliset yhteisvaikutukset

Erilaisten tiheydestä riippuvien mekanismien ei tarvitse välttämättä vaikuttaa kalakantoihin yksin. Esimerkiksi aikuisten kalojen poikasiin ja nuoriin kohdistaman saalistuksen vaikutus tehostuu tiheydestä johtuvan hitaan kasvun seurauksena. Eri tekijöiden merkityksessä voidaan nähdä myös eroja vuosien välillä. Esimerkiksi petojen aiheuttama populaatiokoon pieneneminen saattaa lisätä hedelmällisyyden vaihteluiden ja sukukypsyysikänsä alenemisen merkitystä populaatiokoon säätelijänä (Goodyear 1980).

Kasvu ja kuntokerroin ovat kaksi helposti mitattavissa olevaa muuttujaa, jotka ovat riippuvaisia useasta edellämainitusta mekanismista. Kasvun tai kuntokerroin muuttuminen populaatiokoon muuttuessa on yksi merkki kompensatorisesta populaatiokoon säätelystä. Koska kilpailu, saalistus, kannibalismi ja stressikuolevuus ovat vaikeammin määrittävissä, käytetään tiheydestä riippuvaa kasvua usein kompensatoristen mekanismien osoittajana.

3.5. Tiheydestä riippumattomat tekijät

3.5.1. Yleistä

Tiheydestä riippumattomia tekijöitä ovat mm. ilmasto (lämpötila, sademäärä, virtaumat, virtaukset, pilvisuus ym.), saalistajien ja ravinnon määrä sekä veden laatu. Näiden tekijöiden vaikutus vuosiluokan kokoon saattaa muuttaa myös tiheydestä riippuvien muuttujien vaikutusta. Esimerkiksi jos poikasten kuolevuutta säätelee tiheydestä riippuva kasvu, vaikuttavat siihen myös ravinnon määrää säätelevät tekijät. Siten tiheydestä riippumaton ympäristöolosuhteiden vaihtelu voidaan yhdistää vuosiluokkavaihteluihin. Esimerkiksi lämpötilan ja vuosiluokan vahvuuden välille saadaan helposti tilastollisesti merkittäviä korrelaatioita. Todellinen poikaskuolevuuteen vaikuttava tekijä saattaa kuitenkin olla kasvusta ja saalistuksesta aiheutuva.

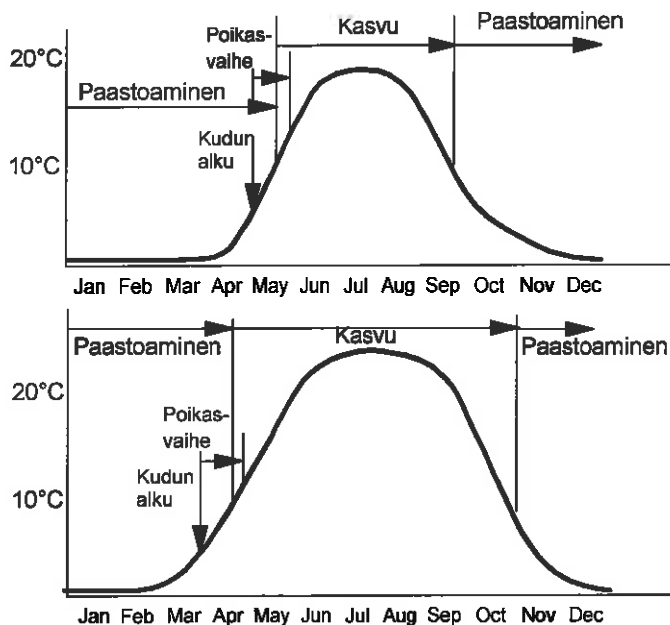
Tiheydestä riippumattomat tekijät saattavat vaikuttaa vuosiluokkavahvuuteen kuolevuutta muuttavien prosessien kautta. Esimerkiksi nälkiintyminen saattaa olla tämänkaltaisen tekijä, jos se on seurausta poikasten ulkoisen ravinnon käytön aloittamisen ja ravinnon tarjonnan eriaikaisuudesta. Saalistuskuolevuus saattaa myös olla tiheydestä riippumatonta silloin kun esimerkiksi petokalojen pääasiallinen saalislaji on joku muu laji, joka pääasiallisesti vaikuttaa petokannan kasvuun ja kuolevuuteen olemassaolollaan. Myös alhaisen populaatiotiheyden aikainen saalistuskuolevuus on tavallisesti tiheydestä riippumatonta tyyppiä.

3.5.2. Lämpötila

Lämpötilaa voidaan perustellusti pitää tärkeimpänä yksittäisenä abioottisena tekijänä, joka säätelee kalojen kasvua ja lisääntymistä. Lämpötilan vaikutus on usein välillinen ja tapahtuu ravinnon tai aineenvaihdunnan muutosten kautta. Korkeassa lämpötilassa kala kasvaa nopeasti ja tämän vuoksi poikanen on lyhyemmän aikaa altistettuna mah-

dollisille saalistajille kuin varttuessaan kylmässä vedessä (Anderson 1988, Loeng & Gjøsæter 1990).

Lämpötilan vaikutus vuosiluokkavahvuuteen on erilainen eri lajeilla, kannoilla ja kehitysvaiheilla (Jobling 1981, Skud 1982). Talvi ja kesä jakavat kalojen vuosisyklin kahteen osaan. Kesällä useimmat kalat keräävät energiavarastoja selvitäkseen talven yli (Conover 1992). Lämpötila yhdessä valaistuksen kanssa määrää kudun ja kasvukauden alun ja lopun (Nyman 1975). Kylmän kauden pituus määrää myös ravinnon saatavuuden ja useiden lajien paastokauden pituuden ja siten kalan mahdollisuuden selvitä talvesta (kuva 4).



Kuva 4. Ahvenen kasvukauden, paastoajan, kudun ja pikkupoikasvaiheen ajoittuminen ja kesto eri lämpötilaolosuhteissa. Ylempi kuva vastaa tilannetta Suomen eteläosan suurissa järvissä ja alempi Keski-Euroopan järvissä (Lehtonen 1996).

Lämpötilan kohoaminen lyhentää mätivaiheen kestoa. Kuoriutuneen poikasen laatu on riippuvainen mädin kehitysvaiheen aikaisesta lämpötilasta. Optimilämpötilassa kehittyneet poikaset ovat pienempiä ja niillä on suurempi ruskuaispussi kuin kylmässä tai lämpimässä kehittyneillä (Peterson ym. 1977, Næsje & Jonsson 1988, Blaxter 1992). Varhain kuoriutuneet poikaset aloittavat ulkoisen ravinnon käytön normaalisti kuoriutuneita pienempinä ja myöhemmin (Luczynski & Kolman 1987, Buckley ym. 1990). Muutoinkin mäti ja pikkupoikaset ovat herkimpiä lämpötilan vaikutuksille (Rose ym. 1993). Hyvissä ravinto-oloissa poikasen kasvunopeus riippuu veden lämpenemisnopeudesta. Kasvunopeuseroilla on vaikutusta vuosiluokan voimakkuuteen, todennäköisesti predaation kautta (Helminen & Sarvala 1994).

3.5.3. Kalastus

Kalastuksen merkitys kalakantojen runsauden vaihtelussa on keskeinen kysymys hyödynnettyjen kalakantojen hoidossa. Liikakalastuksen on kyetty osoittaa aiheuttaneen rekrytoinnin vähenemistä muutamissa silli-, sardiini- (Hilborn & Walters 1992, s. 241) ja turskakannoissa (Hutchings & Ransom 1994). Useilla sisävesikalvilla ja lohella

Itämeressä emokalojen saaminen kalanviljelytarkoituksiin on vaikeaa liiallisen pyynnin seurauksena (mm. Piironen ym. 1995). Toisaalta useissa tapauksissa kantojen vaihtelut voidaan selittää sekä luonnollisilla tekijöillä että kalastuksella (Thompson-Burkenroad kiistely 1940-50-luvuilla, Hilborn & Walters 1992 s. 55, Tyutyunov ym. 1993, Colby & Lehtonen 1994).

Periaatteessa kalastusta voidaan verrata petokalojen saalistukseen. Useimmiten erona on saaliskalojen koko, ihmisen pyrkiessä kalastamaan mahdollisimman suurikokoisia yksilöitä ja petokalojen valitessa mieluummin pienikokoisia yksilöitä. Monet kalastusmuodot aiheuttavat myös nuorten kalojen ja muiden kuin tavoiteltujen saalislajien kuolevuutta. Esimerkkejä tällaisesta on mm. muikun poikasille troolipyynnin yhteydessä aiheutuva kuolleisuus (Suuronen 1995) ja sivusaaliit. Periaatteessa tiettyyn lajiin kohdistuva kalastus vaikuttaa sen populaatiotiheyteen ja sitä kautta tiheydestä riippuviin tekijöihin vuosiluokkien runsauden säätelyssä. Kalastuksella voidaan vaikuttaa ravintokilpailun kautta määräytyviin tekijöihin, mm. kasvunopeuteen ja hedelmällisyyteen (Wootton 1990, s. 261) sekä kalojen kuntoon (Auvinen 1994). Sekä kalastus että saalistavat pedot reagoivat saalislajin tiheyden ja runsauden muutoksiin. Nämä reaktiot tunnetaan huonosti, vaikka ne ovat ilmeisen tärkeitä tekijöitä kalakantojen vuosiluokkavaihteluissa.

Merkittävä vaikutus kalastuksella on lajien runsaus- ja kokoluokkasuhteisiin (Tyutyunov ym. 1993). Tietyillä verkkojen silmäharvuuksilla kalastus kohdistuu pääosin tietyn kokoisiin yksilöihin. Esimerkiksi Suomen järvissä käytetään paljon tiheitä 27-40 mm solmuvälin verkkoja mm. siian pyyntiin. Verkkopyynnin ollessa erittäin yleistä (Kalastus ajassa: 1992) varsinkin suureksi kasvavat petokalat (Heikinheimo & Valkeajärvi 1995, Piironen ym. 1995, Salminen ym. 1996) pyydetään usein keskenkasvuina, jolloin petojen saaliskalalajien runsauden vaihtelua tasaava merkitys vähenee (Popova 1978, Salojärvi 1987, Auvinen 1994) ja saalislajien vuosiluokkavoimakkuuksien vaihtelu voi olla suurempaa kuin kalastamattomassa järvessä (Auvinen 1994). Näin järvikalayhteisön hoidossa on ainakin periaatteessa käytettävissä sekä emokalakannan runsauden säätely (lajiin kohdistuvan kalastuksen ohjaus) että petokalamäärän säätelyn (istutukset ja pyynnin ohjaus) kautta tapahtuva rekryyttimäärän säätely. Tosin emokalamäärän ja kudusta syntyvän rekryyttimäärän välinen suhde on useimmiten hyvin vaihteleva ja sitä kuvaavan käyrän muoto voidaan havaita vasta pitkäaikaisen seurannan tuloksena. Kalojen hedelmällisyys on suuri ja kutevan kannan koko voi rajoittaa lisääntymistä selvästi vasta erittäin pienien kutukantojen aikana (Laevastu & Favorite 1988).

Kalastuksella voidaan vaikuttaa kutevan kannan kokoon. Tämän vuoksi emokantarrekryytti-tarkastelut ovat tärkeitä kalakantojen hoidossa. Näihin tarkasteluihin liittyy kuitenkin useita virhetekijöitä (Hilborn & Walters 1992, Myers & Barrowman 1995), joten niiden käyttöön kalakannan hoidossa on suhtauduttava varovasti. Saalistuksen merkitystä on korostettu vuosiluokkavoimakkuuksien määräytymisessä (Laevastu & Favorite 1988). Tämän vuoksi olisi aina tarkasteltava toisiinsa vaikuttavien lajien kantojen kehitystä samanaikaisesti.

3.6. Ympäristömuutokset

3.6.1. Yleistä

Vesistöissä tapahtuvissa ympäristömuutoksissa voi olla kyse joko veden laadun muuttumisesta (happamoituminen, rehevöityminen, myrkkypäästöt) tai koko vesistön muuttumisesta (säännöstely, perkaukset, ruoppaukset). Ympäristömuutosten vaikutukset kalakantojen vuosiluokkavaihteluun ja kalayhteisön rakenteeseen ovat riippuvaisia

muutoksen luonteen ohella esimerkiksi veden laadusta ennen ja jälkeen muutoksen, muutoksen ajankohdasta, kestosta, alueellisesta laajuudesta, veden laatumuuttujien ääriarvoista sekä kalakannan ja koko ekosysteemin rakenteesta.

Kalakantavaikutusten kannalta on olennaista, vaikuttaako ympäristömuutos lisääntymis-, poikas- vai syönnösalueisiin ja muuttuuko alueiden laajuus vai laatu. Kalakannoille aiheutuu yleensä suurimmat vahingot silloin, kun muutos kohdistuu lisääntymis- ja poikasalueisiin (Hildén ym. 1985, Hildén & Salojärvi 1982, Kuikka ym. 1992). Jos sopivia lisääntymisalueita on vähän, ympäristömuutokset kohdistuessaan näille suppeille alueille voivat näkyä hyvinkin laajan alueen kalakannoissa ja saaliissa (Hudd ym. 1984).

Vesirakentamistoimet, esimerkiksi koskien perkaus, järvien säännöstely ja ruoppaukset, pienentävät mm. lisääntymis- ja poikasten kasvualueiden pinta-alaa ja saattavat vaikuttaa vuosiluokkien runsauteen ja lajienvälisiin suhteisiin (huom. kompensatoriset muutokset). Ympäristömuutos voi vaikuttaa kalakannan ja kalayhteisön rakenteeseen myös muuttamalla lisääntymisalueiden laatua (kasvillisuuden lisääntymisen/vähentyminen, liettyminen, veden laadun muuttuminen) tai vaikuttamalla suoraan mädin ja poikasten kuolevuuteen (esim. Hudd ym. 1984, 1987, Rask 1984).

Syönnösalueiden laadun ja laajuuden muuttuminen voi vaikuttaa yksilöiden kasvunopeuteen, kuolevuuteen tai esimerkiksi gonadien kehitykseen. Muutokset ravintoketjun rakenteessa vaikuttavat suoraan kalojen välisiin vuorovaikutussuhteisiin ja kasvuun ja ja sitä kautta kautta vuosiluokkien runsauteen ja lajienvälisiin runsaussuhteisiin. Sukutuotteiden kehityksen on eräillä lajeilla havaittu hidastuvan, häiriintyvän tai estyvän mm. metalli- ja puunjalostusteollisuuden jätevesien vaikutusalueilla (Pulliainen ym. 1992, Pulliainen & Korhonen 1993, Sandström ym. 1988), öljyvahinkoalueilla (Hudd ym. 1987) ja happamoituneissa vesissä (Rask ym. 1990).

Huolimatta lukuisista ympäristömuutoksille yhteisistä ilmiöistä, ovat ympäristömuutosten vaikutukset kalakantoihin pitkälti tapaus- ja lajikohtaisia. Seuraavassa käsitellään esimerkinomaisesti happamoitumisen ja rehevöitymisen kalakantavaikutuksia. Pienvesien happamoituminen koskee koko vesistöä eli sekä lisääntymis- että syönnösalueita. Rannikolla esiintyvä maaperähappamoituminen taas kohdistuu tyypillisesti jokiin ja niiden suualueihin, jotka ovat tärkeitä lisääntymisalueita monille rannikon kalakannoille (Lehtonen & Hudd 1990).

3.6.2. Happamoituminen

Vesien happamoituminen vaikuttaa ekosysteemien rakenteeseen ja toimintaan sekä suorasti että epäsuorasti. Happamoituneissa vesissä tapahtuu lajiston ja lajien runsaussuhteiden muutoksia siten, että happamuudelle herkät lajit vähenevät tai häviävät ja korvautuvat happamuutta paremmin sietävillä lajeilla. Samalla lajienväliset ja lajinsisäiset vuorovaikutussuhteet muuttuvat (Hudd ym. 1984, Meriläinen 1984, Sarvala & Halsinaho 1990, Meriläinen & Hynynen 1990, Rask & Tuunainen 1990, Rask 1992, Appelberg ym. 1992). Happamoituvien vesien kalayhteisöille on tyypillistä muuten kilpailukykyisen mutta happamuudelle herkän särjen korvautuminen ahvenella. Ahven on hauen ohella yksi happamuutta parhaiten sietävistä kalalajeistamme. Särjen ohella made kuuluu herkimpiin lajeihin (Milbrink & Johansson 1975, Hildén & Hirvi 1987, Rask & Tuunainen 1990, Vuorinen & Vuorinen 1992, Appelberg ym. 1992).

Kalayhteisöissä lajiston ja lajien runsaussuhteiden muuttumisen ensisijaisena syynä on lisääntymisen häiriintyminen tai estyminen. Joitakin havaintoja on aikuisten kalojen joukkokuolemista (Leivestad & Muniz 1976), mutta yleensä kannan koon muuttumisen syynä on lisääntynyt kuolevuus mätä- tai poikasvaiheessa (Runn ym. 1977, Rask 1983, Hudd ym. 1984, Tuunainen ym. 1991, Appelberg 1992). Esimerkiksi ahvenella mätä on herkintä pian hedelmöitymisen jälkeen ja poikaset kuoriutumisen jälkeen.

Suuremmat poikaset, nuoret kalat ja aikuiset kestävät happamuutta niitä paremmin (Rask 1984). Kasvaneen kuolevuuden lisäksi on todettu häiriöitä mm. hedelmöitymisessä, alkionkehityksessä ja kutuun valmistautumisessa (Rask ym. 1990, Vuorinen ym. 1990, Vuorinen & Vuorinen 1992). Ahvenella ja siialla todettu kudun viivästyminen (Rask ym. 1990, Vuorinen ym. 1990) vaikuttaa puolestaan ensimmäisen kasvukauden pituuteen ja siten poikasten koosta riippuvaan kuolevuuteen. Happamuuden vaikutus on riippuvainen myös muista vedenlaatutekijöistä kuin pH:sta. Metallit, erityisesti alumiini, ovat kaloille haitallisia ja vahvistavat happamuuden vaikutusta (Andersson & Nyberg 1984, Hildén & Hirvi 1987, Vuorinen & Vuorinen 1992).

Happamoitumisen on todettu laboratorio-oloissa heikentävän kalojen kasvua (Rodgers 1984, Tam & Payson 1986, Perry 1990, Vuorinen ym. 1990). Luonnossa kasvun muutokset selittyvät lähinnä ravinnon määrässä tapahtuneiden muutosten perusteella. Wiensin (1977) mukaan kilpailu yleensä vähenee ympäristön muuttuessa. Joskus käy myös päinvastoin. Kun happamuudelle herkkä laji, esimerkiksi särki (Milbrink & Johansson 1975), vähenee tai häviää kokonaan, sen ekolokeron valloittaa happamuutta paremmin sietävä mutta kilpailukyvyltään heikompi laji, usein ahven, joka runsastuu lajille käytettävissä olevien resurssien kasvaessa (Degerman & Nyberg 1989, Rask 1992, Appelberg ym. 1992). Lajinsisäinen kilpailutilanne saattaa myös muuttua. Jos lisääntymismenestys heikkenee, kilpailu eri ikäryhmien välillä pienenee ja yksilöiden kasvu nopeutuu (Raitaniemi ym. 1988, Appelberg ym. 1992).

Kalkituissa vesissä happamuudelle herkät lajit valtaavat alaa uudelleen, elleivät kannat ole ehtineet täysin tuhoutua. Palautuminen on kuitenkin hidasta; palautumisnopeus riippuu siitä, miten voimakas happamoitumisen vaikutus on ollut (Rask 1992, Appelberg ym. 1992).

3.6.3. Rehevöityminen

Rehevöitymisen vaikutuksia kaloihin ja kalakantoihin on tutkittu varsinkin järvissä ja lammissa (Colby ym. 1972, Hartmann 1977, Hartmann & Nümann 1977, Bergman 1990, Persson ym. 1991, Harper 1992). Ravinteiden lisääntymisen aiheuttamat kalastomuutokset ovat riippuvaisia vesistön tuotantotasosta ja kalayhteisön kehityshistoriasta ennen ravinnekuormituksen lisääntymistä. Oligotrofisissa lohikalavaltaisissa järvissä rehevöitymisen kalastovaikutukset ovat voimakkaampia kuin luonnostaan eutrofisissa särkikalavaltaisissa järvissä (Colby ym. 1972, Barthelmes 1983). Rehevöitymisen aiheuttama perustuotannon kasvu lisää kuitenkin yleensä kalaston kokonaistuotantoa (Svärdson ja Molin 1981, Lee ym. 1991).

Rehevöityvissä rannikkovesissä on havaittu muutoksia lajien runsaussuhteissa ja saaliissa (Anttila 1973, Lehtonen 1983, 1985). Muutokset ovat yleensä olleet samansuuntaisia kuin sisävesissä. Itämeren perustuotannon kasvun vaikutuksista ulappa-alueiden kalayhteisöihin ja -tuotantoon on olemassa vain arvioita (Nehring ym. 1989, Neuman ym. 1989, Elmgren 1989, Hansson ja Rudstam 1990). Nehringin ym. (1989) arvioiden mukaan kalojen kokonaisbiomassa Itämeressä on lisääntynyt vuosina 1973-1984 noin 5 %. Neumanin ym. (1989) mukaan vakuuttavaa näyttöä rehevöitymisen kalatuotantoa lisäävästä vaikutuksesta Itämeren ulappa-alueilla ei kuitenkaan ole.

Kalaston kokonaistuotanto muuttuu rehevöitymisen edetessä siten, että kalataloudellisesti merkittävien lajien tuotanto pienenee vähempiarvoisten lajien vallatessa alaa. Lohikalavaltainen yhteisö muuttuu yleensä ensin ahvenkalavaltaiseksi ja edelleen särkikalavaltaiseksi (Hartmann 1977, Hansson 1985, Persson ym. 1991). Myös mainittujen lajiryhmien sisällä on lajienvälisiä eroja suhteessa rehevöitymiseen. Esim. silloin, kun ahvenkannat jo taantuvat, kiiski ja kuha saattavat vielä hyötyä. Vastaavasti eräät särkikalalajit, kuten mm. mutu, seipi ja säyne, ovat särkeä herkempiä rehevöitymisen vaikutuksille (Persson 1991).

Rehevöityminen vaikuttaa kalojen lisääntymiseen muuttamalla lisääntymis- ja poikasalueita sekä vaikuttamalla mädin kehitykseen ja kuolevuuteen. Veden laatu on keskeinen tekijä mädin ja poikasten menestymiselle. Lohikalojen ja mateen häviämiseen rehevöityvistä vesistä lienee ensisijaisena syynä se, että mäti ei selviä rehevien järvien pohjan vähähappisissa olosuhteissa talven yli (Meng & Müller 1988, Müller 1992). Matalaan veteen keväällä ja kesällä kutevien kalalajien mäti sekä pelagiaalinen tai vesikasveihin kiinnittynyt pohjasta irti oleva mäti on vähemmän alttiina pohjan huonon happitilanteen vaikutuksille (Colby ym. 1972). Useimpien särkikalojen lisääntymiselle ei ole esteitä rehevissä vesissä. Särkikalojen lisääntymisalueet ovat litoraalissa ja sublitoraalissa, missä happipitoisuudet ovat yleensä suuria (Barthelmes 1983).

Rehevöityminen voi vaikuttaa lisääntymiseen myös kasvillisuuden välityksellä. Monella lajilla kasvillisuuden määrä vaikuttaa sopivien kutu- ja suojapaikkojen määrään. Kasvillisuuden määrä puolestaan lisääntyy tai vähenee riippuen rehevöitymiskehityksen vaiheesta (Hartmann & Nümann 1977, Harper 1992). Vesikasvillisuuden vähentyminen ei vaikuta särkikalojen lisääntymiseen, sillä kalat kutevat ja mäti kehittyy myös paljailla mutapohjilla (Barthelmes 1983).

Ahvenen ja särjen välisessä kilpailussa saattaa olla keskeisellä sijalla särkikalojen kyky hyödyntää kasviraivintoa. On esitetty hypoteesi, jonka mukaan tehokkaana planktonin syöjänä särki 'pakottaa' nuoret ahvenet syömään planktonin sijasta pohjaeläinraivintoa. Näin lisääntyy pohjafaunaa käyttävän osapopulaation sisäinen kilpailu, kasvu hidastuu ja kalaa, esim. särkeä, ravinnokseen käyttävä osa kannasta jää pieneksi. Kilpailua pohjaeläimistä lisää edelleen kiiski (Persson & Greenberg 1990, Bergman 1990). On myös mahdollista, että ahvenet siirtyvät kilpailun vuoksi aikaisemmin kalaraivintoon ja alkavat kasvaa nopeammin. Bergman (1987, 1988) ja Diehl (1988) ovat esittäneet, että ahven- ja kiiskikantojen erilainen suhtautuminen rehevöitymiseen saattaa johtua siitä, että ahven vaatii saalistukseensa enemmän valoa kuin kiiski. Runsaustuottoisissa vesissä näkösyvyys on pieni, joten kiiskellä on käytössään ahventa runsaammin sopivia elinympäristöjä.

4. Kannanvaihteluita selittävät teoriat

Kalojen kannanvaihteluiden ja rekrytoinnin taustalla olevista mekanismeista on esitetty useita teorioita. Kaikissa oletetaan vuosiluokan vahvuuden määräytyvän poikasvaiheen aikana. Eri ulkoisten ja sisäisten tekijöiden osuudesta lopputulokseen on sen sijaan eri näkemyksiä. Painoa annetaan monessa teoriassa varsinkin ensimmäisen elinvuoden aikaisen nälkiintymisen ja saalistuksen merkitykselle. On myös painotettu ravinnonkulutusta ja saalistusta poikaskehityksen aikana (mm. Leggett 1986, Anderson 1988, Shepherd & Cushing 1990) sekä saalistuskuolevuutta nuoruusvaiheiden aikana (Sissenwine 1984). Tärkeimmät hypoteesit perustuvat tiheydestä riippuviin tekijöihin, kuten nälkiintymiseen poikasvaiheessa, saalistukseen (ml. kannibalismi), mädin ja poikasten kulkeutumiseen ja aikuisten kalojen tauteihin. On myös yleisesti todettu, että selittäviä muuttujia on ilmeisesti useita ja vuosiluokan koko määräytyy useimmiten stokastisesti. Seuraavassa lyhyt esittely keskeisimmistä teorioista.

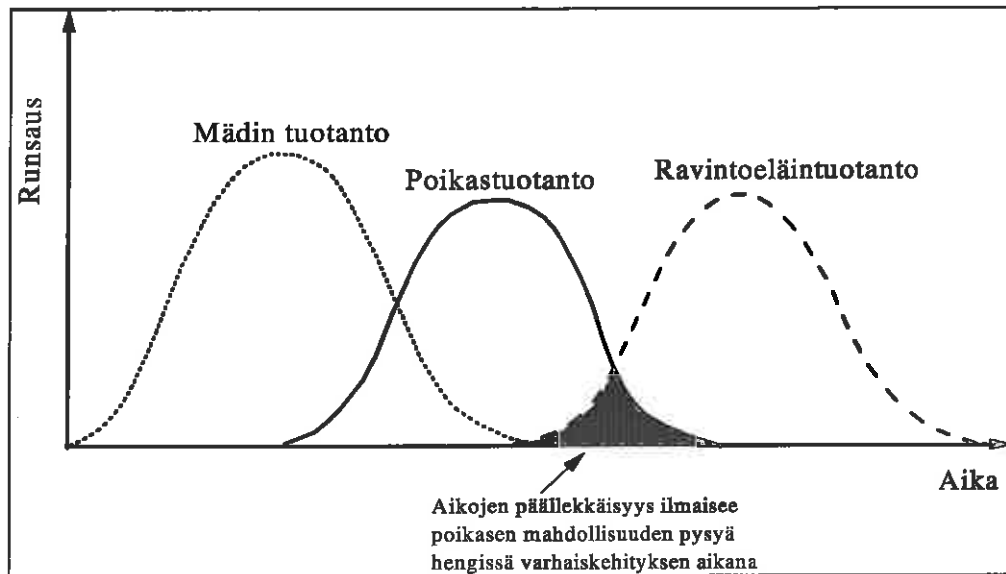
4.1. Nälkiintymiseen perustuvat hypoteesit

4.1.1. Kriittisen ajanjakson hypoteesi

Norjalainen Johan Hjort (1914) yhdisti Atlanto-Skandian sillin vuosiluokkarunsauden ravinnon saatavuuteen ajanjaksona, jolloin kala aloittaa ulkoisen ravinnonoton. Hjort nimitti teoriaa kriittisen ajanjakson hypoteesiksi (critical period hypothesis). Kriittisen ajanjakson hypoteesi on saanut kirjallisuudessa runsaasti tukea. Monet tutkijat ovat kyenneet selittämään sillä tutkimiansa kalojen vuosiluokkien runsaudessa havaittavat erot (mm. Cushing 1982, Kruse & Tyler 1989, Karpenko & Maksimenkov 1990). Toisaalta hypoteesin tueksi ei ole pystytty esittämään tutkimuksiin pohjautuvaa näyttöä, koska poikasten nälkiintymistä on hyvin vaikea osoittaa (Heath 1992). Altaissa tehdyin kokein on mm. saatu viitteitä, että poikaset selviävät suurissa vesitilavuuksissa selvästi vähäisemmällä ravintomäärällä kuin akvaariokokeissa on havaittu (Solemald 1981)

4.1.2. Match-mismatch-hypoteesi

Sisällöllisesti lähellä kriittisen ajanjakson hypoteesia on ns. match-mismatch-hypoteesi (Cushing 1975). Kalat kutevat eri vuosina jotakuinkin samaan aikaan, mutta perustuotannon alkukohta vaihtelee. Jos se tapahtuu samanaikaisesti poikasten ulkoisen ravinnonoton aloittamisen kanssa, jää kuolevuus pieneksi ja päinvastoin. Rekrytointi riippuu siten vallitsevien ympäristöolosuhteiden sopivuudesta tai sopimattomuudesta poikasten varhaiskehityksen aikana. Hyvinsyöneet poikaset kasvavat nopeasti ja pystyvät välttämään paremmin saalistuksesta aiheutuvaa kuolevuutta. Cushing (1990) päivitti hypoteesin myöhemmin laajentamalla sen koskemaan pidempää ajanjaksoa poikasen elämässä. Match-mismatch-hypoteesin periaate on esitetty kuvassa 5.



Kuva 5. Match-mismatch hypoteesin peruste. Vuosiluokan koko määräytyy ravintoeläintuotannon ja poikasten varhaisvaiheiden samanaikaisuuden mukaan.

Match-mismatch hypoteesia tukevia esimerkkejä on runsaasti (mm. Cushing 1982, Crecco & Savoy 1987, Browman 1989, Kruse & Tyler 1989, Fortier & Gagné 1990, Gagné ym. 1991), vaikka sitä onkin hyvin vaikea vedenpitävästi osoittaa (Cushing 1990). Ravinnon saatavuus onkin kiistatta tärkeää ruskuaispussivaiheen jälkeen, jolloin pienikokoinen poikanen ei kestä pitkää paastoa. Lämpimien kesien on havaittu tuottavan Suomessa esimerkiksi runsaita kuha- ja ahvenvuosisluokkia mahdollisesti tuolloin tapahtuvan runsaan ravintoeläintuotannon johdosta (Böhling ym. 1991, Lehtonen & Lappalainen 1994). Ruskuaispussivaiheen jälkeisen ajanjakson olosuhteiden tärkeyttä tukee myös se, että valtaosa kuhanpoikasista aloittaa ulkoisen ravinnon syönnin 14-19°C:ssa. Tätä kylmemmässä olleet poikaset nääntyivät viikon kuluessa, vaikka eläinplanktonia oli saatavilla (Ruuhijärvi 1988). Myöhemmissä kokeissa on havaittu kasvun alkavan noin 12°C:ssa ja vielä noin 5 cm:n pituiset poikaset ovat selvinneet talven yli olosuhteissa, joissa saalistajalajeja ei ole ollut. Tämä viittaa siihen, että pääasiallinen kuolinsyy ensimmäisenä talvena ei ole nälkiintyminen vaan petokalojen saaliiksi joutuminen (Jukka Ruuhijärvi, suullinen ilmoitus). Ahvenenpoikasilla ulkoisen ravinnonoton kynnyslämpötilaksi on mitattu kokeellisissa olosuhteissa 10°C (Karås 1990). Myös merikalvilla on havaittu vastaava ilmiö. Esimerkiksi Pohjanmeren punakampelan vuosiluokka 1963 oli erittäin runsas, koska kylmä talvi viivästytti mädin ja poikasten varhaisvaiheiden kehitystä ajankohtaan, jolloin ravintoeläinten tiheys oli kehittynyt suureksi (Cushing & Dickson 1976). Ilesin ja Sinclairin (1982) mukaan match-mismatch teoria ei kuitenkaan sovellu kaikille kalalajeille. Myöskään hypoteesia tukevia kenttäkokeita ei tiettävästi ole tehty.

4.1.3. Ravintotuotantohypoteesi

Perustuotannossa on suuria ulkoisten tekijöiden, kuten lämpötilan, aiheuttamia eroja vuosien välillä. Vuosina, jolloin tuotanto on suuri, kaloilla on runsaammin ravintoa kuin heikkotuottoisina vuosina. Tämä pienentää poikasvaiheen kuolevuutta. Hypoteesin mukaan poikasten selviytyminen varhaisvaiheiden yli riippuu ympäristön kantokyvystä. Ravintotuotantohypoteesilla (food production hypothesis) ei ole varsinaista kehittäjää, mutta se on esitetty monissa tutkimuksissa (mm. Parrish & MacCall 1978, Bakun & Parrish 1980, Cushing 1982). Ravinnontuotannon avulla on voitu selittää

useiden merikalojen vuosiluokkavaihteluita (Iles & Sinclair 1982, Sutcliffe ym. 1983, Anderson 1988).

4.1.4. Kilpailu käytettävissä olevista resursseista

Hypoteesin mukaan vuotuiset suuret vaihtelut planktonin ja kalanpoikasten määrissä vaikuttavat oleellisesti yksilöä kohti käytettävissä olevan ravinnon määrään. Kun kalanpoikasia on paljon ja ravinnoksi sopivaa eläinplanktonia vähän, tapahtuu ravintokilpailun aiheuttamaa nälkiintymistä ja saalistusvaikutuksen voimistumista. Tätä Fraserin (1970) esittämää hypoteesia (Resource use competition hypothesis) on sittemmin esitetty syyksi mm. muikkukantojen vaihteluun (mm. Hamrin & Persson 1986, Salojärvi 1987, Viljanen 1988). Muikun kohdalla selittävänä muuttujana on myös esitetty vanhempien ikäryhmien taholta tulevaa kilpailua (Hamrin 1979, Salojärvi 1987, Viljanen 1988).

On esitetty, että muikkukannalla lajin sisäinen kilpailu olisi määräävässä asemassa havaituissa kaksivuotisia vaihteluissa. Ravintokilpailun vaikutusmekanismia ei sen sijaan tunneta yksityiskohtaisesti. Mm. Säskylän Pyhäjärvestä on arvioitu, että poikasilla on keväisin aina riittävästi sopivaa ravintoa tarjolla. Säskylässä on sen sijaan havaittu, että mädin laatu vaihtelee vuorovuosittain (Sarvala & Helminen 1994). Karjalan Pyhäjärvestä mädin kuivapainon vaihtelu joka noudattaa vuosiluokan voimakkuuden vaihtelua (Auvinen & Auvinen 1994). Toistaiseksi ei ole pystytty selvittämään mihin elämänvaiheeseen huonosta mädin laadusta aiheutuva kuolevuuden lisäys osuisi: mätivaiheeseen, kuoriutumisvaiheeseen, pikkupoikasvaiheeseen kun poikasten tulisi siirtyä kasvualueilleen tai vaikuttaisiko mädin heikko laatu kasvunopeuteen ja predaatioalttiuteen vai kykyyn saalistaa eläinplanktonia. Toisaalta Karjalan Pyhäjärvestä myös eläinplanktonitiheys vaihteli keväisin siten, että se voisi osaltaan selittää vuosiluokien runsauden vaihtelua. Tällöin on oletuksena, että järvestä oleva planktonsyöjäkalakanta eläinplanktonin saalistuksellaan vähentää uusille poikasille tarjolla olevan sopivan ravinnon määrää edellisen kesän, syksyn tai talven aikana (Auvinen 1988, Huusko 1991). Nämä tekijät saattavat joissain oloissa vahvistaa toinen toisiaan. Karjalan Pyhäjärvestä vuosiluokkien voimakkuuden vaihtelu on huomattavasti suurempi kuin Säskylässä.

4.1.5. Vertikaalisen stabiilisuuden hypoteesi

Laskerin (1975) mukaan kalanpoikasten ravinnoksi sopivan planktonin määrä vesipatsaassa on keskimäärin liian vähäinen ylläpitämään suuria poikasmääriä. Siksi on tärkeää, että plankton kertyy johonkin vesikerrokseen (termokliini, halokliini). Tämän kerroksen stabiilisuus on poikasten ravinnonsaannille tärkeää. Jos esimerkiksi tuulet tai kumpuaminen hajottavat kerroksen on seurauksena poikasten nälkiintyminen.

4.2. Saalistukseen perustuvat hypoteesit

Saalistuksen merkitystä vuosiluokan koon säätelijänä käsittelevät hypoteesit lähtevät siitä oletuksesta, että joko pikkupoikasiin tai nuoriin kaloihin kohdistuva saalistus on niin voimakasta, että se vaikuttaa kalastuskoon saavuttavien rekryyttien määrään. Siten hidaskasvuiset poikaset karsiutuvat nopeakasvuisia nopeammin ja lähes kaikki poikasvaiheen ohi selviävät kalat ovat kasvaneet keskimääräistä nopeammin (Post & Prankevicus 1987, Rice et al. 1987, Luecke et al. 1990, Miller et al. 1988). Mm. Suomessa on viime vuosina keskusteltu vilkkaasti ahvenen ja eräiden muiden poikas-

predaattoreiden mahdollisista vaikutuksista mm. muikun vuosiluokkavahvuuteen (Auvinen 1994).

Huusko & Sutela (1992) osoittivat, että muikun pikkupoikasia saalistavia lajeja on useita. Pienten ahventen runsautta kuvaavan parametrin mukaanottaminen muikun vuosiluokan voimakkuutta määräävissä malleissa, on parantanut mallien selitystasetta useimmissa tapauksissa (Helminen & Sarvala 1994). Joissain tapauksissa siian runsaudella on myös havaittu olevan vaikutusta muikkuvuosiluokan voimakkuuden määräytymiselle (Salojärvi 1992). Petokaloilla voi olla vuosiluokan suuruutta muokkaava vaikutus pikkupoikasvaiheen jälkeen ennen rekrytointia (Salojärvi 1987). Karjalan Pyhäjärvestä havaittiin, että Suomenpuoleisessa osassa, jossa petokalojen määrä ja kokojakautuma on muuttunut voimakkaasti verkkokalastuksen johdosta, muikkuvuosiluokan maksimitiheys oli suurempi kuin Venäjän puolella, jossa petokalakanta on runsaampi ja koostuu suuremmista yksilöistä (Auvinen 1994).

4.3. Muut hypoteesit

4.3.1. Koosta riippuva kuolevuus

Kalanpoikasten koon ja kuolevuuden välinen riippuvuus on todettu useassa tutkimuksessa (Ware 1975, Anderson 1988, Bertram ym. 1993). Hypoteesin mukaan mitä suurempi kala sitä vähemmän mahdollisia saalistajia ja sen seurauksena pienempi saalistuskuolevuus (Peterson & Wroblewski 1984). Wernerin ja Gilliamin (1984) mukaan kasvu on olemassaolevien resurssien indeksi ja muuttuja, joka kuvaa lajinsisäistä ja lajienvälistä kilpailua. Tätä teoriaa tukevia havaintoja on olemassa mm. muikun ja siian poikastiheyksistä, kasvusta ja kuolevuudesta (Hamrin & Persson 1986, Salojärvi 1987, Viljanen 1988, Karjalainen 1992, Auvinen 1994). Myös laboratoriokokeet ja erilaiset simulaatiot ovat osoittaneet, että ravintopitoisuuden lisääminen nopeuttaa kasvua ja pienentää kuolevuutta (Houde & Schekter 1980, Brown & Taylor 1992, Jensen 1992, 1993). Toisin sanoen ne ravinto-olosuhteet, jotka maksimoivat kasvun, minimoivat kuolevuuden. Kuolevuuden ja koon välinen riippuvuus on osoitettu mm. Pohjanmeren punakampelalla, jonka päivittäinen hetkellinen kuolevuus (Z) pieneni 0,068:sta 0,01:een kalojen ensimmäisen elinvuoden aikana (Zijlstra ym. 1982).

4.3.2. Member-vagrant-hypoteesi

Member-vagrant hypoteesin lähtökohtana on oletamus, että kutupaikat ja -ajat eivät ole välttämättä valittuja poikasille tarjolla olevan ravinnon määrän, vaan pikemminkin niiden hydrografisten olosuhteiden perusteella, jotka takaavat poikasten pysymisen yhdessä estämällä horisontaalista kulkeutumista merivirtausten mukana (Sinclair 1988). Tämä ominaisuus säilyttää populaation yhtenäisyyden ja aikaansaa poikasten ja nuorten kalojen leimautumisen omalle alueelleen sekä myöhemmän kotipaikkauskollisuuden (homing). Kutupaikkauskollisuus on teorian kulmakivi. Sen tehtävänä on varmistaa poikasten kehittyminen synnyinalueellaan varhais- ja nuoruusvaiheessa. Ilmiö johtaa myös populaatioiden perinnölliseen erilaistumiseen. Sinclairin ja Tremblayn (1984) mukaan esimerkiksi sillit valitsevat kutuajankohtansa siten, että poikasten kasvu tapahtuu lähellä lisääntymisaluetta ajankohtana, jolloin ravintoa on runsaasti tarjolla.

Member-vagrant hypoteesia on toistaiseksi testattu lähinnä St. Lawrence joen suistoalueen sillillä (Iles & Sinclair 1982, Fortier & Gagné 1990, Gagné ym. 1991). Alueella on voimakas vuorovesi ja suhteellisen vähäinen perustuotanto (Gagné ym. 1991). Hy-

poteesin mukaan tämänkaltaisessa ympäristössä voi esiintyä vain yksi sillipopulaatio, poikasten on pysyttävä suistoalueella kuoriutumisen jälkeen, hitaan kasvun johdosta poikasvaihe kestää lähes vuoden ja kutu tapahtuu vain keväällä (Sinclair & Tremblay 1984). Nämä ehdot eivät uusimpien tutkimusten mukaan täyty kuin osittain, mistä syystä member-vagrant teoriaa on arvosteltu (mm. Browman 1989, Gagné ym. 1991).

4.3.3. Virtauksiin perustuva hypoteesi

Hjort (1914) esitti toisena hypoteesina oletuksen, että poikasten selviäminen varhaisvaiheiden ohi riippuu paljolti kulloinkin vallitsevista virtauksista. Jos virtaukset kuljettavat nuoret poikaset kauas mannerjalustan ravintorikkailta vesiltä, poikaset eivät kykene palaamaan takaisin ja kuolevat nälkiintymisen vuoksi. Tällöin syntyy heikkoja vuosiluokkia. Vuosina, jolloin merivirtaukset eivät vie poikasia rannikon tuntumasta, tuottavat runsaita vuosiluokkia.

Kuoriutumisen jälkeisellä ajautumisella saattaa olla merkitystä myös sisävesilajien poikasille, jos ne viettävät ensivaiheensa vapaan veden alueella. Tällainen laji on esimerkiksi made, joka elää vapaan veden alueella 2-3 viikkoa kuoriutumisen jälkeen liikkuen virtausten mukana enemmän tai vähemmän passiivisesti (Ghan & Sprules 1991). Myös siialla ja muikulla on lyhyt vapaan veden vaihe kuoriutumisen jälkeen, mutta ne kuoriutuvat selvästi mateen poikasia suurempina, jolloin voidaan olettaa niiden uintikyvyn ja kyvyn hakeutua sopiviin elinympäristöihin olevan paremman. Valkosilmäkuhan saaliiden on todettu olevan riippuvaisia poikasten kulkeutumisesta sopiville kasvualueille 3-4 vuotta aikaisemmin tapahtuneiden virtausten seurauksena (Johnston ym. 1995).

4.3.4. Talven stabiilisuuteen perustuva hypoteesi

Syyskutuisten kalojen mäti kehittyi Suomessa jään alla. Siellä vallitsevilla olosuhteilla on siksi oleellinen vaikutus kuoriutuvien poikasten määrään ja laatuun. Jääpeitteen aikana lämpötila, virtaukset ym. pysyvät lähes muuttumattomina ja mäti kehittyi varsin tasaisissa olosuhteissa. Lawlerin (1965) esittämän hypoteesin mukaan runsaimmat vuosiluokat kehittyvät vuosina, jolloin jäätyminen on tapahtunut aikaisin ja lämpötila kohoaa tasaisesti jäiden lähdön jälkeen. Hypoteesi on saanut tukea mm. Huddin ym. (1988) Pohjanlahdella tekemissä tutkimuksissa.

4.3.5. Lisääntymisalueiden pinta-alaan perustuva hypoteesi

Sinclair (1988) esitti hypoteesin, jonka mukaan vuosiluokan koko on suoraan riippuvainen kutu- ja poikasalueiden määrästä ja laajuudesta. Tämäkin teoria on alunperin tehty merialueille, ja sitä tukevia havaintoja on tehty usealla lajilla, myös sisävesissä (Sumari & Westman 1969, Howell 1993).

4.3.6. Kalataudit ja -loiset vuosiluokan koon säätelijänä

Mm. tapauksissa, joissa tarttuvat taudit leviävät nopeasti tiheässä populaatiossa (Sinderman 1970) tai poikkeuksellisen kylmä tai lämmin vesi tekee kaloista herkkiä bakteeritaudeille, on esitetty taudeilla ja loisilla voivan olla vaikutusta vuosiluokan koon määräytymiselle (mm. Sissenwine 1984, Hammar 1988, Lindqvist ym. 1988).

Kirjallisuus

- Aalto, S.K. & Newsome, G.E. 1993. Wind and the demic structure of a population of yellow perch (*Perca flavescens*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 50: 496-501.
- Airaksinen, K. 1967. Varmavirran muikku. *Suomen Kalatalous* 30: 1-32.
- Allee, W.C., Park, O., Emerson, A.E., Park, T. & Schmidt, K.P. 1949. *Principles of Animal Ecology*. Philadelphia, Pa. W.B. Saunders Company.
- Alm, G. 1946. Reasons for the occurrence of stunted fish populations with special regard to the perch. *Inst. Freshw. Res. Drottningholm, Rep.* 25: 1-146.
- Amundsen, P.A. 1994. Piscivory and cannibalism in Arctic charr. *J. Fish. Biol.* 45 (suppl. A): 181-189.
- Anderson, J.T. 1988. A review of size dependent survival during pre-recruit stages of fishes in relation to recruitment. *J. Northwest Atl. Fish. Sci.* 8: 55-66.
- Andersson, P. & Nyberg, P. 1984. Experiments with brown trout (*Salmo trutta* L) during spring in mountain streams at low pH and elevated levels of iron, manganese and aluminium. *Rep. Inst. Freshw. Res. Drottningholm* 61: 34-47.
- Anttila, R. 1973. Effect of sewage on the fish fauna in the Helsinki area. *Oikos Suppl.* 15: 226-229.
- Appelberg, M., Degerman, E. & Norrgren, L. 1992. Effects of acidification and liming on fish in Sweden - a review. *Finnish Fish. Res.* 13: 77-91.
- Appelberg, M., Henrikson, B.-I., Henrikson, L. & Svedäng, M. 1993. Biotic interactions within the littoral community of Swedish forest lakes during acidification. *Ambio* 22(5): 290-297.
- Auvinen, H. 1978. Muikkukantojen suuruuteen ja vaihteluun vaikuttavista tekijöistä. *Kalamies* 1978(9). s. 3.
- Auvinen, H. 1988. Distribution and food of vendace (*Coregonus albula* (L.)) larvae in Lake Pyhäjärvi (Karelia, SE Finland). *Finnish Fish. Res.* 9: 107-115.
- Auvinen, H. 1994. Density and dynamics of vendace (*Coregonus albula* (L.)) populations under different fishing and predation pressure. (manuscript)
- Auvinen, H. 1994. Intra- and interspecific factors in the dynamics of vendace (*Coregonus albula* (L.)) populations. *Finnish Fish. Res.* 15: 49-58.
- Auvinen, H. & Auvinen, S. 1994. Fecundity and egg dry weight of vendace (*Coregonus albula* (L.)) in Lake Pyhäjärvi (Karelia, SE Finland) in relation to changes in stock density. (manuscript) 11p.
- Bakun, A. & Parrish, H.H. 1980. Environmental inputs to fishery population models for eastern boundary current regions. In: *Workshop on the effects of environmental variation on the survival of larval pelagic fishes*. Lima, Peru. 20 April-5 May, 1980. *IOC Workshop Rep.* 28, UNESCO, Paris, p. 87-104.
- Barthelmes, D. 1983. Effects of eutrophication and fisheries management on fish faunas of cyprinid lakes. *Roczniki Nauk Rolniczych, Ser. H*, vol. 100, no. 3: 31-44.
- Bean, C. W. & Winfield, I. J. 1995. Habitat use and activity patterns of roach (*Rutilus rutilus* (L.)), rudd (*Scardinius erythrophthalmus* (L.)), perch (*Perca fluviatilis* L.) and

- pike (*Esox lucius* L.) in the laboratory: the role of predation threat and structural complexity. *Ecol. Freshw. Fish* 4: 37-46.
- Bergman, E. 1987. Temperature-dependent differences in foraging ability of two percids, *Perca fluviatilis* and *Gymnocephalus cernuus*. *Env. Biol. Fish.* 19: 45-53.
- Bergman, E. 1988. Foraging abilities and niche breadths of two percids, *Perca fluviatilis* and *Gymnocephalus cernua*, under different environmental conditions. *J. Anim. Ecol.* 57: 443-453.
- Bergman, E. 1990. Distribution and competitive abilities of perch *Perca fluviatilis* and ruffe *Gymnocephalus cernuus* along environmental gradients. Ph. thesis. p. 7-18.
- Bergman, E. 1990. Effects of roach *Rutilus rutilus* on two percids, *Perca fluviatilis* and *Gymnocephalus cernua*: importance of species interactions for diet shifts. *Oikos* 57: 241-249.
- Bertram, D.F., Chambers, R.C. & Leggett, W.C. 1993. Negative correlations between larval and juvenile growth rates in winter flounder: implications of compensatory growth for variation in size-at-age. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 96: 209-215.
- Beyer, J.E. 1989. Recruitment stability and survival - simple size-specific theory with examples from the early life dynamics of marine fish. *Dana* 7: 45-147.
- Blaxter, J.H.S. 1992. The effect of temperature on larval fishes. *Neth. J. Zool.* 42: 336-357.
- Böhling, P., Hudd, R., Lehtonen, H., Karås, P., Neuman, E. & Thoresson, G. 1991. Variations in year-class strength of different perch (*Perca fluviatilis*) populations in the Baltic Sea with special reference to temperature and pollution. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 48: 1181-1187.
- Bond, C.E. 1979. *Biology of Fishes*. W.B. Saunders Co. Philadelphia-London-Toronto. 514 p.
- Browman, H.I. 1989. The biology and behavioural ecology of ontogenetic critical periods in fish. *Rapp. P- V. Reun. Cons. Int. Explor. Mer.* 191: 469-470.
- Brown, E.H.Jr. 1970. Extreme female predominance in the bloater (*Coregonus hoyi*) of Lake Michigan in the 1960's. In: Lindsey, C.C. & Woods, C.S. (eds.). *Biology of coregonid fishes*. Univ. Manitoba Press, Winnipeg, Manitoba. p. 501-514.
- Brown, R.W. & Taylor, W.W. 1992. Effects of egg composition and prey density on the larval growth and survival of lake whitefish (*Coregonus clupeaformis* Mitchill). *J. Fish. Biol.* 40: 381-394.
- Buckley, L.J., Smigielski, A.S., Halavik, T.A. & G.C. Laurence 1990. Effects of water temperature on size and biochemical composition of winter flounder *Pseudopleuronectes americanus* at hatching and feeding initiation. *Fish. Bull.* 88(3): 419-428.
- Buijse, A.D., Densen, W.L.T. van & Schaap, L.A. 1992. Year-class strength of Eurasian perch (*Perca fluviatilis* (L.)) and pikeperch (*Stizostedion lucioperca* (L.)) in relation to stock size, water temperature and wind in Lake IJssel, the Netherlands, 1966-1989. In: Buijse, A.D. *Dynamics and Exploitation of Unstable Percid Populations*. Wageningen, Landbouwwuniversiteit. Wageningen. p. 31-69
- Burgman, M.A., Ferson, S. & Akçakaya, H.R. 1993. *Risk assessment in conservation biology*. Chapman & Hall, London. 314 p.
- Carpenter, S. R., Kitchell, J.R. & Hodgson, J.R. 1985. Cascading trophic interaction and lake ecosystem productivity. *Bioscience* 35: 635-639.
- Carpenter, S.R., Kitchell, J.F., Hodgson, J.R., Cochran, P.A., Elser, M.M., Lodge, D.M., Kretchmer, D., He, X. & Ende, C.N. 1987. Regulation of lake primary productivity by food web structure. *Ecology* 68: 1863-1876.

- Chapman, D.W. 1962. Aggressive behaviour in juvenile coho salmon as a case of emigration. *J. Fish. Res. Bd. Can.* 19: 1047-1080.
- Chapman, D.W. 1966. Food and space as regulators of Salmonids population in streams. *Am. Nat.* 100: 345-357.
- Christensen, B. & Persson, L. 1993. Species specific antipredatory behaviour: effects on prey choice in different habitats. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 32: 1-9.
- Christie, G.C. & Regier, H.A. 1988. Measures of optimal thermal habitat and their relationship to yields for four commercial fish species. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 44: 301-314.
- Colby, P. J. & Lehtonen, H. 1994: Suggested causes for the collapse of zander, *Stizostedion lucioperca* (L.), populations in northern and central Finland through comparisons with north American walleyes, *Stizostedion vitreum* (Mitchill). *Aqua Fennica* 24(1): 9-20.
- Colby, P.J., Spangler, G.R., Hurley, D.A. & McCombie, A.M. 1972. Effects of eutrophication on salmonid communities in oligotrophic lakes. *J. Fish. Res. Bd. Can.* 29: 975-983.
- Connell, J.H. 1983. On the prevalence and relative importance of interspecific competition: evidence from field experiments. *Am. Nat.* 122: 661-696
- Conover, D.O. 1992. Seasonality and the scheduling of life history at different latitudes. *J. Fish. Biol.* 41 (Suppl. B): 161-178.
- Conover, D.O. & Present, T.M.C. 1990. Countergradient variation in growth rate: compensation for length of the growing season among Atlantic silversides from different latitudes. *Oecologia* 83: 316-324.
- Crecco, V.A. & Savoy, T. 1987. Review of recruitment mechanisms of the American shad: The critical period and match-mismatch hypotheses reexamined. In: Dadswell, M.J., Klauda, R.J., Moffitt, C.M., Saunders, R.L. Rulifson, R.A. & Cooper, J.E. (eds.). Common strategies of anadromous and catadromous fishes. Proc. Internat. Symp. Boston, March 9-12. 1986 p. 455-468.
- Cushing, D.H. 1975. *Marine Ecology and Fisheries*. Cambridge University Press, London. 278 p.
- Cushing, D.H. 1977. The problems of stock and recruitment. In: Gulland, J.A. (ed.). *Fish Population Dynamics*. Wiley & Sons, London. p. 116-133.
- Cushing, D.H. 1982. *Climate and fisheries*. Academic Press, London. 373 p.
- Cushing, D.H. 1990. Plankton production and year-class strength in fish populations: an update of the match-mismatch hypothesis. *Adv. Mar. Biol.* 26: 249-293.
- Cushing, D.H. & Dickson, R.R. 1976. The biological response in the sea to climatic changes. In: Russell, F.C. & Young, M. (eds.): *Advances in Marine Biology*, vol 14. New York, Academic Press.
- DeAngelis, D.L. 1988. Strategies and difficulties of applying models to aquatic populations and food webs. *Ecol. Modelling* 43: 57-73.
- Degerman, E. & Nyberg, P. 1989. Effekter av sjökalkning på fiskbestånd i sjöar. *Inf. Inst. Freshw. Res. Drottningholm* 1989(5). p. 35 s.
- Diehl, S. 1988. Foraging efficiency of three freshwater fishes: effects of structural complexity and light. *Oikos* 53: 207-214.
- Dill, L.M. & Fraser, A.H.G. 1985. Risk of predation and the feeding behavior of juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 16: 65-72.

- Eckmann, R., Gaedke, U. & Wetzlar, H.J. 1988. Effects of climatic and density dependent factors on year-class strength of *Coregonus lavaretus* in lake Constance. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 45: 1088-1093.
- Eklöv, A.G., Greenberg, L.A. & Kristiansen, H. 1994. The effect of depth on the interaction between perch (*Perca fluviatilis*) and minnow (*Phoxinus phoxinus*). *Ecol. Freshw. Fish.* 3: 1-8.
- Eklöv, P. & Hamrin, S.F. 1989. Predatory efficiency and prey selection: interactions between pike *Esox lucius*, perch *Perca fluviatilis* and rudd *Scardinius erythrophthalmus*. *Oikos* 56: 149-156.
- Elliott, J.M. 1981. Some aspects of thermal stress on freshwater teleosts. In: Pickering, A.D. (ed.). *Stress and Fish*. Academic Press Inc., London 1981. p. 209-245.
- Elliott, J.M. 1990. Mechanisms responsible for population regulation in young migratory trout, *Salmo trutta*. 3. The role of territorial behaviour. *J. Anim. Ecol.* 59: 803-818.
- Elmgren, R. 1989. Man's impact on the ecosystem of the Baltic Sea: Energy flows today and at the turn of the century. *Ambio* 18: 326-332.
- Enderlein, O. 1981. Interspecific food competition between the three pelagic zooplankton feeders, cisco (*Coregonus albula* (L.)), smelt (*Osmerus eperlanus* (L.)) and herring (*Clupea harengus* L.) in the Norrbotten part of the Bothnian Bay. *Rep. Inst. Freshw. Res. Drottningholm* 59: 15-20.
- Foerster, R.E. 1968. The sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*. *Bull. 162, Fish. Res. Bd Can.* 422 p.
- Fogarty, M.J., Sissenwine, M.P. & Cohen, E.B. 1991. Recruitment variability and dynamics of exploited marine populations. *Trends in Ecol. and Evol.* 6: 241-246.
- Forney, J.L. 1971. Development of dominant year-classes in a yellow perch population. *Trans. Am. Fish. Soc.* 100: 739-749.
- Fortier, L. & Gagné, J.A. 1990. Larval herring (*Clupea harengus*) dispersion, growth and survival in the St. Lawrence estuary: Match-mismatch or Membership/Vagrancy? *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 47: 1898-1912.
- Fraser, J.H. 1970. The ecology of the ctenophore *Pleurobrachia pileus* in Scottish waters. *ICES J. Cons.* 33: 149-168.
- Freeberg, M.H., Taylor, W.W. & Brown, R.W. 1990. Effect of egg and larval survival on year-class strength of lake whitefish in Grand Traverse bay, Lake Michigan. *Trans. Am. Fish. Soc.* 119: 92-100.
- Fruetel, M. & Ritchie B. 1991. Quetico-Mille Lacs fisheries assessment unit program update. OMNR Quetico-Mille Lacs FAU. 2 p.
- Gagné, J.A., Lambert, J., Mongeau, F. & Fortier, L. 1991. Population dynamics of herring in the St. Lawrence estuary: a test of the member/vagrant hypothesis. *Proc. Internat. Herring Symp., Anchorage, Alaska USA, October 23-25, 1990. Alaska Sea Grant College Program, Rep. 91-01, 1991.* p. 103-106.
- Ghan, D. & Sprules, W.G. 1991. Distribution and abundance of larval and juvenile burbot (*Lota lota*) in Oneida Lake, New York. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 24: 2377-2381.
- Gilliam, J.F. & Fraser, D.F. 1988. Resource depletion and habitat segregation by competitors under predation hazard. In: Ebenman, B. Persson, L. (eds). *Size-structured populations - Ecology and Evolution*. Springer, Berlin. p. 173-184.

- Gilwicz, Z.M. & Jachner, A. 1992. Diel migrations of juvenile fish: A ghost of predation past or present? *Arch. Hydrobiol.* 124(4): 385-410
- Godin, J. 1990. Diet selection under the risk of predation. Teoksessa: Hughes, R.N. (ed.), Behavioural mechanisms of food selection. NATP ASI series G: Ecological Sciences, vol. 20: 740-769.
- Goodyear, C.P. 1980. Compensation in fish populations. In: Hocutt, C.H. & Stauffer, J.R.Jr. (eds.). Biological monitoring of fish populations. Pergamon Press, New York. p. 253-280.
- Greenberg, L.A. 1992. The effect of discharge and predation on habitat use by wild and hatchery brown trout (*Salmo trutta*). *Regul. Rivers. Res. Manage.* 7(2): 205-212.
- Hammar, J. 1988. Planktivorous whitefish and introduced *Mysis relicta*, ultimate competitors in the pelagic community. *Finnish Fish. Res.* 9: 497-521.
- Hamrin, S. 1979. Populationsdynamik, vertikalfördelningen och födoval hos siklöja, *Coregonus albula* L., i sydsvenska sjöar. Väitöskirja, Limnologiska institutionen, Lunds universität. 195 p.
- Hamrin, S. & Persson, L. 1986. Asymmetrical competition between age classes as a factor causing population oscillations in an obligate planktivorous fish species. *Oikos* 47: 223-232.
- Hansson, S. & Rudstam, L. G. 1990. Eutrophication and the Baltic fish communities. *Ambio* 19(3): 123-125.
- Hansson, S. 1985. Effects of eutrophication on fish communities with special reference to the Baltic Sea - a literature review. *Rep. Inst. Freshw. Res. Drottningholm* 62: 36-56.
- Harper, D. 1992. Eutrophication of freshwaters. Principles, problems and restoration. Chapman & Hall, London. 327 p.
- Hart, P.J.B. 1986. Foraging in teleost fish. In: Pitcher, T.J. (ed.). The behaviour of teleost fishes. London, Croom Helm. p. 211-235.
- Hart, P.J.B. & Hamrin, S.F. 1988. Pike as a selective predator. Effects of prey size, availability, cover and pike jaw dimensions. *Oikos* 51: 220-226.
- Hartman, K.J. & Margraf, F.J. 1993. Evidence of predatory control of yellow perch (*Perca flavescens*) recruitment to Lake Erie, U.S.A. *J. Fish Biol.* 43: 109-119.
- Hartmann, J. & Nümann, W. 1977. Percids of Lake Constance, a lake undergoing eutrophication. *J. Fish. Res. Bd Can.* 34: 1670-1677.
- Hartmann, J. 1977. Fischereiliche Veränderungen in kulturbedingt eutrophierenden Seen. Schweiz. Z. Hydrobiol. 39: 243-254.
- Hartmann, J. 1989. Fallstricke bei Jahrgangsstärke-Modellen - Beispiel Bodensee. Österreichs Fischerei 42: 207-212.
- Hatcher, C.O., Nester, R.T. & Muth, K.M. 1991. Using larval fish abundance in the St. Clair and Detroit Rivers to predict year-class strength of forage fish in Lakes Huron and Erie. *J. Great Lakes Res.* 17: 74-84.
- He, X. & Kitchell, J.F. 1990. Direct and indirect effects of predation on fish community: a whole lake experiment. *Trans. Am. Fish. Soc.* 119: 825-835.
- He, X. & Wright, R.A. 1992. An experimental study of piscivore-planktivore interactions: population and community responses to predation. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 49: 1176-1183.

- Heath, M.R. 1992. Field investigations of the early life stages of marine fish. In: Blaxter, J.H.S. & Southward, A.J. (eds.). *Marine Biology*. Acad. Press Ltd. Cambridge 1992. p. 1-175.
- Heikinheimo-Schmid, O 1992. Management of European whitefish (*Coregonus lavaretus* L. s.l.) stocks in Lake Paasivesi, Eastern Finland. *Pol. Arch. Hydrobiol.* 39(3-4): 827-835.
- Heikinheimo, O, & Valkeajärvi, P. 1995: Taimenen ja siian kalastuksen ongelmat ja kalastuksen kalayhteisövaikutukset. Teoksessa: Auvinen, H. & Pelkonen, R. (toim.): Kalavesien hoidon tavoitteet ja tutkimusmenetelmät. V kalantutkimuspäivien esitelmien lyhennelmät. Kala- ja riistaraportteja 45.
- Helminen, H. & Sarvala, J. 1994. Runsas taimenkanta voi tyhjentää järven pikkumui-kuista. *Suomen kalastuslehti* no. 5/1994: 12-14.
- Helminen, H., Sarvala, J. & Hirvonen, A. 1990. Growth and food consumption of vendace (*Coregonus albula* (L)) in Lake Pyhäjärvi, SW Finland: a bioenergetics modeling analysis. *Hydrobiologia* 200/201: 511-522.
- Helminen, H. 1994. Year-class fluctuations of vendace (*Coregonus albula*) and their consequences in a freshwater ecosystem. *Rep. Dept. Biol., Univ. Turku* 37:1-15.
- Helminen, H., Auvinen, H., Hirvonen, A., Sarvala, J. & Toivonen, J. 1993. Year-class fluctuations of vendace (*Coregonus albula*) in Lake Pyhäjärvi, southern Finland, during 1971-1990. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 50: 925-931.
- Henderson, P.A. 1985. An approach to the prediction of temperate freshwater fish communities. *J. Fish Biol.* 27. (Suppl.A): 279-291.
- Hilborn, R. & Walters, C.J. 1992. *Quantitative Fisheries Stock Assessment - Choice, Dynamics & Uncertainty*. Chapman & Hall, New York-London. 570 p.
- Hildén, M. & Hirvi, J.-P. 1987. The survival of larval perch, *Perca fluviatilis* L., under different combinations of acidity and duration of acid conditions, analysed with a generalized linear model. *J. Fish Biol.* 30: 667-677.
- Hildén, M. & Salojärvi, K. 1982. Populaatiomallien käyttö vesistöiden aiheuttamien vahinkojen tutkimisessa. Teoksessa: Jutila, E. & Hildén, M. (toim.), *Vesistöjen rakentaminen ja kalatalous*. s. 95-108.
- Hildén, M., Lehtonen, H., Ikonen, E. & Salojärvi, K. 1985. Tutkimusmenetelmät kalataloudellisessa velvoitetarkkailussa. *RKTL, Monistettuja julkaisuja* 33: 1-187.
- Hjort, J. 1914. Fluctuations of the great fisheries of northern Europe viewed in the light of biological research. *Rapp. P.-v. Reun. Cons. Perm. Int. Explor. Mer* 20:1-228.
- Holling, S. 1965. The functional response of predators to prey density and its role in mimicry and population regulation. *Mem. Entomol. Soc. Can.* 4: 1-60.
- Holling, C.S. 1973. Resilience and stability of ecological systems. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 4: 1-23.
- Houde, E.D. 1986. Potential for growth, duration of early life stages and regulation of recruitment in marine fish. *ICES CM 1986/L:28*, 19 p.
- Houde, E.D. 1987. Fish early life dynamics and recruitment variability. *Am. Fish. Soc. Symp.* 2: 17-29.
- Houde, E.D. & Schekter, R.C. 1980. Feeding in marine fish larvae: developmental and functional responses. *Environ. Biol. Fish.* 5: 315-334.
- Howell, P. 1993. Certain decisions with uncertain data: early life history data and resource management. *Am. Fish. Soc. Symp.* 14: 159-165.

- Hudd, R., Hilden, M., Urho, L., Axell, M.-B. & Jáfs, L.-A. 1984. Kyrönjoen suisto- ja vaikutusalueen kalatalousselvitys 1980-1982. Vesihallitus. Tiedotus 242A: 1-275.
- Hudd, R., Lehtonen, H. & Kurttila, I. 1988. Growth and abundance of fry; factors which influence the year-class strength of whitefish (*Coregonus widegreni*) in the southern Bothnian Bay (Baltic). Finnish Fish. Res. 9: 213-220.
- Hudd, R., Urho, L. & Lehtonen, H. 1987. Selvitys Merenkurkussa tapahtuneen m/s Eiran öljypäästön vaikutuksista kaloihin ja kalastukseen. Teoksessa: Koivulahti, J. (toim.), M/s Eiran öljyvahingon ympäristövaikutukset Merenkurkussa 1984. YM, Ymp. ja Luonnons. osasto, sarja A, 61: 127-354.
- Hughes, R.N. 1980. Optimal foraging theory in the marine contet. Oceanography and Marine Biology, Annual Review 18: 423-481.
- Hunter, J.R. 1980. The feeding behaviour and ecology of marine fish larvae. In: Bardach, J.E., Magnuson, J.J., May, R.C. & Reinhart, J.M. (eds.): ICLARM Conference Proc. p. 287-330.
- Hunter, J.R. 1981. Feeding ecology and predation of marine fish larvae. In: Lasker, R. (ed.). Marine Fish Larvae. Washington Sea Grant, Univ. Washington Press, Seattle, WA. p. 33-79.
- Hutching, J. A. & Myers, R. A. 1994: What can be learned from the collapse of a renewable resource? Atlantic cod, *Gadus morhua*, of Newfoundland and Labrador. Can. J. Fish. Aquat. Sci 51: 2126-2146.
- Huusko, A. 1991. Muikunpoikasten ekologiasta vedenkorkeudeltaan säännöstellyssä järvessä. Lisensiaattitutkielma, Oulun yliopiston eläintieteenlaitos. 51 s.
- Huusko, A. & Sutela, T. 1992. Fish predation on vendace (*Coregonus albula* L.) larvae in Lake Lentua, northern Finland. Pol. Arch. Hydrobiol. 39(3,4): 381-391.
- Huusko, A., Vuorimies, O. & Sutela, T. 1996: Temperature- and light-mediated predation by perch on vendace larvae. J. Fish Biol. 49: 441-157.
- Iles, T.D. & Sinclair, M. 1982. Atlantic herring: stock discreteness and abundance. Science 215: 627-633.
- Jansen, W.A. & MacKay, W.C. 1991. Body composition and reproductive investment of stunted yellow perch, *Perca flavescens*. Verh. Internat. Verein. Limnol. 24: 2356-2361.
- Jensen, A.L. 1981. Population regulation in lake whitefish, *Coregonus clupeaformis* (Mitchill). J. Fish Biol. 19: 557-574.
- Jensen, A.L. 1992. Relation between mortality of young walleye (*Stizostedion vitreum*) and recruitment with different forms of compensation. Environm. Poll. 76: 177-181.
- Jensen, A.L. 1993. Dynamics of fish populations with different compensatory processes when subjected to random survival of eggs and larvae. Ecol. Modelling 68: 249-256.
- Jobling, M. 1981. Temperature tolerance and the final preferendum - rapid methods for the assessment of optimum temperatures. J. Fish Biol. 19: 439-455.
- Johansson, L. 1987. Experimental evidence for interactive habitat segregation between roach (*Rutilus rutilus*) and rudd (*Scardinius erythrophthalmus*) in a shallow eutrophic lake. Oecologia 73: 21-27.
- Johnson, W.E. 1965. On mechanisms of self-regulation of population abundance in *Oncorhynchus nerka*. Mitt. Inst. Verein. Theor. Agnew. Limnol. 13: 66-87.

- Johnston, T.A., Gaboury, M.N., Janusz, R.A. & Janusz, L.R. 1995. Larval fish drift in the Valley River, Manitoba: influence of abiotic and biotic factors, and relationships with future year-class strengths. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 52: 2423-2431.
- Kääriä, J., Eklund, J., Hallikainen, S., Kääriä, R., Rajasilta, M., Ranta-aho, K. & Soikeli, M. 1988. Effects of coastal eutrophication on the spawning grounds of the Baltic herring in the SW Archipelago of Finland. *Kieler Meeresforsch., Sonderh.* 6: 348-356.
- Kallemeyn, L.W. 1987. Correlations and regulated lake levels and climatic factors with abundance of young-of-the-year walleye and yellow perch in four lakes in Voyageurs National Park. *N. Am. J. Fish. Mgmt.* 7:513-521.
- Kamler, E., Zuromska, H. & Nissinen, T. 1982. Bioenergetical evaluation of environmental and physiological factors determining egg quality and growth in *Coregonus albula* (L.). *Pol. Arch. Hydrobiol.* 29: 71-121.
- Karjalainen, J. 1992. Density-dependent feeding, growth and survival of vendace (*Coregonus albula* (L.)) larvae. Joensuun yliopiston luonnontieteellisiä julkaisuja. 29 p.
- Karpenko, V.I. & Maksimenkov, V.V. 1990. On the similarity of mechanisms of year-class formation in ecologically different fish species. *Biology of shelf and anadromous fish species. Sb.Nauk. Tr, Ibm 1990:75-81 (ref. ASFA 1988 - 3/94).*
- Karås, P. 1990. Seasonal changes in growth and standard metabolic rate of juvenile perch, *Perca fluviatilis* L. *J. Fish Biol.* 37: 913-920.
- Kerfoot, W.C. 1987. Cascading effects and indirect pathways. In: Kerfoot, W.C. & Sih, A. (eds.). *Predation. Hannover and London, University Press of New England.* p. 57-70.
- Kipling, C. & Frost, W.E. 1969. Variations in the fecundity of pike *Esox lucius* L. in Windermere. *J.Fish Biol.* 1969(1): 221-237.
- Kitchell, J.F., Eby, L.A., He, X., Schindler, D.E. & Wright, R.A. 1994. Predator-prey dynamics in an ecosystem context. *J. Fish Biol.* 45 (Supplement A): 209-226.
- Kjørsvik E., Mangor-Jensen, A. & Holmefjord, I. 1990. Egg quality in fishes. *Adv. Mar. Biol.* 26:71-113.
- Kohler, C.C., Sheenan, R.J. & Sweatman, J.J. 1993. Largemouth bass hatching success and first-winter survival in two Illinois reservoirs. *N. Am. J. Fish. Mgmt.* 13: 125-133.
- Krebs, J.R. & McCleery, R.H. 1983. Optimization in behavioural ecology. In: Krebs, J.R. & Davies, N.B. (eds.), *Behavioural ecology: an evolutionary approach.* Oxford, Blackwell Scientific Publications. p. 91-121.
- Kruse, G.H. & Tyler, A.V. 1989. Exploratory simulation of English sole recruitment mechanisms. *Trans. Am. Fish. Soc.* 118: 101-118.
- Kuikka, S., Hildén, M. & Marttunen, M. 1992. Kalakannat. Teoksessa: Äijö, H., Siivola, L. & Vakkilainen, P. (toim.), *Hyödyn ja vahingon arviointi vesitaloudessa.* s. 361-386.
- Kuznetsov, V.A. & Khalitov, N.K. 1978. Alterations in the fecundity and egg quality of the roach, *Rutilus rutilus* in connection with different feeding conditions. *J. Ichthyol.* 18: 63-70.
- Laevastu, T. & Favorite, F. 1988: *Fishing and stock fluctuations.*- Fishing News Books Ltd. Farnham, UK. 239 p.
- Lappalainen, J. & Lehtonen, H. 1995. Year-class strength of pikeperch (*Stizostedion lucioperca* L.) in relation to environmental factors in a shallow Baltic Bay. *Ann. Zool. Fennici* 32: 411-420.

- Larkin, P.A. 1956. Interspecific competition and population control in freshwater fish. *J. Fish. Res. Bd Can.* 13(3): 327-342.
- Lasker, R. 1975. Field criteria for survival of anchovy larvae: the relation between in-shore chlorophyll maximum layers and successful first feeding. *Fish. Bull. U.S.* 73: 453-462.
- Lawler, G.H. 1965. Fluctuations in the success of year-classes of whitefish populations with special reference to Lake Erie. *J. Fish. Res. Bd Can.* 22: 1197-1227.
- LeCren, E.D. 1958. Observations on the growth of perch (*Perca fluviatilis* L.) over twenty-two years with special reference to the effects of temperature and changes in population density. *J. Anim. Ecol.* 27: 187-334.
- LeCren, E.D. 1965. Some factors regulating the size of populations of freshwater fish. *Mitt. Inst. Verein. Theor. Agnew. Limnol.* 13: 88-105.
- LeCren, E.D., Kipling, C. & McCormack, J.C. 1977. A study of the numbers, biomass and year-class strength of perch (*Perca fluviatilis* L.) in Windermere from 1941 to 1966. *J. Anim. Ecol.* 46: 281-307.
- Lee, G.F., Jones, P.E. & Jones, R.A. 1991. Effects of eutrophication on fisheries. *Reviews in Aquatic Sciences* 5(3-4): 287-305.
- Leggett, W.C. 1986. The dependence of fish larval survival on food and predator densities. In: Skreslet, S. (ed): *The role of freshwater outflow in coastal marine ecosystems*. Berlin-Heidelberg-New York-Tokyo. 453 p.
- Lehtonen, H. 1981. Biology and stock assessments of coregonids by the Baltic coast of Finland. *Finnish Fish. Res.* 3:31-83.
- Lehtonen, H. 1983. Stocks of pike-perch (*Stizostedion lucioperca* L.) and their management in the Archipelago Sea and the Gulf of Finland. *Finnish Fish. Res.* 5: 1-16.
- Lehtonen, H. 1985. Changes in the commercially important freshwater fish stocks in the Gulf of Finland during recent decades. *Finnish Fish. Res.* 6: 61-70.
- Lehtonen, H. 1996. Potential effects of global warming on freshwater fishes and fisheries in northern Europe. *Fisheries Management and Ecology* 3: 59-71.
- Lehtonen, H. & Hudd, R. 1990. The importance of estuaries for the reproduction of freshwater fish in the Gulf of Bothnia. In: VanDensen, W.L.T., Steinmetz, B. & Hughes, R.H. (eds.) *Management of freshwater fisheries*, Proc. Symp. EIFAC, Göteborg 31 May-3 June 1988. Pudoc. Wageningen, p. 82-89.
- Lehtonen, H. & Lappalainen, J. 1994. The effects of climatic variation on the year-class strength of fishes in northern Europe. In: Kanninen, M. & Heikinheimo, P. (eds.): *The Finnish Research Programme on Climate Change, Second Progress Report*. Publ. Acad. Finland 1/94: 158-164.
- Leivestad, H. & Muniz, I.P. 1976. Fish kill at low pH in a Norwegian river. *Nature* 259: 391-392.
- Letcher, B. H., Rice, J. A. & Crowder, L.B. 1996. Size-dependent effects of continuous and intermittent feeding on starvation time and mass loss in starving yellow perch larvae and juveniles. *Trans. Am. Fish. Soc.* 125: 14-26.
- Lett, P.F. & Kohler, A.C. 1976. Recruitment: a problem of multispecies interaction and environmental perturbations, with special reference to Gulf of St. Lawrence Atlantic herring (*Clupea harengus harengus*). *J. Fish. Res. Bd Can.* 33: 1353-1371.
- Lima, S.L. & Dill, L.M. 1990. Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Can. J. Zool.* 68: 619-640.
- Lindqvist, O.V., Vielma, J., Ritola, O. & Lahti, E. 1988. Suomen sisävesien kalatalous. Suomen voimalaitosyhdistys ry. 1988. 249 s.

- Loeng, H. & Gjøsæter, H. 1990. Growth of 0-group fish in relation to temperature conditions in the Barents Sea during the period 1965-1989. ICES C.M. 1990:G:49 Demersal Fish Committee. 9 p.
- Luczynski, M. & R. Kolman, 1987. Hatching of *Coregonus albula* and *C. lavaretus* embryos at different stages of development. *Env. Biol. Fish.* 19(4): 309-315.
- Luecke, C., Rice, J., Crowder, L.B., Yeo, S.E. & Binkowski, F.P. 1990. Recruitment mechanisms of bloater in Lake Michigan: an analysis of the predatory gauntlet. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 47: 524-532.
- Mansfield, P.J., Jude, D.J., Schneeberger, P.J. & Wojcik, J.A. 1985. Compensation of fish populations subject to catastrophic impact. Univ. Michigan, Spec. Rep. No. 117 of the Great Lakes Division. 176 p.
- Mattila, J. 1992. The effect of habitat complexity on predation efficiency of perch *Perca fluviatilis* L. and ruffe *Gymnocephalus cernuus* (L.). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 157(1): 55-67.
- May, R.M. 1986. The search for patterns in the balance of nature: advances and retreats. *Ecology* 67: 1115-1126.
- McGurk, M.D. 1984. Effects of delayed feeding and temperature on the age of irreversible starvation and the rates of growth and mortality of Pacific herring larvae. *Mar. Biol.* 84: 13-26.
- McGurk, M.D., Warburton, H.D., Galbraith, M. & Kusser, W.C. 1992. RNA-DNA ratio of herring and sand lance larvae from Port Möller, Alaska: Comparison with prey concentration and temperature. *Fish. Oceanogr.* 1: 193-207.
- McInerney, M.C. & Degan, D.J. 1991. Dynamics of a black crappie population in a heterogeneous cooling reservoir. *N. Am. J. Fish. Mgmt.* 11: 525-533.
- Meisner, J.D., Goodier, J.L., Regier, H.A., Shuter, B.J. & Christie, W.J. 1987. An assessment of the effects of climate warming on Great Lakes basin fishes. *J. Great Lakes Res.* 13: 340-352.
- Meng, H.J. & Müller, R. 1988. Assessment of the functioning of a whitefish (*Coregonus* sp.) and char (*Salvelinus alpinus* L.) spawning ground modified by gravel extraction. *Finnish Fish. Res.* 9: 477-484.
- Meng, L. & Orsi, J.J. 1991. Selective predation by larval striped bass on native and introduced copepods. *Trans. Am. Fish. Soc.* 120: 187-192.
- Meriläinen, J. J. 1984. Zonation of the macrozoobenthos in the Kyrönjoki estuary in the Bothnian Bay, Finland. *Ann. Zool. Fennici* 21: 89-104.
- Meriläinen, J.J. & Hynynen, J. 1990. Benthic invertebrates in relation to acidity in Finnish forest lakes. In: Kauppi, P., Anttila, P. & Kenttämies, K. (eds.). *Acidification in Finland*. Berlin, Springer-Verlag. p. 1029-1049.
- Milbrink, G. & Johansson, N. 1975. Some effects of acidification on roe of roach, *Rutilus rutilus* L., and perch, *Perca fluviatilis* L. with special reference to the Åvaå lake system eastern Sweden. *Rep. Inst. Freshwat. Res. Drottningholm* 54: 52-62.
- Miller, T.J., Crowder, L.B., Rice, J.A. & Marschall, E.A. 1988. Larval size and recruitment mechanisms in fishes: Toward a conceptual framework. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 45: 1657-1670.
- Mittelbach, G.G. 1981. Foraging efficiency and body size: a study of optimal diet and habitat use by bluegills. *Ecology* 62: 1370-1386.
- Mittelbach, G.G. 1984. Predation and resource partitioning in two sunfishes. *Ecology* 65: 499-513.

- Mittelbach, G.G. 1986. Predation mediated habitat use: some consequences for species interactions. *Environ. Biol. Fish.* 16: 159-169.
- Mittelbach, G.G. 1988. Competition among refuging sunfishes and effects of fish density on littoral zone invertebrates. *Ecology* 69: 614-623.
- Mittelbach, G.G. & Chesson, P.L. 1987. Predation risk: indirect effects on fish populations. In: Kerfoot, W.C. & Sih, A. (eds.). *Predation: direct and indirect impacts on aquatic communities*. New England Univ. Press. p. 315-332
- Mitzner, L. 1991. Effect of environmental variables upon crappie young, year-class strength, and the sport fishery. *N. Am. J. Fish. Mgmt.* 11: 534-542.
- Moodie, G.E.E., Loadman, N.L., Wiegand, M.D. & Mathias, J.A. 1989. Influence of egg characteristics on survival, growth and feeding in larval walleye (*Stizostedion vitreum*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 46: 516-521.
- Mooij, W. M., VanDensen, W. L. T. & Lammens, E. H. R. R. 1996. Formation of year-class strength in the bream population in the shallow eutrophic Lake Tjeukemeer. *J. Fish Biol.* 48: 30-39.
- Murdock, W.W. & Oaten, A. 1975. Predation and population stability. *Adv. Ecol. Res.* 9: 1-131.
- Myers, R. A. & Barrowman, N. J. 1995: Time series bias in the estimation of density-dependent mortality in stock-recruitment models. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 52: 223-232.
- Myers, R. A., Barrowman, N. J., Hutchings, J. A. & Rosenberg, A. A. 1995. Population dynamics of exploited fish stocks at low population levels. *Science* 269: 1106-1108.
- Müller, R. 1992. Trophic state and its implications for natural reproduction of salmonid fish. In: Ilmavirta, V. & Jones, R.I. (eds.). *The Dynamics and Use of Lacustrine Ecosystems*. *Developments in Hydrobiology* 79: 261-268.
- Næsje, T. & Jonsson, B. 1988. Impacted stress. A causal agent of reduced whitefish (*Coregonus lavaretus*) egg incubation time. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 45: 27-31.
- Nehring, D., Schulz, S. & Rechlin, O. 1989. Eutrophication and fishery resources in the Baltic. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer* 190: 198-205.
- Neuman, E., Olsson, M. & Sandström, O. 1989. Some aspects of the influence of pollution on the quantity and quality of the Baltic fishery resources. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer* 190: 206.
- Newsome, G.E. & Aalto, S.K. 1987. An egg-mass census method for tracking fluctuations in yellow perch (*Perca flavescens*) populations. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 44: 1221-1232.
- Nilsson, N.-A. 1967. Interactive segregation between fish species. In: Gerking, S.D. (ed.). *The biological basis of freshwater fish production*. Blackwell, Oxford. p. 295-313.
- Nilsson, N.-A. 1978. The role of size-biased predation in competition and interactive segregation in fish. In: Gerking, S.D. (ed.). *Ecology of freshwater fish production*. Blackwell, Oxford. p. 303-325.
- Nilsson, N.-A. & Northcote, T.G. 1981. Rainbow trout (*Salmo gairdneri*) and cutthroat trout (*S. clarki*) interactions in coastal British Columbia lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 38: 1228-1246.
- Nyman, L. 1975. Behaviour of fish influenced by hotwater effluents as observed by ultrasonic tracking. *Rep. Inst. Freshw. Res. Drottningholm* 54: 63-74.

- O'Connell, C.P. 1980. Percentage of starving northern anchovy, *Engraulis mordax*, larvae in the sea as estimated by histological methods. Fish. Bull. U.S. 78: 475-489.
- Oulasvirta, P., Rissanen, J. & Parmanne, R. 1985. Spawning of Baltic herring (*Clupea harengus* L.) in the western part of the Gulf of Finland. Finnish Fish. Res. 5: 41-54.
- Papoulis, D. & Minckley, W.L. 1990. Food limited survival of larval razorback sucker, *Xyrauchen texanus*, in the laboratory. Environ. Biol. Fish. 29: 73-78.
- Parmanne, R. 1991. Is it possible to predict the recruitment of herring in the Bothnian Sea? ICES C.M. 1991/J:32, 12 p.
- Parmanne, R. & Axell, M.B. 1981. Vuoden 1979 öljyonnettomuuden vaikutus kilohailin lisääntymiseen varsinaisen Itämeren pohjoisosassa. RKTL, kalantutkimusosasto. Tiedonantoja 17: 64-71.
- Parrish, R.H. & MacCall, A.D. 1978. Climatic variation and exploitation in the Pacific mackerel fishery. Fish. Bull. Calif. Dept. Fish. Game 167: 1-110.
- Paz, J. & Larraneta, M.G. 1992. Cod year-class variations and abundance of other commercial fish in NAFO division 3N0. J. Northw. Atl. Fish. Sci. 14: 129-134.
- Perry, C.M. 1990. Chronic effects of low pH on length and weight of Atlantic salmon, *Salmo salar*. Env. Biol. Fish. 27: 153-155.
- Persson, L. 1983a. Food consumption and competition between age classes in a perch *Perca fluviatilis* population in a shallow eutrophic lake. Oikos 40: 197-207.
- Persson, L. 1983b. Effects of intra- and interspecific competition on dynamics and size structure of a perch *Perca fluviatilis* and roach *Rutilus rutilus* population. Oikos 41: 126-132.
- Persson, L. 1983c. Food consumption and the significance of detritus and algae to intraspecific competition in roach, *Rutilus rutilus*, in a shallow eutrophic lake. Oikos 41: 118-125.
- Persson, L. 1986. Effects of reduced interspecific competition on resource utilization in perch (*Perca fluviatilis*). Ecology 67(2): 355- 364.
- Persson, L. 1987. Effects of habitat and season on competitive interactions between roach (*Rutilus rutilus*) and perch (*Perca fluviatilis*). Oecologia 73: 170-177.
- Persson, L. 1988. Asymmetries in competitive and predatory interactions in fish populations. In: Ebenman, B. & Persson, L. (eds.). Size-structured populations - ecology and evolution. Berlin, Springer Verlag. p. 203-218.
- Persson, L. 1991. Behavioral response to predators reverses the outcome of competition between prey species. Behav. Ecol. Sociobiol. 28: 101-105.
- Persson, L. 1993. Predator-mediated competition in prey refuges the importance of habitat dependent prey resources. Oikos 68: 12-22
- Persson, L., Andersson, G., Hamrin, S.F. & Johansson, L. 1988. Predator regulation and primary production along the productivity gradient of temperate lake ecosystem. In: Carpenter, S.R. (ed.). Complex interactions in lake communities. Springer-Verlag. New York. p. 45-65.
- Persson, L., Diehl, S., Johansson, L., Andersson, G. & Hamrin, S.F. 1991. Shifts in fish communities along the productivity gradient of temperate lakes: patterns and the importance of size structured interactions. J. Fish Biol. 38: 281-293.
- Persson, L. & Eklöv, P. 1995. Prey refuges affecting interactions between piscivorous perch and juvenile perch and roach. Ecology 76: 70-81.
- Persson, L. & Greenberg, L.A. 1990. Juvenile competitive bottlenecks: the perch (*Perca fluviatilis*) roach (*Rutilus rutilus*) interaction. Ecology 71: 44-56.

- Persson, L., Johansson, L., Diehl, S., Andersson, G. & Hamrin, S.F. 1993. Density dependent interactions in lake ecosystems: whole lake perturbation experiments. *Oikos* 66: 193-208.
- Peterson, I. & Wroblewski, J.S. 1984. Mortality rate of fishes in the pelagic ecosystem. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 41: 1117-1120.
- Peterson, R.H., Spinney, H.C.E & Sreedharan, A. 1977. Development of Atlantic salmon (*Salmo salar*) eggs and alevins under varied temperature regimes. *J. Fish. Res. Bd Can.* 34: 31-43.
- Pianka, E.R. 1981. Competition and niche theory. In: May, R.M.(ed.). *Theoretical ecology*. Blackwell, Oxford. p. 167-196.
- Pihl, L. 1990. Year-class strength regulation in plaice (*Pleuronectes platessa* L.) on the Swedish west coast. *Hydrobiologia* 195: 79-88.
- Piironen, J., Pursiainen, M., Makkonen, J., Kolari, I. & Turunen, T. 1995: Uhanalaiten lajien säilyttäminen Vuoksen vesistöissä: järvilohi ja nieriä. Teoksessa: Auvinen, H. & Pelkonen, R. (toim.): Kalavesien hoidon tavoitteet ja tutkimusmenetelmät. V kalantutkimuspäivien esitelmien lyhennelmät. Kala- ja riistaraportteja 45.
- Ponton, D. & Gerdeaux, D., 1987. Roach (*Rutilus rutilus* (L.)) in Lake Geneva in 1983-85. Age structure and growth. *Bull. Fr. Pêche Piscis.* 305: 43-53.
- Popova, O. A. 1978: The role of predaceous fish in ecosystems. In: (Gerking, S. D. (ed.), *Ecology of freshwater fish production*), Blackwell. Oxford. p. 215-249.
- Post, J.R. & Prankevicus, A.B. 1987. Size-selective mortality in young-of-the-year yellow perch (*Perca flavescens*): evidence from otolith microstructure. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 44: 1840-1847.
- Power, M.E. 1984. Depth distribution of armored catfish: predator-induced resource avoidance? *Ecology* 65: 523-529.
- Power, M.E., Dudley, T.L. & Cooper, S.C. 1989. Grazing catfish, fishing birds, and attached algae in a Panamanian stream. *Environ. Biol. Fishes* 26: 285-294.
- Pulliaainen, E. & Korhonen, K. 1993. Does the burbot, *Lota lota*, have rest years between normal spawning seasons? *J. Fish Biol.* 43: 355-362.
- Pulliaainen, E. & Korhonen, K., Kankaanranta, L. & Mäki, K. 1992. Non-spawning burbot on the northern coast of the Bothnian Bay. *Ambio* 21: 170-175.
- Pyke, G.H., Pulliam, H.R. & Charnow, E.L. 1977. Optimal foraging: a selective review of theory and test. *Q. Rev. Biol.* 52: 137-154.
- Radovich, J. 1979. Managing pelagic schooling prey species. In: Clepper, H. (ed.). *Predator-prey systems in fisheries management*. Sport Fishing. Inst., Washington D.C. p. 365-375.
- Raitaniemi, J., Rask, M. & Vuorinen, P.J. 1988. The growth of perch, *Perca fluviatilis* L., in small Finnish lakes at different stages of acidification. *Ann. Zool. Fenn.* 25: 209-219.
- Rask, M. 1983. The effects of low pH on perch, *Perca fluviatilis* L. I. Effects of low pH on the development of perch eggs. *Ann. Zool. Fennici* 20: 73-76.
- Rask, M. 1984. The effect of low pH on perch, *Perca fluviatilis* L. II. The effect of acid stress on different development stages of perch. *Ann. Zool. Fennici* 21: 9-13.
- Rask, M. 1992. Effects of acidification and liming on fish populations in Finland. *Finish Fish. Res.* 13: 107-117.

- Rask, M. & Tuunainen, P. 1990. Acid-induced changes in fish populations of small Finnish lakes. In: Kauppi, P., Anttila, P. & Kenttämies, K. (eds.), Acidification in Finland. Berlin, Springer-Verlag. p. 911-927.
- Reckahn, J.A. & Thurston, L.W.D.. 1991. The present (1989) status of walleye stocks in Georgian Bay, North Channel and Canadian waters of southern Lake Huron. In: Colby, P.J., Lewis, C.A. & Eshenroder R.L. (eds.). Status of walleye in the Great Lakes: case studies prepared for the 1989 workshop. Great Lakes Fish. Comm. Spec. Pub. 85-144.
- Reist, J.D. 1983. Behavioral variation in pelvic phenotypes of brook stickleback, *Culaea inconstans*, in response to predation by northern pike, *Esox lucius*. Environ. Biol. Fishes 8(3/4): 255-267.
- Rice, J.A., Crowder, L.B. & Binkowski, F.P. 1987. Evaluating potential sources of mortality for larval bloater (*Coregonus hoyi*): starvation and vulnerability to predation. Can. J. Aquat. Fish. Sci. 44: 467-472.
- Ridgway, M.S., Shuter, B.J. & Post, E.E. 1991. The relative influence of body size and territorial behaviour on nesting asynchrony in male smallmouth bass, *Micropterus dolomieu* (Pisces). J. Anim. Ecol. 60: 665-681.
- Ritchie, B.J. & Colby, P.J. 1988. Even-odd year differences in walleye year-class strength related to mayfly production. N.-Am. J. Fish. Mgmt. 8: 210-215.
- Ritter, E., Staub, E. & Krämer, A. 1990. Die Barsch-Kohorte 1988 im Bodensee: Wachstum im Vergleich mit früheren Kohorten. Österreichs Fischerei 43: 229-233.
- Rodgers, D.W. 1984. Ambient pH and calcium concentration as modifiers of growth and calcium dynamics of brook trout, *Salvelinus fontinalis*. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 41: 1774-1780.
- Rose, K.A., Cowan, J.H., Houde, E.D. & Coutant, C.C. 1993. Individual-based modelling of environmental quality effects on early life stages of fishes: a case study using striped bass. Am. Fish. Soc. Symp. 14: 125-145.
- Rosenthal, H. & Alderdice, D.F. 1976. Sublethal effects of environmental stressors, natural and pollutional, on marine fish eggs and larvae. J. Fish. Res. Bd Can. 33: 2047-2065.
- Roughgarden, J. 1983. Competition and theory in community ecology. Am. Nat. 122: 583-601.
- Runn, P., Johansson, N. & Milbrink, G. 1977. Some effects of low pH on the hatchability of eggs of perch, *Perca fluviatilis* L. Zoon 5: 115-125.
- Ruuhijärvi, J. 1988. Ravinnon ja lämpötilan vaikutus kuhanpoikasen eloonjäämiseen ja kasvuun luonnonravintolammikossa. Helsingin yliopiston eläintieteen laitos, Pro gradu-tutkielma. 77 s.
- Salminen, M., Ruuhijärvi, J. & Nurmio, T. 1996: Kuhakantojen hoito - istutuksia vai säätelyä?. Suomen kalastuslehti no 1/1996: 22-27.
- Salojärvi, K. 1987. Why do vendace (*Coregonus albula* L.) populations fluctuate? Aqua Fennica 17: 17-26.
- Salojärvi, K. 1991. Recruitment mechanisms of the vendace (*Coregonus albula* L.) in Lake Oulujärvi, northern Finland. Aqua Fennica 21: 163-173.
- Salojärvi, K. 1992a. The role of compensatory processes in determining the yield from whitefish (*Coregonus lavaretus* L. s.l.) stocking in inland waters in northern Finland. Finnish Fish. Res. 13: 1-30.
- Salojärvi, K. 1992b. Compensation in whitefish (*Coregonus lavaretus* (L.)) population in Lake Oulujärvi, northern Finland. Finnish Fish. Res. 13: 31-48.

- Sandlund, O.T., Jonsson, B., Næsje, T.F. & Aass, P. 1991. Year-class fluctuation in vendace, *Coregonus albula* (Linnaeus): Who's got the upper hand in intraspecific competition. *J. Fish Biol.* 38: 873-885.
- Sandström, O., Neuman, E. & Karås, P. 1988. Effects of a bleached pulp mill effluent on growth and gonad function in Baltic coastal fish. *Wat. Sci. Tech.* 20(2): 107-118.
- Sarvala, J. & Halsinaho, S. 1990. Crustacean zooplankton of Finnish forest lakes in relation to acidity and other environmental factors. In: Kauppi, P., Anttila, P. & Kenttämies, K. (eds.). *Acidification in Finland*. Berlin, Springer-Verlag. p. 1009-1027.
- Sarvala, J. 1989. Muikun ikäryhmien välinen ravintokilpailu. Loppuraportti Suomen Akatemian tutkimushankkeesta n:o 09/074. Turun yliopiston biologian laitos. 50 s.
- Sarvala, J., Helminen, H. & Hirvonen, A. 1992. Fecundity of vendace (*Coregonus albula*) in relation to year-class variations in Lake Pyhäjärvi, SW-Finland. *Pol. Arch. Hydrobiol.* 39: 341-349.
- Savino, J. F. & Stein, R.F. 1989. Behavioural interactions between fish predators and their prey: effects of plant density. *Anim. Behav.* 37: 311-321.
- Savino, J.F. & Stein, R.F. 1982. Predator-prey interactions between largemouth bass and bluegills as influenced by simulated, submersed vegetation. *Trans. Am. Fish. Soc.* 111: 255-266.
- Schertzer, W.M. & Sawchuk, A.M. 1990. Thermal structure of the lower great lakes in a warm year. Implications for the occurrence of hypolimnion anoxia. *Trans. Am. Fish. Soc.* 119: 195-209.
- Sharov, A.F. & Kriksunov, E.A. 1991. A simulation model of two interacting exploited fish populations through competition in the early phasus of life. Multispecies model relevant to management of living resources. Daan, N. Sissenwine, M.P. (eds.) 1991. vol 193. pp. 113-116. *ICES Mar. Sci. Symp.* vol 193.
- Shepherd, C.J. & Bromage, N.R. 1988. *Intensive Fish Farming*. BSP Professional Books, Blackwell Scientific Publ., Oxford. 404 p.
- Shepherd, J.G. & Cushing, D.H. 1980. A mechanism for density-dependent survival of larval fish as the basis of a stock-recruitment relationship. *J. Cons. int. Explor. Mer* 39: 160-167.
- Shepherd, J.G. & Cushing, D.H. 1990. Regulation in fish populations: myth or mirage. *Phil. Trans. Royal Soc., London B*, 330: 151-164.
- Shuter, B.J. & J.R. Post 1990. Climate, population viability, and the zoogeography of temperate fishes. *Trans. Am. Fish. Soc.* 119: 314-336.
- Sih, A. & Moore, D. 1990. Interacting effects of predator and prey behavior in determining diets. In: Hughes, R.N. (ed). *Behavioural Mechanisms of food selection*. NATO ASI Series Vol. G20. p. 771-796.
- Sinclair, M. 1988. *Marine populations: an essay on population regulation and speciation*. Univ. Washington Press, Seattle. 252 p.
- Sinclair, M. & Tremblay, M.J. 1984. Timing of spawning of atlantic herring (*Clupea harengus harengus*) populations and the match-mismatch theory. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 41:1055-1065.
- Sinderman, C.J. 1970. *Principal Diseases of Marine Fish and Shellfish*. Academic Press, New York.
- Sissenwine, M.P. 1984. Why do fish populations vary? *Expl. Mar. Comm.*, Springer Verlag, Berlin. p. 59-94.
- Skud, E. 1982. Dominance in fishes: the relation between environment and abundance. *Science* 216: 144-149.

- Solemdal, P. 1981. Overview. Enclosure studies. Rapp. Proc. Verb. Reun. Cons. Int. Expl. Mer. 178: 117-120.
- Springate, J.R.C., Bromage, N.R., & Cumarantunga, P.R.T. 1985. The effects of different rations on fecundity and egg quality in the rainbow trout (*Salmo gairdneri*). In: Cowey, C.B., Mackie, A.M. & Bell, J.G. (eds.): Nutrition and Feeding in Fish. Academic Press, London. p. 371-393.
- Stephens, D.W. & Krebs, J.R. 1986. Foraging theory. Princeton New Jersey, Princeton University Press. 237 p.
- Strange, E.M., Moyle, P.B. & Foin, T.C. 1993. Interactions between stochastic and deterministic processes in stream fish community assembly. Environ. Biol. Fish. 36: 1-15.
- Sullivan, K.M. 1986. Physiology of feeding and starvation tolerance in overwintering freshwater fishes. In: Simenstad, C.A. & Gailliet, G.M. (Eds.). Contemporary Studies on Fish Feeding, The Hague, Dr. W. Junk. p. 259-267.
- Sumari, O. & Westman, K. 1969. Haukikantojen hoito. Suomen Kalatalous 43: 1-24.
- Sutcliffe, W.H.Jr., Loucks, R.H., Drinkwater, K.F. & Coote, A.R. 1983. Nutrient flux onto the Labrador Shelf from Hudson Strait and its biological consequences. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 40: 1692-1701.
- Suuronen, P. 1995. Conservation of young fish by management of trawl selectivity. Finnish Fish. Res. 15: 97-116.
- Suuronen, P., Turunen, T., Kiviniemi, M. & Karjalainen, J. 1995. Survival of vendace (*Coregonus albula*) escapies from a trawl cod end. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 52: 2527-2533.
- Svärdson, G. 1976. Interspecific population dominance in fish communities of Scandinavian lakes. Rep. Inst. Freshwat. Res. Drottningholm. 56: 144-171.
- Svärdson, G. & Molin, G. 1981. The impact of eutrophication and climate on a warmwater fish community. Reports of the Institute of Freshwater Research, Drottningholm 59: 142-151.
- Tam, W.H. & Payson, P.D. 1986. Effects of chronic exposure to sublethal pH on growth, egg production, and ovulation in brook trout, *Salvelinus fontinalis*. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 43: 275-280.
- Taylor, R.J. 1984. Predation. Chapman and Hall. London.
- Theilacker, G.H. 1986. Starvation-induced mortality of young sea-caught jack mackerel, *Trachurus symmetricus*, determined with histological and morphological methods. Fish. Bull. U.S. 84: 1-17.
- Thorp, J.H. 1986. Two distinct roles of predators in freshwater assemblages. Oikos 47: 75-82.
- Torblaa, R.L. & Westman, R.W. 1980. Ecological impacts of lampricide treatments on sea lamprey (*Petromyzon marinus*) ammocoetes and metamorphosed individuals. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 37: 1835-1850
- Townsend, C.R., Sutherland, W.J. & Perrow, M.R. 1990. A modelling investigation of population cycles in the fish *Rutilus rutilus*. J. Anim. Ecol. 59: 469-485.
- Townsend, C.R. 1989. Population cycles in freshwater fish. J. Fish Biol. 35 (Suppl. A): 125-131.
- Turner, A.M. & Mittelbach, G.G. 1990. Predator avoidance and community structure: interactions among piscivores, planctivores and plankton. Ecology 71: 2241-2254.

- Tuunainen, P., Vuorinen, P.J., Rask, M., Järvenpää, T., Vuorinen, M., Niemelä, E., Lappalainen, A., Peuranen, S. & Raitaniemi, J. 1991. Happaman laskeuman vaikutukset kaloihin ja rapuihin. Loppuraportti. Suomen Kalatalous 57. 44 s.
- Tyutyunov, Y., Arditi, R., Büttiger, B., Dombrovsky, Y. & Staub, E. 1993. Modelling fluctuations and optimal harvesting in perch populations. *Ecological Modelling* 69: 19-42.
- Urho, L., Hildén, M. & Hudd, R. 1990. Fish reproduction and the impact of acidification in the Kyrönjoki River estuary in the Baltic Sea. *Env. Biol. Fish.* 27: 273-283.
- Valkeajärvi, P. 1992. Effects of increased fishing effort on the European whitefish (*Coregonus lavaretus* L. s.l.) stock in Lake Päijänne. *Pol. Arch. Hydrobiol.* 39(3-4): 817-825.
- Viljanen, M. 1986. Biology, propagation, exploitation and management of vendace (*Coregonus albula* L.) in Finland. *Arch. Hydrobiol. beih. Ergebn. Limnol.* 22: 73-97.
- Viljanen, M. 1988. Population dynamics of vendace (*Coregonus albula* L.) in Finland. Joensuun yliopiston luonnontieteellisiä julk. No. 12, 19 s.
- Viljanen, M., Karjalainen, J. & Koho, J. 1989. Muikun kannanvaihteluun liittyvät mekanismit. Joensuun yliopisto, Karjalan tutkimuslaitos. Moniste 28.1.1989., 50 s.
- Ward, F.J. & McCulloch, B.R. 1991. Relationship between mouth gape of juvenile walleye (*Stizostedion vitreum vitreum*) and prey size. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 24: 2362-2364.
- Ware, D.M. 1975. Relation between egg size, growth and natural mortality of larval fish. *J. Fish. Res. Bd Can.* 32: 2503-2512.
- Ware, D.M. 1980. Bioenergetics of stock and recruitment. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 37: 1012-1024.
- Werner, E.E. & Gilliam, J.F. 1984. The ontogenetic niche and species interactions in size-structured populations. *Annu. Rev. Ecol. Sys.* 15: 393-425.
- Werner, E.E. & Hall D.J. 1979. Foraging efficiency and habitat switching in competing sunfishes. *Ecology* 60: 256-264.
- Werner, E.E. & Hall, D.J. 1974. Optimal foraging and the size selection of prey by the bluegill sunfish (*Lepomis macrochirus*). *Ecology* 55: 1042-1052.
- Werner, E.E., Gilliam, J.F., Hall, D.J. & Mittelbach, G.G. 1983. An experimental test of the effects of predation risk on habitat use in fish. *Ecology* 64: 1540-1548.
- Wiens, J. A. 1977. On competition and variable environments. *Am. Sci.* 65: 590-597.
- Wilbur, H.M. 1988. Interactions between growing predators and growing prey. In: Ebenman, B & Persson, L. (eds.). *Size-structured populations - ecology and evolution*. Springer Verlag, Berlin Heidelberg New York. p. 157-172.
- Wilkonska, H. & Zuromska, H. 1988. Effect of environment on *Coregonus albula* (L.) spawners, and influence of their sexual products on the number and quality of offspring. *Finnish Fish. Res.* 9: 81-88.
- Wilkonska, H. & Zuromska, H. 1982. Effects of environmental factors and egg quality on egg mortality in *Coregonus albula* (L.) and *Coregonus lavaretus* (L.). *Pol. Arch. Hydrobiol.* 29: 123-157.
- Willemsen, J. 1977. Population dynamics of percids in Lake IJssel and some smaller lakes in the Netherlands. *J. Fish. Res. Bd Can.* 34: 1710-1719.
- Wootton, R.J. 1990. *Ecology of Teleost Fishes*. Chapman and Hall, Fish and Fisheries Series 1, London-New York. 404 p.

Wyatt, R.J. 1988. The cause of extreme year-class variation in a population of roach, *Rutilus rutilus* (L.) from a eutrophic lake in southern England. *J. Fish Biol.* 32: 409-421.

Zijlstra, J., Dapper, R. & White, J. 1982. Settlement, growth and mortality of post-larval plaice (*Pleuronectes platessa*) in the western Wadden Sea. *Neth. J. Sea Res.* 15: 250-272.

Hannu Lehtonen, Olli Vuorimies, Paula Böhling ja Heikki Auvinen

Kalakantojen vuosiluokkavaihteluiden mekanismit - Kirjallisuuskatsaus

Tutkimusraportti

Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitos

Kirjallisuuskatsaukseen on koottu keskeistä tietoa niistä tekijöistä, jotka määräävät kalojen vuosiluokan koon ja kannan runsauden. Kalayhteisössä kalat ovat vuorovaikutuksessa toistensa kanssa; ne ovat toistensa saalistajia, ja ne kilpailevat samasta ravinnosta ja elintilasta. Kalayhteisön lajikoostumukseen vaikuttavat monet tekijät, kuten luontaiset leviämismahdollisuudet, autekologiset tekijät (rajaavat lajit sekä elintoiminnollisesti että käyttäytymisen kannalta sopiville elinympäristöille), synekologiset tekijät (kilpailu, ravinnon saatavuus, saalistajat, loiset) sekä stokastiset, luonnollisesta satunnaisesta vaihtelusta johtuvat tekijät. Suurimmat erot vuosiluokkien runsaudessa tavataan populaatioissa, jotka elävät olosuhteiltaan vaihtelevissa ympäristöissä tai suuren kalastuspaineen alla. Ympäristötekijät, mukaan lukien muut kalat, säätelevät kalojen lisääntymistä, kasvua ja kuolevuutta ja siten kannan kokoa. Vuosiluokan vahvuuteen vaikuttavista ilmastollisista (abioottisista) tekijöistä parhaiten tunnetaan lämpötilan vaikutus. Abioottisten tekijöiden vaikutus on yleensä suurin mätä ja poikasvaiheessa. Kannan tiheydestä riippumattomia vuosiluokan voimakkuuteen vaikuttavia bioottisia tekijöitä ovat mm. petojen ja yksilöä kohti käytettävissä olevan ravinnon määrä. Tiheydestä riippuvia tekijöitä ovat mm. saalistus (ml. kannibalismi), kasvu, hedelmällisyys, mädin laatu, mädin hautoutumisaikainen kuolevuus, nälkiintyminen, taudit ja loiset sekä lajienväläinen ja lajinsisäinen kilpailu.

Kalojen kannanvaihteluiden ja rekrytoinnin taustalla olevista mekanismeista on esitetty useita teorioita, joissa kaikissa oletetaan vuosiluokan vahvuuden määräytyvän poikasvaiheen aikana. Eri tekijöiden osuudesta lopputulokseen on sen sijaan näkemuseroja. Tärkeimmät hypoteesit perustuvat tiheydestä riippuviin tekijöihin, kuten nälkiintymiseen poikasvaiheessa, saalistukseen (ml. kannibalismi), mädin ja poikasten kulkeutumiseen ja aikuisten kalojen tauteihin. On myös yleisesti todettu, että selittäviä muuttujia on ilmeisesti useita ja vuosiluokan koko määräytyy useimmiten stokastisesti.

kalayhteisö, vuosiluokan voimakkuus, abioottiset tekijät, bioottiset tekijät, vuorovaikutukset, tiheydestä riippuvuus, tiheydestä riippumattomuus

Kalatutkimuksia – Fiskundersökningar 129

951-776-123-6

0787-8478

44 s.

Suomi

50 mk

Julkinen

Edita-kirjakauppa
Annankatu 44
00100 Helsinki

Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitos
PL 6
00721 Helsinki

Puh. (09) 566 0566 Fax (09) 566 0570

Puh. 0205 7511 Fax 0205 751201

Utgivare

Vilt- och fiskeriforskningsinstitutet

Utgivningsdatum

Oktober 1997

Författare

Hannu Lehtonen, Oili Vuorimies, Paula Böhling ja Heikki Auvinen

Publikationens namn

Mekanismerna bakom fiskbeståndens årsklassvariationer - Litteraturoversikt

Typ av publikation

Uppdragsgivare

Datum för uppdragsgivandet

Projektnamn och -nummer

Referat

Litteraturoversikten innehåller centrala data om de faktorer som bestämmer variationen mellan olika fiskårsklasser och beståndens storlek. Fiskarna i fiskesamhället växelverkar med varandra, utövar predation på varandra och konkurrerar om samma näring och livsrum. Fisksamhällets artsammansättning påverkas i sista hand av flera olika faktorer, t.ex. de naturliga spridningsmöjligheterna, autekologiska faktorer (begränsande arter både i fråga om livsfunktioner och livsmiljöer lämpliga ur beteendesynpunkt), synekologiska faktorer (konkurrens, tillgänglig föda, predatorer, parasiter) samt stokastiska faktorer beroende på den slumpvisa variation som förekommer i naturen. De största skillnaderna mellan olika årsklasser påträffas i populationer som lever i miljöer där förhållandena varierar, eller under stort fisketryck. Miljöfaktorer, övriga fiskar inbegripna, reglerar förökningen, tillväxten och dödligheten hos alla fiskar och därmed även beståndsstorleken. Av de klimatfaktorer (abiotiska) som påverkar årsklassernas storlek är temperaturen den mest välkända. De abiotiska faktorernas inverkan är oftast störst under rom- och yngelstadiet. Biotiska faktorer oberoende av beståndets täthet är bl.a. antalet predatorer och mängden tillgänglig föda per individ. Täthetsberoende faktorer är bl.a. predation (inklusive kannibalism), tillväxt, fertilitet, romkvalitet, dödlighet under romutvecklingsperioden, svält, sjukdomar och parasiter samt konkurrensen inom arterna och mellan olika arter.

Det har framförts flera teorier angående mekanismerna bakom variationerna i beståndsstorleken och rekryteringen. Gemensamt för alla teorier är att man utgår från att årsklassens styrka bestäms under yngelstadiet. Däremot går åsikterna isär beträffande de olika faktorernas andel i slutresultatet. De viktigaste hypoteserna baserar sig på täthetsberoende faktorer, t.ex. svält under yngelstadiet, predation (inklusive kannibalism), transport av rom och yngel samt sjukdomar hos fullvuxna fiskar. Man har också konstaterat att det finns flera bestämmande variabler och att årsklassernas storlek i allmänhet bestäms stokastiskt.

Nyckelord

fisksamhälle, årsklassens storlek, abiotiska faktorer, biotiska faktorer, växelverkan, täthetsberoende, täthetsberoende

Seriens namn och nummer

Kalatutkimuksia – Fiskundersökningar 129

ISBN

951-776-123-6

ISSN

0787-8478

Sidoantal

44 s.

Språk

Finska

Pris

50 mk

Sekretessgrad

Offentlig

Försäljning

Edita-bokhandel
Annegatan 44
00100 Helsingfors

Förlag

Vilt- och fiskeriforskningsinstitutet
PB 6
00721 Helsinki

Tel. (09) 566 0566 Fax (09) 566 0570

Tel. 0205 7511 Fax 0205 751201

Published by

Finnish Game and Fisheries Research Institute

Date of Publication

October 1997

Author(s)

Hannu Lehtonen, Olli Vuorimies, Paula Böhling and Heikki Auvinen

*Title of Publication***The Mechanisms of Year-class Fluctuations in Fishes - A Literature Review***Type of Publication*

A literature review

*Commissioned by**Date of Research Contract**Title and Number of Project**Abstract*

The literature in review refers to the main factors affecting the fluctuations of the year-class strength of fish. Within the fish community, fishes have several forms of interaction with each other, as competitors for food and space or as prey for the other. The species composition in a fish community results from numerous elements such as natural distribution, autecological factors (limiting species to habitats in which they have adapted both physiologically and behaviourly), synecological factors (e.g. competition, availability of prey, presence of predators and parasites) and stochastic factors, caused by natural variability. The fluctuations of year-class strength are greatest in populations living in varying circumstances or under heavy fishing pressure. Environmental factors including other fishes, regulate the reproduction, growth and mortality and thus the size of the fish stock. The best known climatic (abiotic) factor affecting year-class strength is temperature. The abiotic factors are most important at the incubation and larval stages. Density-independent biotic factors affecting the strength of the fish stock include the initial abundance of both predators and food per capita. Density-dependent biotic factors would be predation, growth, fecundity, egg quality, incubation mortality, starvation, cannibalism, diseases and parasites, and intra and interspecific competition.

Many theories on the mechanisms concerning stock fluctuation and recruitment have been presented, and with all of them, the strength of the year-class has been assumed to be determined at the larval or juvenile stage. However, there is disagreement about the importance of the various factors in the final result. The most important hypotheses are based on the density-dependent factors such as starvation at the larval stage, predation (including cannibalism), drifting of the larval fish and diseases in adult fishes. Generally, it has been stated that various factors have an affect simultaneously and the year-class strength is often determined by stochastic events.

Key words

fish community, year-class strength, abiotic factors, biotic factors, interactions, density-dependence, density-independence

Series (key title and no.)

Kalatutkimuksia – Fiskundersökningar 129

ISBN

951-776-123-6

ISSN

0787-8478

Pages

44 p.

Language

Finnish

Price

50 FM

Confidentiality

Public

Distributed by

Oy Edita Ab
Book-shop
Annankatu 44
FIN-00100 Helsinki, Finland

Phone +358 9 566 0566 Fax +358 0 566 0570

Publisher

Finnish Game and Fisheries Research Institute
P.O.Box 6
FIN-00721 Helsinki, Finland

Phone +358 205 7511 Fax +358 205 7511

KALATUTKIMUKSIA – FISKUNDERSÖKNINGAR

Aiemmin ilmestyneitä julkaisuja

88. MAKKONEN, J., TOIVONEN, J., PIIRONEN, J., PURSIAINEN, M. JA MÄKINEN, K.

Järvilohen (*Salmo salar* m. *sebago* Girard) säilyttäminen ja kalastus Vuoksen vesistöissä Carlin-merkintöjen perusteella.

(Bevarande och fiske av insjölox (*Salmo salar* m. *sebago* Girard) i Vuoksens insjösystem, undersökning med hjälp av Carlin-merkningar) Maintenance and fishing of landlocked salmon (*Salmo salar* m. *sebago* Girard) on the basis of Carlin-tagging in the Vuoksi watercourse) 65 s. + liitt. Helsinki 1995.

89. NYLANDER, E. JA ROMA-KANIEMI, A.

Tornionjoen meritaimen ja sen kalastus

(Havsöringen i Torne älv och havsöringsfisket) (Sea trout and fishing in the Tornionjoki River) 63 s. + liitt. Helsinki 1995.

90. URHO, L., KAUKORANTA, M., KOLJONEN, M.-L., LEHTONEN, H., LEINONEN, K., PASANEN, P., RAHKONEN, R. JA TOLONEN, J.

Uusien kalalajien ja -kantojen tuonnin mahdollisuudet

import av nya fiskarter och -bestånd) (Possibilities for importing new fish species and stocks) 74 s. He(Möjligheter tillsinki 1995.

91. VEHANEN, T.

Rakennettujen jokien kalataloudelliset edellytykset.

I. Kalakannat ja kalastus. II. Kehittämistiedustelut (Fiskeriekonomiska förutsättningar i utbyggda älvar. I. Fiskbestånd och fiske. II. Utvecklingsgallupar) (Fish stocks and fisheries in large regulated rivers in northern Finland. I. The current state and fish stocks and fisheries. II: Development enquiries) 39 s. + liitt. + 28 s. + liitt. Helsinki 1995.

92. SALMI, P., HUUSKO, A.

Muikun talvinuotto ja muikkukannat Kuusamossa

(Vinternotfångst av siklöja (*Coregonus albula* L.) och siklöjebestånden i Kuusamo) (Winter seine fishing of the vendace (*Coregonus albula* L.) in the Kuusamo area, northern Finland with implications on stock dynamics) 42 s. + liitt. Helsinki 1995.

93. URHO, L.

Kalatäit kalojen terveysriskinä.

(Fisklus som hälsorisk för fisken). Fish lice as a health risk for fish). 19 s. Helsinki 1995.

94. RAHKONEN, R. KILPELÄ S.-S., PASTERNAK, M.

Lohikalajien paise-tauti ja sen torjunta. Kirjallisuuskatsaus

(Furunkulos hos laxfiskar och bekämpning av den. Litteraturoversikt). (Furunculosis of salmonids and its prevention. A review of the literature). 47 s. Helsinki 1995.

95. KEMPPAINEN, S., NIEMITALO, V., LEHTINEN, E., PASANEN, P.

Lohen ja meritaimen istutustutkimukset Kiiminkijoen

(Utplanteringsforskning gällande lax och havsöring i Kiminge älv). (Stocking research on salmon and sea trout in the River Kiiminkijoki). 36 s. + 10 liitt. Helsinki 1995.

96. Kalakantojen monimuotoisuuden hoito. Valtion kalanviljelyn XIX neuvottelupäivät.

Toim. Petri Heinimaa ja Keijo Juntunen. (Statens XIX fiskodlingskonferens) (State fish culture conference, No. XIX). 40 s. Helsinki 1995.

97. KREIVI, P., MUOTKA, T., TIKKANEN P., HUUSKO, A., MÄKI-PETÄYS, A., KUUSELA, K.

Taimenen poikasten ravinnonkäyttö Kuusamon Kuusinkijoen

(Öringsynglens födoutnyttjande i Kuusinkijoki i Kuusamo) (Diet composition and prey preferences of juvenile brown trout in the river Kuusinkijoki). 32 s. + 3 liitt. Helsinki 1995.

98. TURUNEN, J.-P.

Ympäristöpoliittisten ristiriitojen sovittelumenettely. Esimerkitapauksena lohenkalastuksen järjestäminen.

(Medling i miljöpolitiska konflikter med laxfisket som exempel) (Environmental dispute resolution procedure for conflicts. A case study: the management of salmon fishing) 46 s. Helsinki 1995.

99. MUTENIA, A., JANTUNEN, P., SALMINEN, A.

Avoperärysäpyynnin soveltuvuus siian kalastukseen Lokan ja Porttipahdan tekojärvilla.

(Ryssjor med öppen botten som fångstredskap i de konstgjorda sjöarna Lokka och Porttipahta) Fishing of whitefish with open-end trap nets in the reservoirs of Lokka and Porttipahta Reservoirs). s. 1-12 + liitt.

SALMINEN, A., MUTENIA, A.

Ammatti- ja luontaiselinkeinokalastuksen kannattavuus Lokan tekojärvellä vuosina 1989-1991.
(Yrkes- och naturnäringens fiskets lönsamhet i Lokka konstgjorda sjö åren 1989-91) (Profitability of commercial and traditional fisheries in the Lokka reservoir from 1989-1991) s. 19 -34. Helsinki 1995.

100. Luonnontilan muutokset Konnevedessä - 25 vuotta vesiluonnon tutkimusta.

(Förändringar i sjön Konnevesis naturtillstånd - 25 års studier av insjönaturen) (Changes in the Natural State of Lake Konnevesi: Aquatic Research over Twenty-Five Years). Toim. Pentti Valkeajärvi. 167 s. Helsinki 1995.

101. Neutraloinnin vaikutukset happamoituneen metsäjärven ekosysteemiin. Iso Valkjärven kalkituskokeen tuloksia vuosilta 1990-1993

(Effekterna av neutralisering på ekosystemet i en försurad sjö Resultat av kalkningsförsöken i sjön Iso Valkjärvi under åren 1990-1993) Martti Rask ja Marko Järvinen (toim.). 84 s. Helsinki 1995.

102. KIRJAVAINEN, E.

Haudontalämpötilan vaikutus ravun poikastuottoon ja poikasten laatuun

(Kläckningstemperaturens inverkan på kräftans yngelproduktion och yngelkvalitet) (The Effects of Incubation Temperature on the Fry Production of Crayfish and the Quality of Fry). 27 s. Helsinki 1995.

103. TAMMI, J.

Rehevoitymisen vaikutukset kaloihin, kalakantoihin ja kalastukseen – kirjallisuuskatsaus

(Eutrofieringens effekter på fisk, fiskbestånd och fiske – litteraturoversikt) (The Effects of Eutrophication on Fishes, Fish Stocks and Fisheries – A Literature Review). 66 s. Helsinki 1996.

104. SAURA, A., MIKKOLA, J.

Henkiin herätetty lohijoki — Kymijoen vaelluskalatutkimuksia vuosilta 1992—1994

(En laxälv som återuppstätt — Vandringsfiskundersökningar i Kymmene älv å 1992—1994) (Revived salmon river — Studies on migratory fish in the River Kymijoki from 1992—1994). 100 s. Helsinki 1996.

105. RAITANIEMI, J., HEIKINHEIMO, O., MIKKOLA, J.

Vaellussiika — Uudenmaan rannikon tuottoisa istutuskala

(Vandringsiiken — resultatrik utplantering längs den nyländska kusten) (Whitefish (*Coregonus lavaretus* (L.)) — Successful Stocking on the Coast of the Province of Uusimaa). 28 s. Helsinki 1996.

106. KORHONEN, P., KOSKINIEMI, J., TOLONEN, K.

Taimenen ja kotiutetun puronierjän tila Ylä-Kemijoella vuosina 1993 — 1994

(Öringens och den införda bäckrödingens situation i Kemi älvs övre lopp åren 1993 — 1994) (The State of Brown and Stocked Brook Trout Populations in the Upper Part of the Kemijoki River between 1993 and 1994). 42 s. + 8 liit. Helsinki 1996.

107. LAPPALAINEN, A., PÖNNI, J.

Suomenlahti kalastajan silmin — Tutkimus Suomenlahden likaantumisesta ja vapaa-ajankalastuksesta

(Finska viken ur fiskarens synpunkt — En undersökning av föroreningen av Finska viken och fritidsfisket) (The Gulf of Finland in the Fisherman's eyes — Pollution and Recreational Fishery in the Gulf of Finland). Helsinki 1996.

108. MAKKONEN, J., PIIRONEN, J., PURSIAINEN, M., TOIVONEN, J., KOLARI, I.

Pyyntitavat heikentävät järvitaimenen istutustulosta — Vuoksen vesistöalueelle vuosina 1979 — 1992 tehtyjen Carlin-merkintöjen tulokset

(Utplanteringsresultatet för insjööring försämrar av fångstmetoderna — Resultat av Carlin-märkningar i Vuoksi insjösystem åren 1979 — 1992) (Fishing methods decrease the impact of stocking brown trout — Results of Carlin tagging experiments in the Vuoksi watercourse from 1979 — 1992). 105 s. + liite. Helsinki 1996.

109. PYLKKÖ, P., POHJANVIRTA, T., PURSIAINEN, M.

Nieriän (*Salvelinus alpinus*) silmäamentumat

(Grunling av ögat hos röding (*Salvelinus alpinus*)) (Cataract of Arctic charr (*Salvelinus alpinus*)). 21 s. Helsinki 1996

110. Istutuspoikasten elinkaari - mätimunasta saaliiksi, Valtion kalanviljelyn XX neuvottelupäivät

(Utplanterade yngels livscykel - från romkom till fångst, Statens fiskodlings XX diskussionsdagar) (Fish stocking - lifecycle eggs to catch, State Fish Culture Conference, No. XX). Jarmo Makkonen ja Markku Pursiainen (toim.), 103 s. + 4 liitettä. Helsinki 1996.

111. RAHKONEN, R., PASTERNAK, M., POHJANVIRTA, T., PYLKKÖ, P., LINDÉN, J.

Kokeita Apoject 1-Fural paisetautirokotteella 1993-1995

(Försök med Apoject 1-Fural furunkulosvaccin 1993-1995) (Experiments with Apoject 1-Fural Furunculosis Vaccine, 1993 - 1995). 24 s. Helsinki 1996.

112. SOMPPI, K., RAITANIEMI, J., RASK, M.

Kalkituksen vaikutukset särki- ja ahvenkantoihin Etelä-Suomen happamoituneissa pikkujärvissä

(Kalkningens effekter på mört- och abborrbestånd in södra Finlands försurade sjöar) (The Effects of Liming on Roach and Perch Populations of Small Acidified Lakes in Southern Finland). 41 s. + 9 liitettä. Helsinki 1996.

113. Inarijärven pohjasiika — Istutusten merkitys. (Storsiken i Enare träsk - utplanteringsarnas betydelse) (Sparsely-rakered Whitefish from Lake Inari: Results from Stocking). Erno Salonen (toim.), 90 s. Helsinki 1996

114. SALMINEN, M.

Istutusiän ja -koon merkitys merilohen vaelluspoikasten istutuksissa (Utplanteringsålderns och -storlekens betydelse vid utplantering av smolt av havlax) (The Influence of Stocking Age and Size on the Results of Salmon Smolt Stocking). 59 s. Helsinki 1996.

115. PARMANNE, R., SETÄLÄ, J.

Silakan rehukalastuksen taloudellinen merkitys ja vaikutus silakkakantoihin 27+18 s. Helsinki 1996.

116. SALMI, J., HONKANEN, A., JURVELIUS, J., MOILANEN, P., SALMI, P. JA VESALA, K. M.

Haastatteluja Hangosta Utsjoelle. Ammattikalastuksen profiilitutkimuksen metodiikkaa. (Intervjuer från Hangö till Utsjoki, metodik för profilundersökningar av yrkesfisket) (Interviewing Commercial Fishermen in Finland: The Methodology of the Study). 26 s. Helsinki 1996.

117. Mädin desinfiointi - laadun hallintaa käytännössä (Romdesinfektion i avsikt att kontrollera romproduktionens kvalitet) (The Disinfection of Fish Eggs: Quality Control in Practice). Päivi Eskelinen (toim.), 69 s. Helsinki 1996

118. VEITOLA, K., MÄKINEN, T.

Kalankasvatuksen ympäristöpolitiikka- Tavoitteiden ja tosiasiatietojen yhdistelmä (Fiskodlingens miljöpolitik - en kombination av målsättningar och fakta) (The Environmental Politics of Fish Farming: A Combination of Goals and Facts). 52 s. Helsinki 1996

119. HYVÄRINEN, P., VIRTANEN, K., VEHANEN, T., KOSKINEN, J., KANNEL, R. JA PURSIAINEN, M.

Viihtyykö vieras kala Oulujärvessä? Taimenkantojen ja järvilohen soveltuvuus Oulujärven hoitokalaksi. (Trivs främmande fiskar i Ule träsk? Jämförelse av olika utplanterade bestånd av öring och insjöläx) (Does the strange fish stocks succeed in lake Oulujärvi? Results of stocking four brown trout stocks and land locked salmon in Lake Oulujärvi). 39 s. Helsinki 1996.

120. JOKIKOKKO, E.

Muikun ja siian lisääntymisedellytyksistä Perämerellä. (Förutsättningar för förökning av siklöja och sik i Bottenviken) (The breeding potential of whitefish and vendace in Bothnian Bay). 32 s. Helsinki 1997.

121. RAITANIEMI, J.

Rannikon siikojen iänmäärityksen luotettavuus. (Hur pålitlig är åldersbestämningen av kustsikor?) (The reliability of the ageing of whitefish (*Coregonus lavaretus* (L.)) on the Finnish Baltic coast). Helsinki 1997.

122. Lähikuvia ammattikalastuksesta - Kalastusammattin rakenne, joustavuus ja mahdollisuudet.

(Yrkesfisket i närbild. Fiskaryrkets struktur, flexibilitet och möjligheter) (Close-ups on the Commercial Fishery; Structure, Flexibility and Opportunities of the Fishing Trade). Juhani Salmi ja Pekka Salmi (toim.). 125 s. Helsinki 1997.

123. TOIVONEN A.-L.

Toistuvan jäätyksen ja sulamisen vaikutus kalanpyydysten havasmateriaaleihin. (Inverkan av upprepade infrysning och upptining på redskapsmaterial) (The Effects of Freeze-thaw Cycling on Fishing Gear Materials). 30 s. Helsinki 1997.

124. FRIMAN, T., KOLARI, I. JA TOIVONEN, J.

Merkisteekö menetelmä? Carlin-merkinnän virhetekijät kaksi- ja kolmivuotiaina istutetuilla järvitaimenilla. (Spelar metoden någon roll? Felkällor vid Carlin-märkning av insjööringar utplanterade som två- och treåringar) (The errors caused by Carlin-tagging in the estimation of stocking results of two- and three-year-old brown trout (*Salmo trutta* m. lacustris)). 27 s. Helsinki 1997.

125. SUTELA, T. JA HUUSKO, A.

Virkistyskalastus Kuusinki-, Kitka- ja Oulankajoella. (Fritidsfisket i älvarna Kuusinki-, Kitka- och Oulankajoki) (Recreational fishery in rivers Kuusinkijoki, Kitkajoki and Oulankajoki). 24 s. Helsinki 1997.

126. Kalastuskiistat haasteena hallinnolle - näkökulmia sisävesien paikallisiin ristiriitoihin

(Fiskekonflikter som en utmaning för förvaltningen - synpunkter på lokala konflikter i insjöområdet) (Perspectives on Fishery Conflicts in Finnish Lakes). Pekka Salmi (toim.). 71 s. Helsinki 1997.

127. SALONEN, E., MUTENIA, A., KOTAJÄRVI, M.

Lokan ja Porttipahdan peledsiika. Tekojärvien siikakantojen vaihtelu vuosina 1987-1996. (Peledsiken i Lokka och Porttipahta. Sikbeståndens variation i konstgjorda sjöar 1987 - 1996) (Peled in the Lokka and Porttipahta Reservoirs. The Variations in the Stocks from 1987 - 1996). 34 s. Helsinki 1997.

128. HYVÄRINEN, P.

Erikokoisten järvitaimenistukkaiden kannattavuusvertailu Oulujärvellä. (Lönsamhetsjämförelse vid utplantering av olika stora öringsyngel i Ule träsk) (Comparison of the Profitability of the Stocking of Different-Sized Brown Trout in Lake Oulujärvi). 26 s. Helsinki 1997.

132. TAMMI, J., LAPPALAINEN, A., MANNIO, J., RASK, M., VUORENMAA, J.

Järvien rehevöityminen ja kalasto Suomessa. Otantaan perustuva järvikartoitus. (Insjöeutrofiering och fiskbestånd i Finland. Sjöinventering baserad på sampling) (Eutrophication and Fishes in Finnish Lakes: A Survey Based on Random Sampling). 35 s. Helsinki 1997