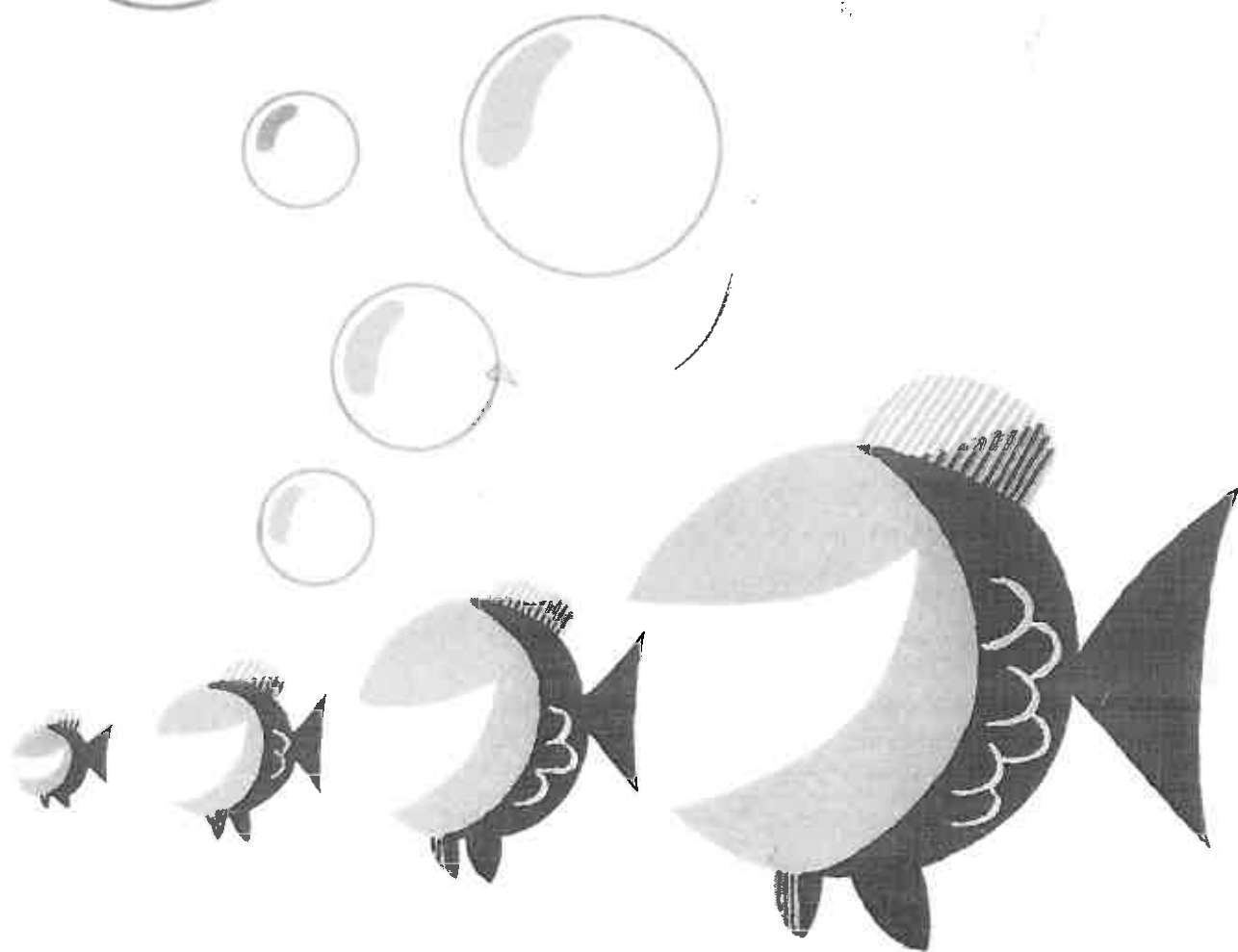


RIISTA- JA KALATALOUDEN TUTKIMUSLAITOS
KALANTUTKIMUSOSASTO



MONISTETTUJA JULKAISUJA

90
1989





RIISTA- JA KALATALOUDEN TUTKIMUSLAITOS
KALANTUTKIMUSOSASTO

MONISTETTUIJA JULKAISUJA

Vastaava toimittaja: Eero Aro

Toimittajat: Outi Heikinheimo-Schmid, Mikael Hildén, Marja-Liisa Koljonen, Finn Löf, Eija Nylander, Riitta Rahkonen, Petri Suuronen, Lauri Urho ja Aune Viher-
vuori

Julkaisun jakelusta päätetään kunkin numeron osalta erikseen.

Julkaisua koskevat tiedustelut osoitetaan Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitoksen kalantutkimusosaston kirjastolle, PL 202, 00151 Helsinki.

Monistettuja julkaisuja on jatkoa sarjalle: ”Maataloushallituksen kalataloudellinen tutkimustoimisto. Monistettuja julkaisuja”. Kalantutkimusosaston muut julkaisusarjat ovat ”Finnish Fisheries Research”, ”Suomen kalatalous”, ”Tiedonantoja” ja ”Meddelanden”.

Ansvarig redaktör: Eero Aro

Redaktörer: Outi Heikinheimo-Schmid, Mikael Hildén, Marja-Liisa Koljonen, Finn Löf, Eija Nylander, Riitta Rahkonen, Petri Suuronen, Lauri Urho ja Aune Viher-
vuori

Publikationens distribuering fastställs skilt för varje nummer.

Förfrågningar angående tidskriften riktas till bibliotekarien, Vilt- och fiskeriforskningsinstitutet, fiskeriforskningsavdelningen, PB 202, 00151 Helsingfors.

Tidskriften är fortsättning på ”Maataloushallituksen kalataloudellinen tutkimustoimisto. Monistettuja julkaisuja”. Övriga publikationsserier från fiskeriforskningsavdelningen är ”Finnish Fisheries Research”, ”Suomen kalatalous”, ”Tiedonantoja” och ”Meddelanden”.

RIISTA- JA KALATALOUDEN TUTKIMUSLAITOS, KALANTUTKIMUSOSASTO

MONISTETTUJA JULKAISUJA

No 90

1989

PETOKALOJEN, ERITYISESTI HAUEN, RAVINNONKÄYTTÖ,
KIRJALLISUUSKATSAUS.

OILI VUORIMIES

HELSINKI 1989

ISBN 951-8914-23-0
ISSN 0358-4623
Helsinki 1989
Yliopistopaino

**PETOKALOJEN, ERITYISESTI HAUEN, RAVINNONKÄYTTÖ.
KIRJALLISUUSKATSAUS.**

Oili Vuorimies

Sisällysluettelo

1. JOHDANTO.....	1
2. RAVINNONKÄYTTÖÖN VAIKUTTAVAT RAKENTEELLISET ERITYISPIIRTEET.....	1
3. SAALIIN VALINTA.....	5
3.1. Yleistä.....	5
3.2. Sisäiset tekijät.....	6
3.3. Ulkoiset tekijät.....	8
3.3.1. Ympäristötekijöiden vaikutus.....	8
3.3.2. Saaliin ominaisuuksien vaikutus.....	10
3.4. Valintaindeksit.....	14
3.5. Optimaalisen saalistuksen malli.....	15
4. RAVINNON KULUTUS.....	18
4.1. Ravinnon kulutuksen määrittäminen maha-analyysien perusteella.....	19
4.2. Energiatase.....	26
5. PETOKALOJEN VAIKUTUKSET SAALISPOPULAATIOIHIN JA MUUHUN VESIEKOSYSTEEMIIN.....	34
6. YHTEENVETO.....	44
7. KIRJALLISUUS.....	49

1. JOHDANTO

Predaatio on yksi tärkeimmistä luonnollisen kuolevuuden tekijöistä vesiekosysteemissä. Monilajimallien kehittelyn myötä predaatiotutkimuksen tarve ja merkitys on korostunut. Teoreettisista peto-saalis -suhteista on paljon kirjallisuutta, mutta yleispätevien johtopäätösten teko niistä on vaikeaa. Jotta teoreettisen ja perustutkimuksen avulla kehitettyjä peto-saalis -suhdemalleja voitaisiin käyttää tuloksellisesti luonnonvarojen hoidossa, se edellyttää kulloinkin tutkimuksen ja hoidon kohteena olevan ekosysteemin kaikkien trofiatasojen ja niiden välisten vuorovaikutussuhteiden tarkkaa tuntemusta.

Tämän kirjallisuusselvityksen tarkoituksena on tuoda esille petokalojen ravinnonkäytön keskeisiä tekijöitä kuten ravinnon valintaa, ravinnon kulutuksen määrää ja siihen vaikuttavia tekijöitä sekä predaation vaikutuksia saalispopulaatioihin ja muuhun vesiekosysteemiin. Selvityksen on tilannut vesi- ja ympäristöhallitus ja se liittyy järvisäännöstelyn vaikutuksia kalakantoihin kuvaavan mallin kehittelyyn.

2. RAVINNONKÄYTTÖÖN VAIKUTTAVAT RAKENTEELLISET ERITYISPIIRTEET

Morfologisten sopeutumien keskeisin merkitys on luonnonvarojen tehokas hyväksikäyttö. Lajien adaptiiviset piirteet ovat "työkaluja", joiden avulla hyödynnetään luonnonvaroja mahdollisimman tehokkaasti. Ravinnonkäyttöominaisuuksiensa perusteella kalat voidaan jaotella herbivoreiksi (syövät kasviravintoa), omnivoreiksi (syövät sekaravintoa) ja karnivoreiksi (syövät liharavintoa). Jokainen taso voidaan vielä erikoistumisensa

asteen perusteella jakaa monofageiksi (käyttää vain yhdenlaista ravintokohdetta), stenofageiksi (rajoitettu ravintokohteiden kirjo) ja euryfageiksi (laaja ravintokohteiden kirjo). Useimmat lajit kuuluvat viimeksi mainittuun ryhmään (Weatherley ja Gill 1987). Ravinnonkäyttöominaisuudet voidaan useinmiten yhdistää tiettyihin ruumiin muotoihin sekä kallon, leukojen ja ruoansulatuskanavan toiminnallisiin rakennepiirteisiin (esim. Keast ja Webb 1966; Keast 1970, 1977, 1978, 1979; Kapoor ym. 1975; Hyatt 1979).

Monilta herbivorikaloilta puuttuu kyky sulattaa muuta kuin kasviravintoa ja siksi pelkkää kasviravintoa syöville kaloilla on pitkä suoli, koska niiden täytyy ottaa suuret määrät heikosti sulavaa kasviainesta tyydyttääkseen energiatarpeensa. Vastakohtana edelliselle on karnivorien lyhyt, varsin erikoistunut suoli. On sanottu, että suolen pituus saattaa olla tärkein adaptiivinen erikoistuma kalojen ravinnonkäytön ekologiassa. Myös karnivoreilla suolen pituus on suhteessa saaliin kokoon. Suoli on sitä pidempi mitä enemmän laji käyttää pieniä ravintokohteita (Weatherley ja Gill 1987). Myös suun muoto ja sijainti, leukojen hampaisuus, poski- ja nieluontelo (bucco- pharyngeal region) sekä siivilähampaiden rakenne korreloivat kalan ravinnonkäytön ominaisuuksien kanssa. Das ja Moitra (1956 a,b) esittivät seuraavan jaon:

-herbivoreilta puuttuvat hampaat ja niiden siivilähampaat ovat hyvin tiheät. Niiltä puuttuu myös varsinainen maha, mutta suoli on hyvin pitkä ja ohutseinäinen.

-karnivoreilla on hyvin kehittyneet hampaat saaliin pyydystämiseen ja käsittelyyn. Niille on kehittynyt myös varsinainen, säkkimäinen mahalaukku. Suoli on lyhyt, paksuseinäinen ja elastinen.

-omnivorien ruoansulatuskanava on herbivorien ja karnivorien välimuoto.

Toiminnallisissa rakennepiirteissä ja kalan ruoansulatuskanavan erikoistumisessa saattaa esiintyä huomattavia muutoksia kalan kasvaessa (Nikolskii 1969). Useimmilla lajeilla varhaiskehityksen aikana ruoansulatuskanava on yksinkertaisen putken muotoinen. Kuitenkin jo varsin varhain kalan ollessa vielä hyvin pieni ruoansulatuskanavan muodossa tapahtuu yleismuutoksia, jotka viittaavat tulevaan ravinnonkäyttöstrategiaan. Esimerkiksi hauen ja ahvenen ruoansulatuskanavan kehityksessä tärkeimmät muutokset näkyvät jo varhaisessa poikasvaiheessa (larva-vaihe), jolloin ravinto koostuu eläinplanktonista. Siirtymiseen planktonravinnosta kalaravintoon liittyy huomattavia rakenteellisia muutoksia. Hampaat muuttavat muotoaan ja niiden lukumäärä lisääntyy, maha muotoutuu, suoli pitenee ja suolen lisäkkeiden määrä kasvaa (Popova 1978).

Pääsääntöisesti petokalat kutevat varhain keväällä ja niiden poikasilla on suuri kasvunopeus, jotta ne olisivat suurempia kooltaan kuin saaliinsa. Esimerkiksi hauen poikaset alkavat 4-6 cm pituisina syödä muiden lajien poikasia. Kalan koon kasvaessa myös ravintovaatimukset kasvavat. Ribble ja Smith (1983) esittivät allometrisen suhteen suolen pituuden $[Y(\text{cm})]$ ja kalan kokonaispituuden välillä $[X(\text{cm})]$ 11 kalalajille, joista useimmat ovat karnivoreja. Yhtälö sai muodon

$$Y = 0,08X^{1,42} \quad (2-1)$$

Petokaloilla ruoansulatuskanava on lyhyempi kuin muilla kaloilla; yleensä noin 76-106% kalan pituudesta ja pohjaeläimiä syöville kaloilla vastaava arvo 110-420% (Popova 1978).

Petokalojen suu on suuri. Lajeille, jotka pitävät saaliistaan kiinni (esim. Percidae, Esocidae, Salmonidae), on kehittynyt leukoihin terävät, keihäsmäiset hampaat. Niiden suu ja kurkku on myös varustettu hampailla ja piikkimäiset siivilähampaat

manipuloivat saaliin asentoon, jossa kala nielee saaliinsa. Voimakkaat leuat mahdollistavat esimerkiksi hauella saaliin pyydystämisen sieppaamalla (Keast 1978).

Saaliin käsittelymenetelmät riippuvat ensisijaisesti saaliin koosta ja toissijaisesti suun muodosta ja pyydystysmenetelmästä. Petokala voi tarttua isoon saaliiseen joko pääpuolelle, jolloin on mahdollista niellä saalis heti pää edellä tai tarttua saaliiseen ensin sivulta päin ja siirtää sen sitten oikeaan asentoon. Kyseinen pyyntimenetelmä on tyyppillistä predaattoreille, jotka väijyvät saalistaan, kuten hauki (Hart ja Connellan 1984). Pelagiaalin predaattorit, jotka ajavat takaa saalistaan kuten kuha ja taimen, nielevät saaliinsa useinmiten pyrstö edellä (Popova 1978). Ruokavalioerot heijastuvat saaliskoon ja ponnistuksesta saadun hyödyn välisessä suhteessa. Planktonsyöjät ovat erittäin hyviä paikantamaan ja keräämään pientä saalista, jonka pyydystäminen vaatii liikumisen hienosäätöä. Sitä vastoin varsinaiset petokalat ovat taas parhaimmillaan pyydystäessään nopeasti liikkuvaa saalista (Webb 1976 ja 1978, Werner 1977, Webb ja Skadsen 1980, Hart 1986).

Vaikka on havaittavissa selvää korrelaatiota toiminnallisen erikoistumisen ja kalan syömän ravinnon välillä, niin monet lajit ovat paljon joustavampia ravintokäyttäytymiseltään kuin niiden anatomia antaisi olettaa ja niillä on mahdollisuuksia siirtyä ravintotyyppistä toiseen (Keast ja Webb 1966; Keast 1970, 1979). Kalan ravintokohteiden suurimman koon määrää viime kädessä leukojen koko ja joskus nielun läpimitta (Hart 1986, Hart ja Hamrin 1988).

3. SAALIIN VALINTA

3.1. Yleistä

Tehokkaat ravinnonkäytön strategiat voivat kehittyä kahta tietä: ne kehittyvät, joko evoluution edetessä luonnonvalinnan seurauksena tai kala voi oppia ne elinaikanaan. Saalistuskäyttäytymiseen vaikuttaa niin kalan fysiologia, morfologia kuin myös kilpailijoiden tai predaattorien läsnäolo. Tuloksena kehittyvä ravinnon keräämisstrategia on kompromissi strategiasta saadun hyödyn ja siitä johtuvien kustannusten välillä. Usein oletetaan, että nettoenergiahyödyn maksimointi määrää optimaalisen saalistusstrategian. Evolutionaarisen näkökohdan mukaanottaminen on johtanut siihen, että näin asia ei välttämättä ole ellei se samalla myös maksimoi eläimen menestyvyyttä (fitness), jota mitataan elinkyvyllä ja etenkin lisääntymiskyvyllä (Sih 1982). Hartin ja Conellanin (1984) mukaan energian ja fitnessin maksimoinnit hyvin usein korreloivat keskenään.

Selektiiviseen ravinnonkäyttöön vaikuttaa useiden tekijöiden yhteisvaikutus esim. saaliin saavutettavuus, runsaus, ravinto-kohteiden koko, synnynnäinen ravintopreferenssi ja pedon kylläisyysaste. Ravinnon valintaan vaikuttavat tekijät voidaan yksittäisten tekijöiden kannalta tarkasteltuna jakaa kolmeen ryhmään : sisäiset tekijät, ulkoiset tekijät ja saaliin ominaispiirteet. Itse saalistustapahtuma on useiden tekijöiden vuorovaikutuksen tulosta.

Saaliin havainnointia pidetään petokäyttäytymisen perustoimintona. Petokalat lukuun ottamatta madetta saalistavat pääasiassa näköaistin avulla (esim. Solman 1945, Hoogland ym. 1957, Coble 1973, Casselman 1978). Kylkiviiva-aistin merkityksen

saalistuksessa ovat osoittaneet selvästi Wunder (1927) sekä Nikolskii (1963), joka havaitsi, että sokeakin hauki pystyi saalistamaan hyvällä tuloksella. Kolmatta mekanismia, hajuaistia, on myös pidetty tärkeänä. Esimerkiksi McNamara (1937 ref. Clarke 1986) väitti, että hauki pystyi haistamaan saaliinsa seisovassa vedessä. Mateella, jonka näköaisti on heikosti kehittynyt, saalistus tapahtuu pääasiallisesti kylkiviiva-aistin varassa.

Varsinaisten petokalojen saaliin valintaa on laajamittaisesti tutkittu lähinnä hauella, joten tässä kappaleessa suurin osa esimerkeistä käsittelee kyseistä lajia.

3.2. Sisäiset tekijät

Motivaatiotila määräytyy ~~internaalisten ja eksternaalisten~~ tekijöiden yhteisvaikutuksena. Mahan täyteisyyden aste, muut fysiologiset parametrit sekä aiempien kokemusten hyväksikäyttö (Clarke 1986) ovat internaalisia tekijöitä ja sopivan kokoisen ja lajisen saaliin läsnäolo on eksternaalinen tekijä. Internaalinen tila vaikuttaa siihen tapaan, jolla kala reagoi ulkoiseen ärsykkeeseen.

Kala, joka ei ole syönyt pitkään aikaan, ottaa ravintoa hyvin nopeasti, jonka jälkeen sen syöntiaktiiviteetti alkaa laskea. Tätä ovat kuvailleet esimerkiksi Hart ja Conellan (1984) 20 cm pituisilla hauilla, joille on annettu kahteen eri kokoluokkaan kuuluvia saaliskaloja (kokoluokat: 0-0,9 g ja 4,0-4,9 g). Jos hauki on syönyt ainoastaan keskimäärin 0,5 g painavia mutuja, se syö samalla syöntikerralla useita saaliskaloja. Kun saman kokoinen hauki syö mutuja, joiden paino on noin 4,5 g, on epätodennäköistä, että se seuraavan 24 tunnin kuluessa söisi mitään. Syöminen on muuttanut hauen motivaatiotilaa ja siten saaliin koko määrää motivaatiotilan muuttumis-

asteen. Kun oletettiin, että ruoansulatus vähentää mahan sisältöä eksponentiaalisesti (Pitcher ja Hart 1982), havaittiin, että hauki alkoi syödä uudelleen vasta, kun sillä oli 0,3-0,7 g ravintoa jäljellä mahassaan. Tämä oli riippumaton saaliskalojen koosta. Hauen motivaatiotilan täytyy palautua tietylle tasolle ennen kuin se uudelleen hyökkää ja pyydystää saalista.

Pedon kylläisyydellä ei ole havaittu olevan vaikutusta saalislajin valintaan (preferenssiin). Coble (1973) selvitti laboratorikokeessa mudun, karpin, viheraurinkoahvenen ja isoaurinkoahvenen suosituimmuutta hauen ravinnossa. Hän havaitsi, että kylläinen hauki suosi karpia ja mutua ja vältti aurinkoahvenia. Suhteellinen suosituimmuus oli sama sekä kahden että neljän viikon syömättömän jakson jälkeenkin.

Laboratorikokein on kuitenkin voitu osoittaa, että hauki reagoi paaston jälkeen sellaisiin muotoihin ja liikkeisiin, joihin se kylläisenä ei reagoi (Clarke 1986). Näлкäinenkin kala jättää rauhaan selvästi epämieluisen saaliin (Hoogland ym. 1957). Hauki erottaa käytökseltään erilaiset saalistyyppit, mutta se ei reagoi erilailla eri saaliskokoihin (esim. Hart ja Golgan, julkaisematon in: Hart ja Hamrin 1988).

Kalojen saalistuskäyttäytymiseen yleensä liittyy aikaisempien kokemusten hyväksikäyttöä, oppimista. Esimerkiksi aurinkoahven muuttaa Vinyardin (1980) mukaan saalistuskäyttäytymistään saalistyyppin mukaan. Taimenella on havaittu pyydystysnopeuden lisääntymistä kokemuksen kautta (Ringler 1979). Hauen on huomattu välttävän sille epäsuotuisia saalislajeja kuten piikkikaloja. Laboratorikokeissa hauella keinotekoisien syöttien puoleensavetävyys heikkenee jo yhden saalistuskerran jälkeen (Hoogland ym. 1957, Clarke 1986).

Oppimisen avulla kala hienosäätää yleistä saalistuskäyttäytymistään ympäristövaatimusten mukaiseksi. Se lisää näin saalistustehokkuuttaan kehittämällä käyttäytymismuotoja, jotka soveltuvat parhaiten kulloinkin runsaimmalle saaliille tai oppii välttämään saalista, jota on vaikea pyydystää (Dill 1983). Oppimisen fysiologista taustaa kaloilla on tutkittu varsin paljon (esim. Marcotte ja Browman 1986), mutta itse oppimistapahtuman kulkua ei vielä tarkoin tunneta. On esitetty, että saalistava eläin muodostaisi eräänlaisen 'mielikuvan' (search image) saaliistaan lähinnä liikkumistavan perusteella (esim. Zaret 1980, Clarke 1986). Vaikka laboratoriokokein on voitu osoittaa 'search image'n kaltaisen ilmiön vaikutusta, niin mitään todisteita sen esiintymisestä luonnonoloissa ei ole saatu (Hart 1986).

3.3. Ulkoiset tekijät

3.3.1. Ympäristötekijöiden vaikutus

Saaliin valintaan mahdollisesti vaikuttavina ympäristötekijöinä on tutkittu esim. veden lämpötilaa, valon intensiteettiä, veden sameutta ja kasvillisuutta.

Veden lämpötila

Veden lämpötilalla ei ole suoraa vaikutusta petokalojen ravinnon valintaan vaan vaikutukset kohdistuvat syödyn ravinnon määrään. Kalojen ruokavaliossa on havaittavissa kuitenkin selvää vuodenaikaista muuntelua (esim. Mann 1982). Nämä petokalojen ravinnon koostumuserot johtuvat saalislajikoostumuksen ja saalislajien suhteellisen runsauden eroista sekä erilaisesta saalislajien levittäytymisestä (esim. Hellström 1978, Omarov ja Popova 1985).

Valon intensiteetti

Valon intensiteetti vaikuttaa epäsuorasti petokalojen saalistukseen. Usein on havaittu, että hauki saalistaa pääasiassa aamu- ja iltahämärissä. Tämä johtuu siitä, että kyseisinä ajankohtina saalistus onnistuu parhaiten, koska saalis ei valon intensiteetin laskiessa kykene havaitsemaan petoa yhtä hyvin kuin keskipäivällä (esim. Hobson 1979). Hauet ovat erityisen tehokkaita pyydystämään ja valikoimaan kaloja, jotka uivat tällöin vesipatsaan yläosissa, ja joiden silhuetti heijastuu valoisampaa taustaa vasten (Casselmann 1978).

Veden sameus

Veden sameudella ei ole todettu olevan vaikutusta saaliin valintaan (esim. Coble 1973).

Kasvillisuus

Predaattorien pyydystystehokkuus on usein kääntäen verrannollinen habitaatin monimuotoisuuteen (esim. Cooper ja Crowder 1979). Tämän perusteella Savino ja Stein (1982) esittivät oletuksen, että habitaatti, jossa on kasvillisuutta, saattaa vähentää hauen saalistusmahdollisuuksia. Edelliseen oletukseen Hart ja Hamrin (1988) lisäsivät vielä, että kasvillisuus saattaisi vaikuttaa myös saaliin valintaan.

Esim. Hartin ja Hamrinin (1988) tutkimuksessa kasvillisuus ei vaikuttanut hauen saalistustehokkuuteen eikä ravinnon valintaan. Mauckin ja Coblen (1971) tutkimuksen mukaan suhteellinen saalisalttius on sama sekä säiliöissä että lammikoissa riippumatta kasvillisuudesta. On todennäköistä, että ravinnonkäyttö on samanlaista myös luonnossa. Useinkaan kasvillisuuteen pii-

loutuneet kalat eivät ole yhtä valppaita kuin avovesialueella oleskelevat ja saalisalttius kummallakin ryhmällä on suunnilleen samanlainen. Koska predaattorilta piiloutuminen saattaa heikentää saaliskalojen ravinnonkäyttömahdollisuuksia, niin mahdollisesti kaikki saaliskalat eivät pyrikään piiloutumaan predaattoreilta (Werner ym. 1983, Mittelbach 1986).

Kasvillisuuden merkitys riippuu olennaisesti sekä kasvillisuuden tiheydestä että kalalajista. Koska esim. bassilla on havaittu ravinnon valinnan muuttuvan kasvillisuuden tiheyden mukaan, niin mahdollisesti esim. hauki on niin sopeutunut peto, että kasvillisuuden täytyy olla todella tiheää ennen kuin se vaikuttaa saalistukseen negatiivisesti (esim. Savino ja Stein 1982, Hart ja Hamrin 1988).

3.3.2. Saaliin ominaisuuksien vaikutus

Mahdollisesti saaliin valintaan vaikuttavina ominaisuuksina on tutkittu esim. saaliin muotoa, kokoa, liikkumistapaa, väritystä, puolustuskykyä, uutuutta/outoutta ja suhteellista runsautta.

Peto-saalis -vuorovaikutuksen tulos riippuu molempien osapuolten käyttäytymisestä. Käyttäytymiseen oletettavasti vaikuttavat niiden fyysiset taipumukset. On havaittu, että ruumiin ja evien muoto vaikuttaa petokalojen saalistuskäyttäytymiseen, mutta yllättävää kyllä petokalat eivät useinkaan käytä maksimaalista liikunnallista kapasiteettiaan saalistuksessa (Nyberg 1971, Webb 1984b). Siksi muodolla saattaa olla positiivista vaikutusta pedon käyttäytymiselle, mutta se ei rajoita käyttäytymistä.

Ruumiin ja evien muoto sekä liikkuminen voivat parantaa petokalan hyökkäyksen kohteeksi joutuneen saaliskalan pakenemismahdollisuuksia estämällä peto tarttumasta optimaalisesta kohdasta, parantamalla saaliskalan nopeutta, kiihtyvyyttä tai taistelukykyisyyttä tai vaikuttamalla saaliin käsittelyaikaan (Webb 1986a,b).

Webb (1986a) tutki saaliin muodon ja liikkumisen vaikutusta isobassin saalistuskäyttäytymiseen. Hänen tulostensa mukaan kiihtyvyys vaihteli ruumiin muodon mukaan. Hyvän kiihtyvyyden ja lukuisten epäonnistuneiden saalistusyritysten välillä oli positiivinen korrelaatio. Pedon ruumiin muodolla on huomattavasti vähemmän vaikutusta saalistuksen onnistumiseen (esim. Webb 1984a).

Saaliskalan muoto voi vaikuttaa saalisalttiuteen myös estämällä petokalaa tarttumasta optimaaliseen tarttumiskohtaan. Predaattorit iskevät sukkulamaisiin, pehmeäväruotoisiin kaloihin keskiruumiin alueeseen, kun taas korkearuumiisiin (deep body form), piikkieväisiin kaloihin tartutaan lähelle pyrstöosaa (Moody ym. 1983). Moody ym. osoittivat myös, että tarttuminen onnistui heikommin jälkimmäisessä tapauksessa ja he olettivat, että tämä johtui piikeistä, jotka estivät tarttumasta keskiruumiiseen. Webbin (1986a) tutkimus osoitti, että piikit eivät suuremmin vaikuta saalistuksen onnistumiseen, vaan korkea ruumiin muoto on tärkeämpi tekijä tarttumiskohdan määräytymisessä. Webbin (1986a,b) mukaan hyökkäyksen ja tarttumisen suuntautuminen harhaan oletetusta optimaalisesta kohdasta näyttää olevan se mekanismi, jolla ruumiin muoto vähentää saalisalttiutta.

Liikkeen on havaittu olevan tärkeä tekijä saaliin havainnoinnissa. Aiheesta on tehty esimerkiksi hauella paljon tutkimuksia, mutta tulokset ovat jonkin verran ristiriitaisia. Meestersin (1940) mukaan hauki reagoi huomattavasti voimakkaammin

liikkuvaan kalasyöttiin kuin liikkumattomaan. Baerens (1957) esitti, että saaliin täytyy aina liikkua, kun taas Nursellin (1973) mukaan saalis voi olla liikkuva tai paikallaan pysyvä. Christiansen (1976, ref. Clarke 1986) havaitsi ainoassa kvantitatiivisessa tutkimuksessa tästä aiheesta, että nopeasti uivalla ja "epänormaalisti" liikkuvalla kalalla on suurempi todennäköisyys joutua pedon saaliiksi kuin hitaasti ja "normaalisti" uivilla ja että useissa tapauksissa paikallaan pysyvä kala välttää predaation useissa. Hauella on myös havaittu, että muodon kirkkauden ja värien erot eivät ole tärkeitä ravinnon valinnassa (Coble 1973). Sen sijaan käyttäytyminen ja saaliin liikkumistapa ovat olennaisia. Hoogland ym. (1957) esittivät toisin kuin Moody ym. (1983), että jopa piikkikalojen karttaminen perustuisi niiden liikkumistavan tunnistamiseen.

Saaliin koko ja suhteellinen runsaus

Useissa tutkimuksissa on osoitettu, että petokalan koon ja saaliin keskimääräisen koon välillä on suora suhde: pedon koon kasvaessa myös saaliin koko kasvaa (esim. Fortunatova ja Popova 1973, Diana 1979, Kupchinskaya 1985). Vaikka kokeellisiin tutkimuksiin on myös hauella osoitettu esiintyvän selvää koon suhteen tapahtuvaa valintaa (esim. Hoogland ym. 1957, Beyerle ja Williams 1968, Coble 1973), niin sen toteaminen luonnon populaatioita koskevissa tutkimuksissa on osoittautunut vaikeaksi (Hart ja Hamrin 1988). Luonnon populaatioissa monet muut tekijät kuten eri saaliskokojen habitaattipreferenssit, piilopaikkojen tehokkuus predaatiota vastaan ja vaihtoehtoisten saalislajien esiintyminen saattavat peittää tunnusomaisen saalistuskäyttäytymisen.

Nykyisen käsityksen mukaan petokalat eivät valitse saalistaan pelkän koon perusteella, vaan ne saalistavat eläimiä, jotka täyttävät niiden vaatimukset mahdollisimman täydellisesti. Näitä vaatimuksia eivät määrää ainoastaan petokalojen suun ja mahan koko vaan myös saaliskohteen energiasisältö ja sen

pyydystämiseen, käsittelyyn ja sulattamiseen kuuluva energia. Kala pyrkii maksimoimaan nettoenergian saantinsa.

Useat tutkimukset eri taksonomisiin ryhmiin kuuluvilla kaloilla ovat tuoneet esille, että on olemassa optimaalinen saaliskoko, jota ne valikoivat, jos sitä on saatavissa (esim. Werner ja Hall 1974, Milinsky ja Heller 1978, Gibson 1980, Potts 1981, Wankowsky ja Thorpe 1979). Esimerkiksi hauen optimaalinen saaliskoko on $1/3 - 1/4$ hauen omasta pituudesta (Nursell 1973 ja Hart ja Connellan 1984).

Luonnon populaatioissa kalojen mahoista löytyvien saaliseläinten keskikoko poikkeaa optimikoosta sitä enemmän mitä enemmän predaattorin koko suurenee. Keskimääräinen ja optimisaaliskoko ovat lähinnä toisiaan aivan nuorilla kaloilla, joilla kasvunopeus on suurimmillaan. Yhtä paljon kuin keskimääräinen saaliskoko poikkeaa optimikoosta kasvaa ravinnon keskimääräinen hinta ruokavaliassa (Werner 1979).

Hart ja Connellan (1984) tutkivat laboratorio-oloissa hauen kasvunopeuden, käytetyn ravinnon määrän ja saaliin pyydystämisen energeettisten kustannusten välistä suhdetta suhteessa saaliin kokoon. Tutkimuksessa haukien paino vaihteli 50 g ja 149 g välillä ja saaliin (mutu) paino 0,9 g ja 4,9 g välillä. Saalis oli jaettu viiteen ryhmään 1 g:n välein. Saatujen tulosten mukaan saaliin painon lisääntyessä syödyn saaliin lukumäärä ja paino väheni. Samoin väheni ruokailuun kuuluva aika. Takaa-ajoaika ei muunnellut saaliin koon mukaan, mutta käsittelyaika sensijaan kasvoi saaliin koon kasvaessa. Hauen kasvunopeuden ja käytetyn ravinnon määrän välillä oli positiivinen korrelaatio, mutta kasvunopeuden ja pyydystämiseen kuluneen ajan (1 g kohti) välillä oli negatiivinen korrelaatio. Kasvunopeus korreloitui myös syödyn saaliin keskipituuden ja -painon kanssa. Molemmat korrelaatiot olivat merkitseviä 5 %:n tasolla, r (paino) = 0,71; r (pituus) = 0,81. Kasvunopeu-

den, ravinnon määrän ja saalistuksen kustannusten välisen riippuvuuden Hart ja Connellan esitti muodossa:

$$y = 0,71 x_1 - 0,45 x_2 \quad (3-1)$$

jossa

y = kasvunopeus (g/vrk)

x_1 = syödyn ravinnon määrä (g/vrk)

x_2 = saalistuksen kustannukset (s/g)

Hart ja Connellanin (1984) tulokset osoittivat, että ravinto-käyttäytymisellä on suora vaikutus kasvunopeuteen ja edelleen sitä kautta lisääntymisen onnistumiseen. Tutkimuksen mukaan saaliin takaa-ajon ja käsittelyn energeettiset kustannukset ovat 8-10 kertaa suuremmat kuin odottamisen. Nämä tulokset vahvistavat Dianan (1979) jo aiemmin esittämää käsitystä, että suurten, mutta vähemmän runsaiden saaliskalojen sisältymisellä hauen ruokavalioon on huomattava merkitys kasvun kannalta.

3.4. Valintaindeksit

On kehitetty useita valintaindeksejä, joilla pyritään vertaamaan ravintotyyppin runsautta mahanäytteissä ja ympäristössä. Kalatutkimuksissa yksi käytetyimmistä ja petokaloilla ainoa käytössä oleva valintaindeksi on ns. Ivlevin (1961) indeksi:

$$E = (r_i - p_i)/(r_i + p_i) \quad (3-2)$$

jossa

r_i = saaliin i osuus ruokavaliossa

p_i = osuus habitaatilla

E:n arvo voi vaihdella -1 ja +1 välillä. Kun $E = 0$, saalista käytetään samassa suhteessa kuin sitä esiintyy ympäristössään.

Tämä indeksi osoittaa vain sen, onko saalislajeja syöty suhteessa sen runsauteen habitaatilla, mutta se ei pysty erottamaan mekanismia, mikä valinnan takana on. Tämä tieto saadaan ainoastaan kokeellisesti (Hart 1986).

Valintaindeksien sijasta voidaan käyttää myös tilastollisia analyyskejä, esim χ^2 - ja G-testiä. Nykyisin on usein suosittelavampaa käyttää tilastollisia menetelmiä, koska indeksit saattavat painottaa tiettyjä tulosten ominaisuuksia (trendejä) ja vain tilastotieteen avulla voidaan ilmaista havaittujen ominaisuuksien merkitsevyys. Tilastollinen käsittelytapa on paljon analyyttisempi kuin yksittäinen indeksi; tulosten eri osatekijät voidaan erotella ja analysoida erikseen (esim. Windell ja Bowen 1978).

3.5. Optimaalisen saalistuksen malli

Optimaalisen saalistuksen malli perustuu väitteelle, että prædaattori pyrkii optimoimaan energian saantinsa. Optimaalisen saalistuksen pääperiaatteita ovat tarkastelleet esim. Werner ja Hall 1974, Cody 1974, Pyke ym. 1977, Schoener 1979, Krebs ja McCleery 1983, Diamond 1984, Hart 1986, Stephens ym. 1986 ja Stephens ja Krebs 1986.

Teoreettiset tutkimukset (esim. Pyke ym. 1977, Hughes 1980) ovat kehitelleet sääntöjä niistä ratkaisuksista, joita eläimet joutuvat tekemään valitessaan saalistaan. Lähtökohtana on, että kukin ravintokohde sisältää tietyn määrän sekä energiaa että ravintoaineita ja saalistajalta kuluu energiaa kyseisten ravintokohteiden pyydystämiseen, käsittelyyn ja nielemiseen.

Saaliit saattavat vaihdella kooltaan, mutta useimmiten suurempien ravintokohteiden energia- ja ravintoainesisältö on suhteellisesti suurempi kuin pienempien. Toisaalta pienempien ravintokohteiden pyydystämiseen kuluu vähemmän energiaa.

Haittojen ja hyödyn välinen suhde voidaan ilmaista optimaalisen saalistusteorian klassisella mallilla (Optimal foraging theory ; the classical model of prey choice). Perusmallissa predaattori saalistaa vain kahdenlaista saalista, joita se kohtaa λ_1 ja λ_2 saalisyksilöä per aikayksikkö etsintään kuluvana aikana (T_s). Jos eri saalistyyppit sisältävät E_1 ja E_2 yksikköä energiaa ja niiden käsittelyyn kuluu h_1 ja h_2 aikayksikköä, niin niistä saatu hyöty voidaan kirjoittaa muotoon

$$E_1 / h_1 \text{ ja } E_2 / h_2.$$

Jos peto saalistaa valikoimatta, niin ajassa T_s sen saama ravintomäärä (E) on

$$E = T_s(\lambda_1 E_1 + \lambda_2 E_2) \quad (3-3)$$

ja tämän ravintomäärän saamiseen kuluva kokonaisaika (T) voidaan merkitä:

$$T = T_s + T_s(\lambda_1 h_1 + \lambda_2 h_2) \quad (3-4)$$

eli toisin sanoen etsintäaika plus käsittelyaika.

Pidon ravinnonottonopeus (E/T) on tällöin:

$$\frac{E}{T} = \frac{\lambda_1 E_1 + \lambda_2 E_2}{1 + \lambda_1 h_1 + \lambda_2 h_2} \quad (3-5)$$

Jos oletetaan, että saalistyyppi 1 on suositumpi kuin saalistyyppi 2 ($E_1/h_1 > E_2/h_2$). Maksimoidakseen energian saantinsa (E/T) pedon pitäisi syödä ainoastaan saalistyyppiä 1, jos

$$\frac{\lambda_1 E_1}{1 + \lambda_1 h_1} > \frac{\lambda_1 E_1 + \lambda_2 E_2}{1 + \lambda_1 h_1 + \lambda_2 h_2} \quad (3-6)$$

Jos predattori syömällä pelkästään saalistyyppiä 1 saa paremman hyödyn kuin syömällä sekä saalistyyppiä 1 että saalistyyppiä 2, niin edellä esitetty yhtälö voidaan esittää seuraavasti:

$$\frac{1}{\lambda_1} < \frac{E_1}{E_2} (h_2 - h_1) \quad (3-7)$$

Yhtälö antaa kriittisen raja-arvon ($1/\lambda_1$), jonka yläpuolella syödään pelkästään saalistyyppiä 1.

Optimaalisen saalistuksen mallin klassisessa muodossa joudutaan tekemään seuraavat oletukset: (1) saaliin arvo voidaan ilmaista nettoenergiana tai muuna vastaavana mittaustuloksena, (2) käsittelyajalla on pysyvät rajat, (3) käsittelyä ja etsintää ei voida tehdä samanaikaisesti (jos näin ei olisi, eläimellä ei olisi tarvetta valikoida ravintoaan), (4) saaliit havaitaan heti ja virheittä, (5) saalista kohdataan jaksottaisesti ja satunnaisesti: oletettu aika, joka kuluu seuraavan, saalistyyppiä i olevan ravintokohteen löytymiseen on aina $1/\lambda_i$, (6) Käsittelyn energeettiset kustannukset aikayksikköä kohti ovat samat eri saalistyypeillä.

Malli joko perusmuodossaan tai modifioidussa muodossa (marginal value theorem, Stephens ym. 1986) on osoittautunut soveltuvaksi selittämään hauen ravinnon valintakäyttäytymistä laboratorio-oloissa, joissa kaloilla on valittavana vain

kahta saalistyyppiä (esim. Hart ja Connellan 1984, Hart ja Hamrin 1988). Mallin soveltaminen luonnon oloihin edellyttää sen kehittelyä ja ulottamista tapauksiin, joissa predاتور on kosketuksissa useiden saaliskokojen kanssa.

4. RAVINNON KULUTUS

Uudistuvien luonnonvarojen hoito perustuu ekosysteemin lajien vuorovaikutusten (esim. predaation ja kilpailun) tuntemukseen ja arviointiin. Tämä edellyttää tärkeimpien predattorien ravintohabitaattien selvittämistä ja ravinnonkulutuksen määrittämistä. Lisäksi on osoittautunut hyvin käytännölliseksi vaihtoehdoksi arvoida välittävien trofiatasojen tuottavuutta huippupredattorien (top carnivores) predaationopeuden avulla.

Kalojen ravinnon kulutusta voidaan lähestyä kahdella eri tavalla. Ensiksikin voidaan käyttää mahan sisällön biomassaa tai tilavuutta ja mahan tyhjenemisnopeutta tai ravintokoh- teiden sulamisastetta kalojen vuorokausittain käyttämän ravinnon määrän (daily ration) arviointiin (esim. Diana 1979, 1983; Adams ym. 1982). Ravinnon kulutusta voidaan selvittää myös kalan kasvunopeuteen, kokoon ja ympäröivään lämpötilaan perustuvilla ns. bioenergeettisillä malleilla, jotka edellyttävät predattorien yksityiskohtaista fysiologista tuntemusta (esim. Diana 1983, Rice ja Cochran 1984). Tutkimukset ovat osoittaneet, että bioenergeettisillä malleilla saadut arviot ovat varsin vertailukelpoisia maha-analyyseillä saatujen tulosten kanssa (esim. Rice ja Cochran 1984) tai tulokset ovat ainakin samansuuntaisia (Diana 1979, 1983). Kalojen ravinnon kulutusta on myös mitattu laboratorio-oloissa (esim. Allen 1951, Johnson 1966), mutta tulosten soveltavuus luonnon oloihin on osoittautunut kyseenalaiseksi.

4.1. Ravinnon kulutuksen määrittäminen maha-analyysien perusteella

Kalojen vuorokausittain käyttämän ravinnon määrää on useimmissa tutkimuksissa pyritty arvioimaan keräämällä näytteitä kalapopulaatiosta säännöllisin väliajoin ja mittaamalla jokaisen kalan mahassa olevan ravinnon määrä. Kalan koon vaikutuksen vähentämiseksi on mahan sisällön paino usein ilmaistu suhteessa kalan painoon.

Bajkov (1935) kehitti päivittäisen ravinnonkäytön määrittämiseen yhä vieläkin käytössä olevan yhtälön :

$$D = \frac{24A}{n} \quad (4-1)$$

jossa

D = päivittäinen ravinnonkäyttö

A = keskimääräinen ravinnon määrä mahassa
näytteenottohetkellä

n = tuntimäärä, joka kuluu ravinnon täydelliseen
poistumiseen mahasta

Menetelmään sisältyvät oletukset siitä, että kalat ottavat jatkuvasti ravintoa, että ravinnon poistumisnopeus mahasta on vakio ja että ravinnon poistumisnopeus on riippumaton ravinnon määrästä ja laadusta.

Vaikka kyseiset oletukset yleensä ovat epärealistisia, menetelmää joko alkuperäisessä tai muunnellussa muodossa ovat käyttäneet esim. Darnell ja Meierotto (1962), Biro (1969), Backiel (1971), Noble (1972) ja Nielsen (1980).

Bajkovin menetelmästä on kehitetty muunnos sellaisia tapauksia varten, joissa kalat syövät suuria määriä kerrallaan ja mahan täydelliseen tyhjenemiseen kuluu vähintään yksi vuorokausi (Popova ja Sytina 1977). Tällaisia ovat suurikokoiset predaattorit (Fortunatova 1951, ref. Ivanova ja Lopatko 1979, Popova ja Sytina 1977). Menetelmä ottaa huomioon, että ravinnonottoa tapahtuu silloinkin, kun edellinen saalis on vasta osittain sulanut. Saaliit ovat näin olleen mahassa sulamisen eri vaiheissa.

Useimmat menetelmät vaativat arvion ravinnon poistumiseen kuluvasta ajasta ja tätä on usein vaikea mitata. Mahan sisällön määrä ei myöskään toimi kalan kuluttaman määrän mittana, koska ravinnon poistumista tapahtuu koko ajan kalan ruokaillessa. Tietoisena tästä arvostelusta Swensson ja Smith (1973) käyttivät laskelmissaan aikaa, joka kului ravinnon poistumiseen 90-prosenttisesti sekä kunkin ravintokohteen alkuperäistä painoa. Tämä poistaa eräitä yksinkertaisempien menetelmien heikkouksia. Menetelmään sisältyy kuitenkin oletus, että mahasta poistuvan ravinnon määrän ja ajan suhde on lineaarinen.

Useimmat tutkimukset ovat osoittaneet, että ravinnon poistumisnopeus mahasta on eksponentiaalinen useilla kalalajeilla (esim. turska, järvitaimen ja ahven). Tätä ei voida kuitenkaan yleistää koskemaan kaikkia lajeja, koska joissakin tutkimuksissa on ravinnon poistumisnopeuden havaittu olevan lähes lineaarinen. Yleensä lämpötilan noustessa ravinnon poistumisnopeus kasvaa, kunnes saavuttaa maksimin, jonka jälkeen ruokahuu vähenee huomattavasti. Suhde lämpötilaan on yleensä eksponentiaalinen (Elliot ja Persson 1978).

Monissa tutkimuksissa viitataan Eggersin (1977) kehittämään differentiaaliyhtälömalliin, jossa oletetaan, että ravinnon poistumisnopeus on eksponentiaalinen ja ravinnonottonopeus on

vakio siten, että ravinnonotto rajoittuu määrättyihin vuoro-
kauden aikoihin. Elliotin ja Perssonin (1978) mukaan yhtälö on
kuitenkin virheellinen.

Thorpe (1977) totesi ravinnon poistumisnopeuden ahvenella
olevan eksponentiaalinen ja oletti ravinnonottonopeuden
olevan vakio. Näytteenottojen välisenä aikana kulutetun ravin-
non määrä C_t saadaan kaavasta:

$$C_t = S_t - S_0 + 1/2(S_t + S_0)(1 - e^{-Rt}) \quad (4-2)$$

jossa

S_0 ja S_t = suhteellinen mahan sisällön määrä näytteenottojen
välisen ajan alussa ja lopussa

R = ravinnon poistumisnopeus mahasta.

t = aika

Elliotin ja Perssonin (1978) menetelmä on seuraava:

Jos mahan tyhjenemisnopeus (R) on eksponentiaalinen ja ravin-
nonkulutusnopeus (F) on vakio, niin nopeus, jolla mahan sisältö
vaihtuu (S), voidaan esittää:

$$(dS / dt) = F - RS. \quad (4-3)$$

Tällöin t tunnin kuluttua mahassa on ravintoa (S_t):

$$S_t = S_0 e^{-Rt} + \int_0^t F e^{-Rt} dt \quad (4-4)$$

$$= S_0 e^{-Rt} + \frac{F}{R} (1 - e^{-Rt})$$

jossa S_0 on alkuperäinen ravintomäärä mahassa.

Kun $f \rightarrow 0$ ja $S_t \rightarrow S_0 e^{-Rt}$, niin ravinnon kulutusnopeus tunnissa voidaan esittää muodossa:

$$F = \frac{(S_t - S_0 e^{-Rt})R}{1 - e^{-Rt}} \quad (4-5)$$

ja todellinen kulutetun ravinnon määrä (C_t) on

$$C_t = F_t = \frac{(S_t - S_0 e^{-Rt})Rt}{1 - e^{-Rt}} \quad (4-6)$$

Mikäli ravinnonkulutus ei pysy vakiona vaan vähenee ajan mukana, niin kulutetun ravinnon määrä kasvaa asymptoottiin (C_{\max}) ja C_t voidaan esittää nyt:

$$C_t = C_{\max} - ae^{-bt} \quad (4-7)$$

jossa $a = C_{\max} - S_0$ ja b on vakio. Kun oletetaan mahan tyhjenemisnopeuden olevan eksponentiaalinen, niin todellinen ravintomäärä mahassa (S_t) t tunnin kuluttua on

$$\begin{aligned} S_t &= S_0 e^{-Rt} + e^{-Rt} \int_0^t a b e^{(R-b)t} dt \\ &= S_0 e^{-Rt} + \frac{a b e^{-Rt}}{b - R} (1 - e^{(R-b)t}) \end{aligned} \quad (4-8)$$

kun ravinnonotto nopeus $(dC)/(dt) \rightarrow 0$ ja $S_t \rightarrow S_0 e^{-Rt}$.

Ensimmäinen menetelmä vaatii arviot keskimääräisestä ravinnon määrästä ajan t alussa ja lopussa (S_0 ja S_t) sekä ravinnon poistumisnopeudesta (R). Toinen menetelmä vaatii lisäksi

estimaatit asympotootille C_{max} ja vakiolle b . Jos tätä tietoa ei ole saatavissa, on oletettava ravinnonotto nopeus vakioksi ja käytettävä ensimmäistä menetelmää.

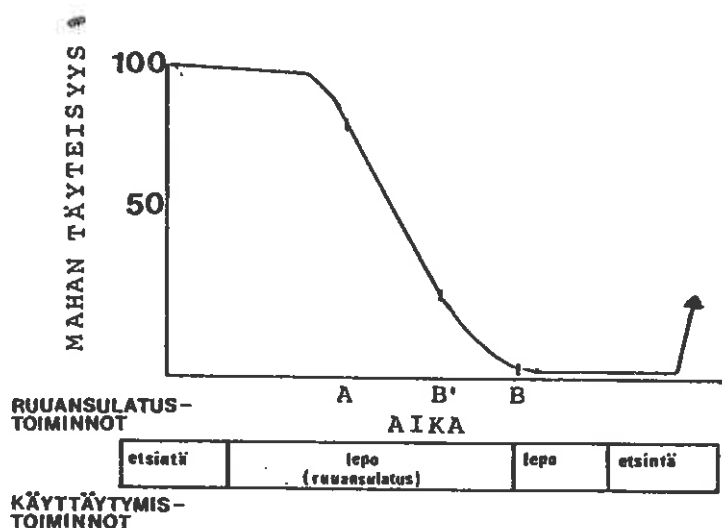
Elliot ja Persson (1978) vertailivat kolmella viimeksi mainitulla menetelmällä saatavia tuloksia taimenen ravinnonkulutuksesta koejärjestelyssä, jossa ravinnonkulutus oli tunnettu. Thorpen (1977) menetelmällä saadut tulokset olivat aina alhaisimmat ja yleensä aliarvioivat ravinnonkulutuksen, usein noin 10 %:lla. Elliotin ja Perssonin (1978) ensimmäinen menetelmä antoi hyvät tulokset paitsi kookkailla taimenilla, joiden ravinnonotto oli lähes maksimitasoa. Näissä tapauksissa toinen menetelmä oli parempi.

Toinen testi pienillä taimenilla osoitti, että kaloilla, jotka syövät lyhyen ajan kerrallaan pitäen sen jälkeen pitkän tauon, saadaan ensimmäisellä menetelmällä hyvät tulokset, jos näytteenottoväli on tiheä. Sopiva väli oli korkeintaan 3 tuntia.

Lisäksi kokeiltiin eri menetelmien soveltuvuutta luonnosta pyydetyillä ahvenilla. Thorpen (1977) menetelmällä saatiin aina alempia arvoja kuin Elliotin ja Perssonin (1978) ensimmäisellä menetelmällä. Bajkovin (1935) menetelmällä laskettu vuorokautinen ravinnonkulutus oli huomattavasti alhaisempi kuin edellä mainituilla menetelmillä.

Elliot ja Persson (1978) tulivat vertailussaan siihen tulokseen, että luonnosta pyydystetyillä kaloilla heidän kehittämänsä ensimmäinen menetelmä soveltuu lähes kaikissa tapauksissa, koska luonnossa suuretkin kalat vain harvoin pystyvät ottamaan ravintoa kylläisyyteen asti.

Toisaalta Diana (1979) on sitä mieltä, että kaikki mallit, joissa oletetaan ravinnonoton olevan jatkuvaa tai ravinnonotto-
toperiodi on pitkä suhteessa sulamisaikaan, eivät sovellu varsinaisille petokaloille (esim. hauki), koska ateria koostuu niillä usein vain yhdestä ravintokohteesta ja ravinnon pyydystys- ja käsittelyperiodi on hyvin lyhyt sulamisaikaan verrattuna (kuva 1).



Kuva 1. Malli varsinaisten petokalojen ravintokäyttäytymisestä. Alempi akseli esittää ravintokäyttäytymisen eri vaiheita; ylempi kuvaa mahan täyteisyysastetta. Ajat B ja B' esittävät mahan tyhjenemisen (gastric evacuation) aikavälejä.

Diana (1979) kehitti petokaloille soveltuvan, Swenssonin ja Smithin (1973) esittämään yhtälöön pohjautuvan mallin, joka sai muodon:

$$R = (M \times S) / (B' \times N) \quad (4-9)$$

jossa

R = päivittäinen ravinnon kulutus

N = otoksen kokonaismäärä

S = ravintoa sisältävien mahojen määrä

M = ravintokohteiden keskimääräinen koko (g/kg tai kcal/kg)

B' = aika, jonka kuluessa ravintokohde sulaa määrityskelvottomaksi.

Dianan mallia käytettäessä joudutaan oletamaan ensiksi, että mahan tyhjenemisnopeus on luonnossa sama kuin laboratorio-kokeissa ja että tämä nopeus on riippumaton ravinnon koosta tai laadusta. Toisena oletuksena on, että pyydystettyjen kalojen mahat edustavat koko kyseistä kalapopulaatiota. Mallin avulla laskettua ravinnon kulutusta tarkasteltaessa on osoittautunut, että aterian koot on arvioitu todellista pienemmiksi. Tämä johtunee siitä, että pyydystys saattaa keskeyttää ravinnonoton ja toisaalta pyydystyksen yhteydessä petokalat helposti oksentavat.

Kaikissa edellä esitetyissä malleissa keskeiseksi ongelmaksi on muodostunut mahan tyhjenemisnopeutta (gastric evacuation rate) kuvaavan yhtälön muoto.

Katsauksia eri yhtälömuotojen ominaisuuksista ja niiden soveltuvuudesta erilaisiin tapauksiin ovat esittäneet esim. Mullen (1986), Olsson ja Mullen (1986) ja Jobling (1981, 1986, 1987). Määrävinä tekijöinä yhtälömuodon valinnassa ovat ravintokohteiden koko ja energiasisältö. Kun ravinto koostuu pienistä, suhteellisen helposti sulavista, energiasisällöltään alhaisista partikkeleista, niin yhtälömuoto $dV/dt = -rv^{1.0}$ (dV/dt = mahan tyhjenemisnopeus, V = mahassa olevan ravinnon tilavuus, r = vakio) soveltuu lineaarista ja neliöjuurilauseketta paremmin tuloksiin. Jos ravinto koostuu yksittäisistä tai harvalukuisista suhteellisen suurista partikkeleista, jotka lisäksi ovat vaikeasti sulavia ja energiasisällöltään suuria, niin sulamisnopeustuloksiin parhaiten soveltuu lineaarinen yhtälö ($dV/dt = -r$). Näiden kahden äärimuodon välillä muut matemaattisen lausekkeen muodot soveltuvat parhaiten empiirisiin tuloksiin (esim. neliöjuuriyhtälö, $dV/dt = -rv^{0.5}$) (Jobling 1986, 1987). Edellä mainitun perusteella voidaan suositella, että paljon käytettyä Elliotin ja Perssonin (1978) menetelmää käytettäisiin vain planktonia ja pieniä pohjaeläimiä syöville kaloilla. Suuria ravintokohteita syövien petokalojen

ja korkeaenergistä ravintoa syövien viljelykalojen ravinnonkulutuksen määrittämiseen soveltuu parhaiten Bajkovin (1935) esittämä malli perusmuodossaan (esim. Jobling 1987).

4.2 Energiatase

Kalan käyttämän ravinnon ja siitä saadun energian määrällä on omat rajoituksensa johtuen esimerkiksi mahalaukun tilavuudesta, rajallisista ravintovaroista, ravinnonkäytön sisäisestä (endogeenisestä) säätelystä ja ulkoisista (eksogeenisistä) tekijöistä (esim. Magnuson 1969). Energia kuluu elintoimintojen ylläpitoon, liikkumiseen, kasvuun ja lisääntymiseen. Energiatasetta voidaan kuvata energian tasapainoyhtälöllä, jonka mukaan systeemiin saapuvan ja siitä lähtevän energian täytyy olla yhtä suuret. Yhtälö on perusmuodossaan seuraava:

$$G + R = C - (R_{\text{met}} + F + U + A) \quad (4-10)$$

jossa

G = kasvu

R = lisääntyminen

C = kulutus

R_{met} = hengitys (standardimetabolialia)

F = ulosteet

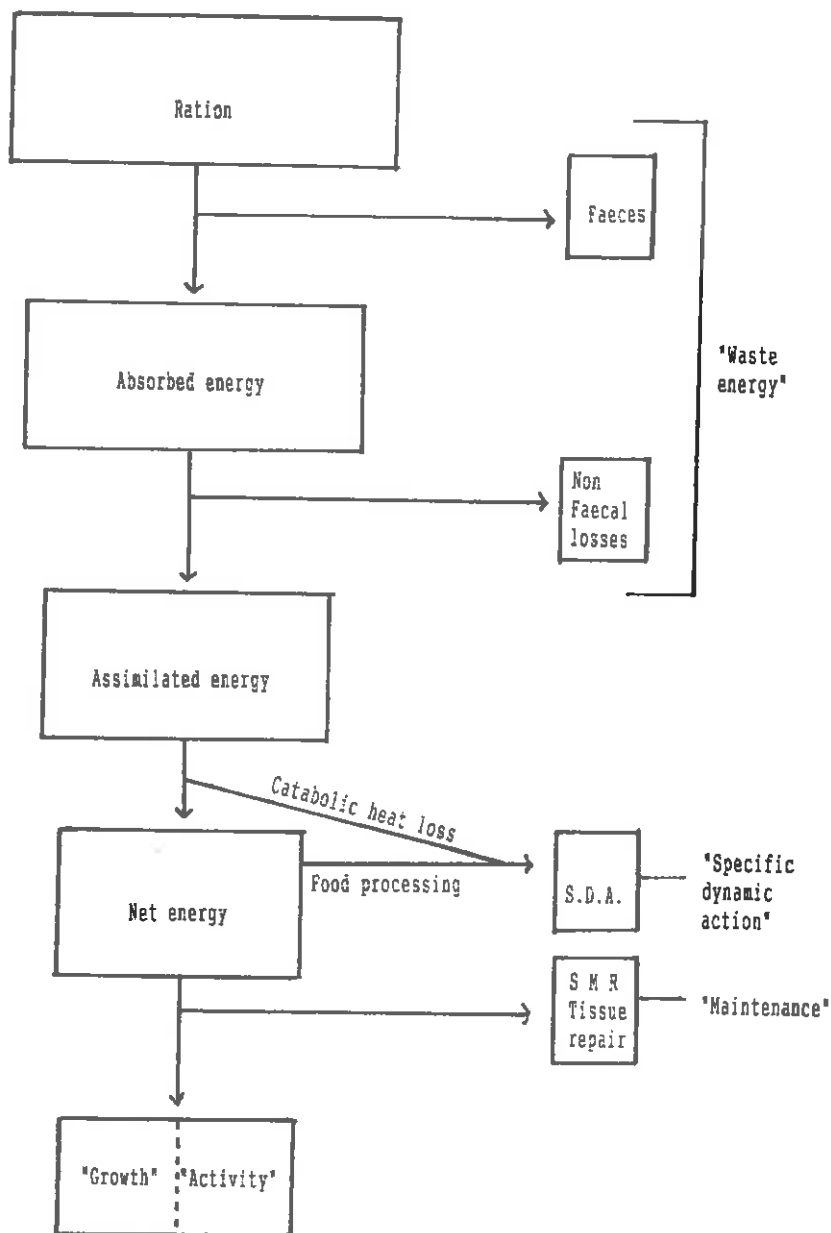
U = eritteet

A = liikkuminen

Metabolialiaan, ulosteisiin ja eritteisiin kuluva energia yhdessä muodostaa ns. elimistön ylläpitoenergian.

Kaikkea saatua energiaa elimistö ei käytä hyväkseen. Elimistöön imeytynyt (assimiloitu) osuus ravinnosta (kuva 2) joudutaan yleensä määrittämään laboratoriokeuin. Winberg (1956) esitti, että kaloilla keskimäärin 80 % ravinnosta imeytyy elimistöön. Myöhempien tutkimusten mukaan (esim. Brett ja Groves, 1978)

pelkästään kalaa syövät petokalat assimiloivat jopa 94% saastaan energiasta. Assimilaatiotehokkuuden on havaittu riippuvan lämpötilasta ja syödyn ravinnon määrästä. Lämpötilan noustessa entsyymitoiminta lisääntyy ja syödyn ravinnon määrän kasvaessa entsyymituotanto kasvaa. Kalan painolla ei ole merkittävää vaikutusta (Elliot 1976, Pitcher ja Hart 1982).



Kuva 2. Kalan energiatase.

Metaboliaan kuluva energia mitataan yleensä epäsuorasti määrittämällä ensin hapenkulutus lepotilassa, jolloin saadaan ns. ylläpitoenergia (standard metabolism). Sen jälkeen pakotetaan kalat uimaan vastavirtaan ja mittauksilla saadaan tällöin suurin mahdollinen aineenvaihduntaan kuluva energia (active metabolism). Näiden energia-arvojen välinen erotus on se energiamäärä, jonka kala voi käyttää muihin aktiviteetteihin, esim. liikuntaan ja kasvuun (sisältää lisääntymistuotteiden muodostumisen). Osa tästä energiasta kuluu ravinnon sulautukseen (ns. specific dynamic action, SDA).

Perusaineenvaihdunnan (M_S) suhdetta kalan kokoon (W) on kuvattu yhtälöllä:

$$M_S = aW^y \quad (4-11)$$

Yhtälössä a ja y ovat kullekin lajille ominaisia vakioita. Useilla kalalajeilla eksponentti y saa arvon $0,86 \pm 0,03$ (Brett ja Groves 1978).

Kalojen energiataseita on analysoitu jo vuosia kenttätutkimusten avulla (esim. Healey 1972, Wootton ym. 1980), laboratoriotutkimuksilla (esim. Brett 1970) sekä myös ATK-simuloinneilla käyttäen kenttä- ja laboratorioparametreja. Kaksi empiiristä menetelmää on tullut yleiseksi kenttä-analyyseissä. Ensimmäisessä menetelmässä arvioidaan käytetyn ravinnon määrä jo aiemmin esitetyllä tavalla ja ravinnosta saadun energian määrästä vähennetään spesifiseen dynaamiseen toimintaan (SDA), peruaineenvaihduntaan ja liikkumiseen kuluvat energiat. Ylijäävän energian katsotaan olevan ruumiin ja gonadien kasvun käytössä (Mills ja Forney 1981). Toisessa menetelmässä kenttätutkimuksin mitataan kasvu ja sitten korjattuna metabolia-, aktiviteetti- ja ravintotoimintojen energia-arvoilla ennustetaan kulutetun energian määrä (Gerking 1972, Lasker 1970). Kenttätutkimuksin laadituista energiataseista yleisesti puuttuu riittävä tarkkuus johtuen vaikeudesta arvioida otospopulaation kaikkia osatekijöitä.

Tasapainoyhtälöön perustuva bioenergeettinen malli on vaihtoehtoinen menetelmä arvioitaessa ravinnonkulutusta luonnonpopulaatioissa. Malli kvantifioi ravinnon kulutuksen ja kasvun välisen suhteen suhteessa lämpötilaan, ruumiin kokoon ja liikkumiseen. Yksityiskohtaisen kuvauksen mallista ovat tehneet esimerkiksi Kitchell ym. (1977) sekä Rice ym. (1983) ja sen soveltuvuutta ravinnon kulutuksen arviointiin ovat käsitelleet Rice ja Cochran (1984). Malli simuloi energian tasapainoyhtälöä muodossa:

$$dB/dt = C - (F + R + U) \quad (4-12)$$

jossa

dB/dt = kalan kudosten energiamäärän muutos ajanmuutoksen dt aikana (kcal/vrk)

C = ravinnon kulutus

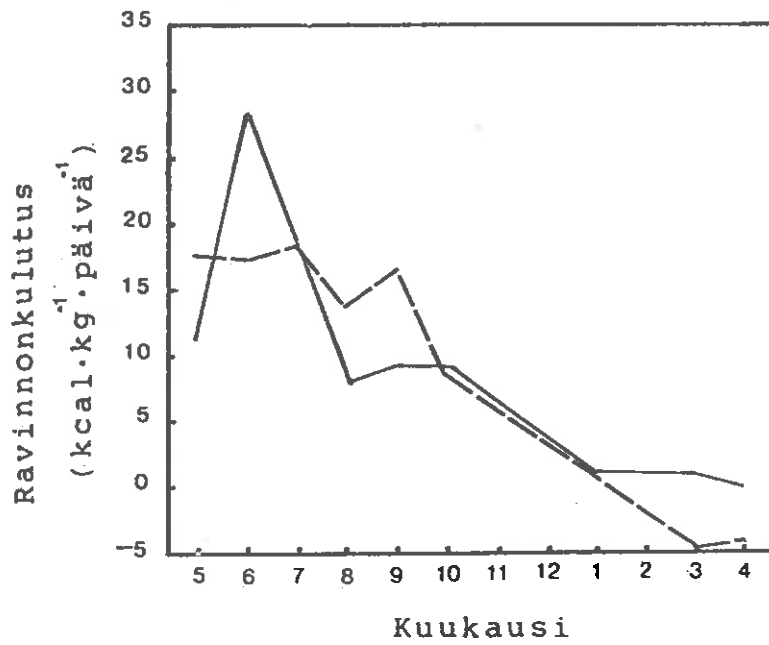
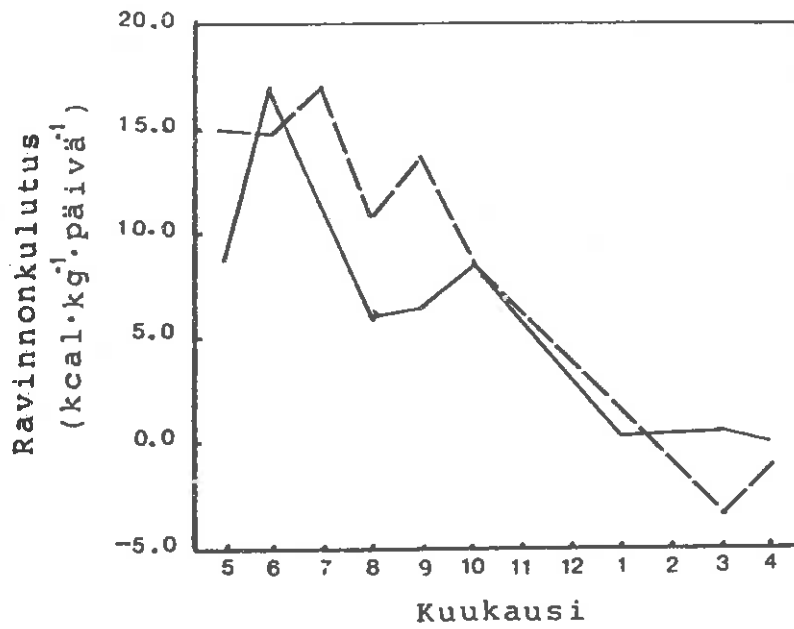
F = ulosteet

U = eritteet

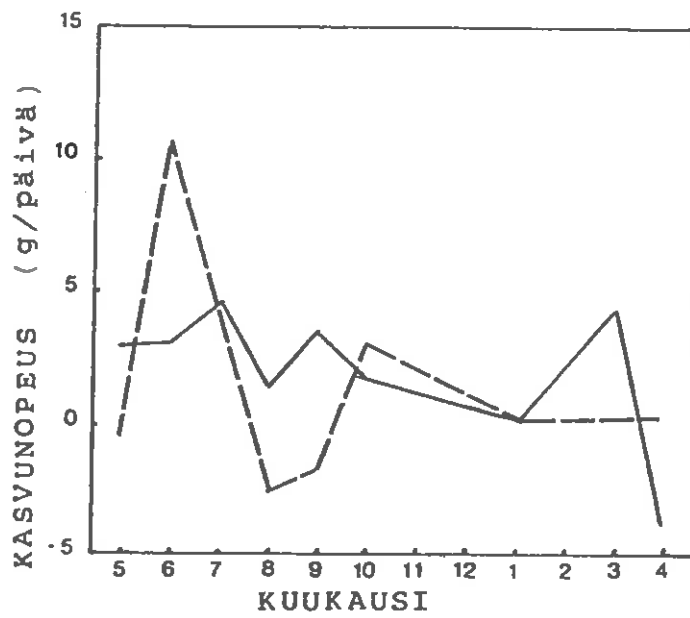
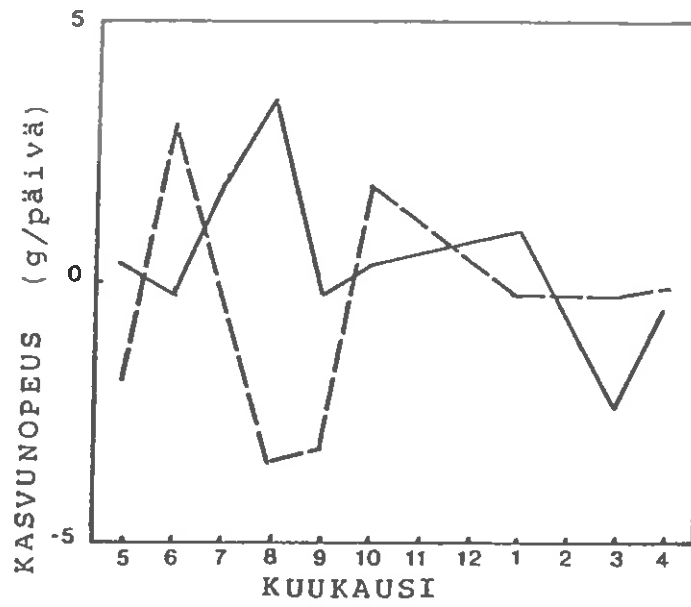
R = hengitys (standard metabolic rate + specific dynamic action, SDA)

Bioenergeettisen mallin avulla on laadittu energiataseita ja arvioitu ravinnon kulutusta esimerkiksi lohikaloille (Stewart ym. 1981), hauelle (Diana 1983, Carline 1987, Kuikka 1987), isobassille (Rice ja Cochran 1984, Carline 1987) ja valkosilmäkuhulle (Lyons ja Magnuson 1987).

Diana (1983) hauen energiatasetta käsittelevässä tutkimuksessaan vertaili myös mallin avulla saatua ravinnonkulutusta empiirisesti määritettyyn (Diana 1979) kulutukseen ja ne osoittautuivat pääpiirteissään yhtäpitäviksi. Selvää vastavuutta oli havaittavissa myös ennustetun ja empiirisesti määritetyn kasvun välillä. Molempien tutkimusten perusteella on havaittavissa yleislinja, että ravinnonkulutus ja kasvu on voimakasta alkukesällä ja vähäistä loppukesällä ja talvella (kuvat 3 ja 4).



Kuva 3. Maha-analyysien avulla lasketun (---) ja mallilla ennustetun (—) ravinnon kulutuksen vertailu hauella. Ylhäällä koiraiden ja alhaalla naaraiden vuotuinen ravinnon kulutus (Diana 1979).



Kuva 4. Kenttätutkimuksin määritetyn (---) ja mallilla ennustetun (—) kasvun vertailu hauella. Ylhäällä koiraiden ja alhaalla naaraiden kasvu (Diana ja Mackay 1979).

Dianan (1983) mukaan hauella energian jakautuminen elintoimintojen ylläpitoon, kasvuun ja lisääntymiseen vaihtelee ikäryhmittäin ja sukupuolittain. Nuoret kalat, jotka eivät vielä ole saavuttaneet sukukypsyyttä (immatuurit), käyttävät hyvin tehokkaasti energiaa kudostensa rakentamiseen, 42% energiasta kuluu kasvuun. 1-vuotiaasta lähtien naaraiden ja koiraiden energiataseet poikkeavat huomattavasti toisistaan, koska lisääntymistoimintoihin kuluvan energian määrä kasvaa. Nuorilla koirilla energiaa kuluu runsaasti ruumiin kasvuun ja määrä vähenee iän mukana (42%:sta 7%:iin kokonaisenergiasta). Lisääntymiseen kuluva energia oli vähäistä ja se pysyy suhteellisen vakiona iän mukana (5%). Ruumiin toimintojen ylläpitoon kuluva energiaosuus kasvoi iän lisääntyessä (58%:sta 89%:iin) ja suurimman osan energiasta koiraat käyttävät siis ylläpitoon. (Diana 1983).

Naarashauet ottavat vuosittain 1.1-1.3 kertaa enemmän energiaa kuin koiraat. Energian sijoittuminen kokonaiskasvuun on niillä pääpiirteissään samanlaista kuin koirilla, mutta kokonaiskasvun osatekijöiden, ruumiin kasvun ja lisääntymisen, keskinäiset osuudet poikkeavat huomattavasti. Keskimäärin naaraat tarvitsevat lisääntymiseen 2.7-4.5 kertaa enemmän energiaa kuin koiraat. Kaikki tämä ylimääräinen energia kuluu ovarioiden kasvuun. Naaraiden ravinnonkäyttötehokkuus (kokonaiskasvu/-otettu energia) on naarailta parempi kuin koirilla (Diana 1983).

Dianan (1983) tulokset ovat hyvin saman suuntaiset kuin muidenkin vastaavien tutkimusten tulokset. Brett ja Groves (1978) arvioivat useita laboratorionkokein laadittuja energiataseita (tavallisesti immatuureilla, nuorilla kaloilla) ja totesivat, että petokalat käyttävät keskimäärin $29 \pm 6\%$ absorboidusta energiasta (ingested energy) kasvuun, $71 \pm 7\%$ elimistön ylläpitoon. Myös Laskerin (1970), Gerkingin (1972), Healeyn (1972) ja Cameronin ym. (1973) tutkimuksissa keskimäärin 75% energiasta kului elimistön ylläpitoon ja 25% kasvuun.

Kesällä hauen ravinnon kulutus oli maksimaalista Dianan (1983) tutkimuksessa ja samaan aikaan esiintyi myös nopeaa kasvua (kuvat 2 ja 3). Alhainen metaboliataso mahdollisti kasvun myös talvella vaikka ravinnon kulutus oli vähäistä. Koiraille tämä kasvu oli pääasiassa koon kasvua, naaraille ovarioiden kasvua. Useat muut tutkimuksetkin ovat osoittaneet, että ovarioiden kasvu tapahtuu kaloilla talvella. Tämän kasvun tekevät mahdolliseksi kesällä voimakkaan ravinnon kulutuksen seurauksena kertyneet energiavarastot (Healey 1972, Mackinnon 1972, Foltz ja Norden 1977). Suomen leveysasteilla somaattinen eli "koon" kasvu päättyy syksyllä lähes kokonaan.

Hauen kasvu Casselmanin (1978) mukaan alle 4 °C on erittäin heikkoa. Kun veden lämpötila nousee yli 10 °C hauen kasvu kiihtyy kunnes saavutetaan optimilämpötila, joka on 19 °C, kun kasvu mitataan painona ja 21 °C, kun kasvu mitataan pituutena. Optimilämpötilan yläpuolella kasvu hidastuu nopeasti ja se päättyy n. 28 °C:ssa. Liikkumisaktiiviteetin maksimi on 19-20 °C eli lähellä optimaalista kasvulämpötilaa. Hauki on huomattavan vähän aktiivinen alle 6 °C lämpötilassa (Casselman 1978).

Dianan (1983) esittämä malli soveltuu myös meidän oloissamme hauen ravinnon kulutuksen määrittämiseen. Kuikka (1987) käyttämällä taulukon 1. arvoja esitti hauen ravinnon kulutusyhtälön muodossa:

$$CC = \frac{G + 1,6 \times W^{(-0,18)} \times e^{(0,16 \times T)}}{0,69} \quad (4-12)$$

jossa

CC = ravinnonkulutus (g/vrk)

W = yksilön paino

T = veden lämpötila ko. vrk:na (°C)

G = yksilön kasvu

Taulukko 1. Ravinnonkäyttöä ennustavassa mallissa käytetyt parametrit. C = ravinnonkulutus (kcal), T = lämpötila (°C) ja B = yksilön paino (g) (Diana 1982, 1983).

Muuttuja	Yhtälö
Hengitys	$R_{met} = 1,6 B^{-0,18} e^{0,16T}$ (cal/g/vrk)
Ulostteet	$0,13 \times C$
Eritteet	$0,08 \times C$
Ravinnon käs. (SDA)	$0,1042 \times C$

5. PETOKALOJEN VAIKUTUKSET SAALISPOPULAATIOIHIN JA MUUHUN VESIEKOSYSTEEMIIN

Kysymys predaattorien vaikutuksesta saalispopulaation runsauteen ja rakenteeseen on läheisessä suhteessa näiden kahden osatekijän lukumääräiseen suhteeseen systeemissä. Monet yritykset ilmaista peto-saalis -suhteet yleisellä muodolla ovat epäonnistuneet, koska on vaikeata ottaa huomioon kaikkia vaikuttavia biottisia ja abiottisia tekijöitä.

Ensimmäisen matemaattisen muodon peto-saalis -suhteelle esittivät Lotka (1925) ja Volterra (1926) toisistaan riippumatta. He olettivat, että saalispopulaation kasvunopeus, dN_1/dT , koostui kahdesta tekijästä. Toinen edustaa saalispopulaation rajoittamatonta lisääntymisnopeutta ilman predaattoreita, (r_1N_1) , jossa r_1 on yksilön lisääntymisnopeus ja N_1 on saalispopulaation yksilömäärä. Toinen tekijä edustaa predaattorien käyttämää saalismäärää (PN_1N_2) , jossa N_2 on predaattorien lukumäärä ja P on predaatiokerroin.

Täten saalispopulaation kasvu voidaan esittää yhtälöllä:

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1N_1 - PN_1N_2 \quad (5-1)$$

Predaattoripopulaation kasvunopeus voidaan esittää yhtälöllä:

$$\frac{dN_2}{dt} = aPN_1N_2 - d_2N_2 \quad (5-2)$$

jossa

PN_1N_2 = saalismäärä, jonka predaattoripopulaati onnistuu pyydystämään

d_2 = kuolevuus

N_2 = predaattorien lukumäärä

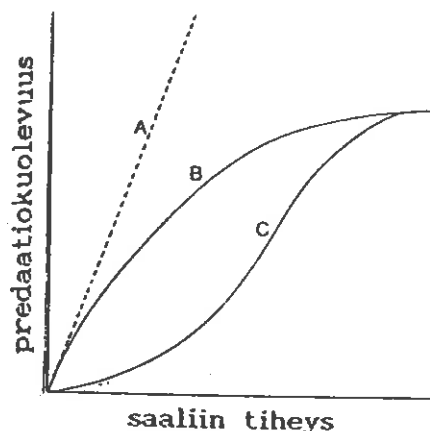
a = tehokkuus, jolla predaattorit muuttavat ravintoa jälkeläisiksi

Malli sisältää useita yksinkertaistuksia. Siinä oletetaan, että saaliiseen ei vaikuta sen omat ravintovarot, pedon ja saaliin välinen suhde on lineaarinen ja petopopulaation kuolevuus on tiheydestä riippumaton.

Lotka-Volterran mallien merkittävin biologinen heikkous on siinä, että pedon ja saaliin välisen suhteen oletetaan olevan lineaarinen; luonnonpopulaatioissa predaationopeus pyrkii tasoittumaan saalispopulaation kasvaessa. Holling (1965) nimitti saalispopulaation koon ja yksittäisen predaattorin tietyssä aikayksikössä syömän saaliseläinten määrän välistä suhdetta toiminnalliseksi vasteeksi (functional response).

Toiminnallinen vaste on olennainen osatekijä kaikissa peto-saalis -malleissa; se on yksi peto-saalis - suhteen tasapainoisuuden määräävistä tekijöistä (Oaten ja Murdoch 1975). Kalapopulaatioiden toiminnallista vastetta ovat tutkineet esim. Kuikka (1987) ja Hildén (1988). Holling (1965) jakoi toiminnalliset vasteet kolmeen muotoon (kuva 5).

Lineaarinen suhde (Hollingin tyyppi 1) edustaa Lotka-Volterran peto-saalis -yhtälöä. Vaikka teoreettisissa töissä tavallisesti oletetaan, että vaste on lineaarinen, niin useimmat mitatut vasteet ovat epälineaarisia (Abrams 1987).



Kuva 5. Predaattorien toiminnallinen vaste lisääntyvään saalistiheyteen; (A) Hollingin tyyppi 1; (B) tyyppi 2; (C) tyyppi 3.

Epälineaarisuus johtuu kahdesta syystä. Ensiksikin, aika, jonka peto käyttää saaliin etsintään, pienenee silloin, kun pyydystysnopeus (the rate of capture) kasvaa, koska saaliin käsittelyyn ja syömiseen kuluu tietty aika. Toiseksi, koska yksittäiset pedot eivät voi käyttää ravintoa tietyn kylläisyyssrajan yläpuolelle ja tässä pisteessä toiminnallinen vaste tasaantuu. Toiminnallisen vasteen neljä peruskomponenttia ovat onnistuneiden etsintöjen esiintymistiheys, saaliin kiinniottoon käytettävissä oleva aika, saaliin käsittelyyn kuluva aika ja predaattorin nälkäisyys. Onnistuneen etsinnän esiintymistiheys puolestaan riippuu pedon liikkumisnopeuden suhteesta saaliin nopeuteen, pedon reaktiokentän koosta (alue, jonka sisällä peto erottaa saaliin) ja pyydystämisen onnistumisesta. Hollingin tyyppi 2 kuvaa selkärangattomien toiminnallista vastetta.

Holling (1965) olettaa, että s-käyrän muotoinen toiminnallinen vaste voi muodostua, jos lajit pystyvät oppimaan, kuinka saalistetaan onnistuneesti ja unohtamaan sen, kun saalista ei enää kohdata. Tämä Hollingin tyyppi 3 kuvaa selkärankaisten toiminnallista vastetta.

Peto-saalis -suhteita kaloilla ovat mallintaneet esimerkiksi Menshutkin (1964, 1971, ref. Popova 1978) ja Ladanov ja Tikhonov. Menshutkinin varhaisempi malli (1964) kuvaa neuvostoliitossa sijaisevan Tiulenye-järven ahvenkannan sisäistä, suhteellisen yksinkertaista peto-saalis -suhdetta. Menshutkinin toinen malli (1971) on tehty Dalnee-järven suhteellisen monimutkaisesta pelagisesta kalayhteisöstä. Ladanov ja Tikhonov (1986) kehittivät mallin Laatokan kalayhteisöstä. Malli kuvaa populaatioiden välisiä trofiasuhteita ja se on tarkoitettu yhteisön populaatioiden vuorovaikutusten kvalitatiiviseen ja kvantitatiiviseen tutkimukseen.

Andersenin ja Ursinin (1977) kehittämä Beverton-Holt -monilajimalli on suuri ATK-simulointimalli, jota käytetään ennustamaan ja kuvaamaan Pohjanmeren ekosysteemin tapahtumia. Mallin täydellinen versio käsittää systeemin koko populaatiodynamiikan kasviplanktonista kaloihin. Mallissa Pohjanmerta pidetään yhtenäisenä kokonaisuutena eikä siinä huomioida esimerkiksi kalakannan vaelluksia tai maantieteellistä erilaistumista. Kasvua, ravinnon kulutusta ja saalispreferenssiä käsitellään yksilön painon funktiona. Luonnollinen kuolevuus koostuu useista tekijöistä, joista mallissa tärkeimpänä pidetään predaatiota (Livingston 1986).

Vesiekosysteemin rakenteessa petokaloilla on tärkeä merkitys niiden vaikuttaessa suoraan saaliskalapopulaatioihin ja epäsuorasti muuttelemalla energiavirtaa ja ravinnekiertoa alemmilla trofiatasoilla (Carpenter ym. 1985, Kitchell ja Crowder 1986, Christie ym. 1987, Jude ym. 1987, Kerfoot 1987, Kitchell ja Carpenter 1987, Lyons ja Magnuson 1987).

McQueen ja Post (1986) arvioivat ylhäältä alaspäin (kuluttajien säätelemien) ja alhaalta ylöspäin suuntautuvien (tuottajien säätelemien) voimien suhteellista vaikutusta makean veden pelagisen systeemin tärkeimpien trofiatasojen biomassaan ja kokorakenteeseen. Tutkimuksen mukaan kaikkien trofiatasojen maksimaalisen biomassan määrää ravintoaineiden saatavuus. Tämä alhaaltapäin tuleva säätely (bottom-up regulation) on voimakkainta ravintoketjun alapäässä (fosfori - kasviplankton) ja se heikkenee aina kertoimella 2 siirryttäessä ylöspäin ravintoketjun seuraavalle tasolle. Kun energia siirtyy ravintoketjussa ylöspäin, alhaaltapäin vaikuttavien voimien vuorovaikutusten ennustettavuus heikkenee. Lähellä ravintoketjun huippua ylhäältäpäin suuntautuvat vuorovaikutukset ovat voimakkaita, mutta ne vastaavasti heikkenevät siirryttäessä ravintoketjua alaspäin. Ylhäältä ja alhaaltapäin suuntautuvan säätelyn

vuorovaikutus vaihtelee järvien trofiatilan (status) mukaan. Eutrofisissa järvissä ylhäältäpäin suuntautuvat vaikutukset ovat voimakkaita (petokalot - eläinplankton) ja ne heikkenevät siirryttäessä planktonsyöjistä eläinplanktoniin. Eläinplanktonin vaikutus kasviplanktoniin on vähäistä. Oligotrofisissa vesissä eläinplanktonin vaikutus kasviplanktoniin on merkityksensä.

Oksanen ym. (1981) osoittivat myös, että kun tuottavuus lisääntyy, petokalojen biomassassa ja diversiteetti kasvavat. Tämä tuottavuuden kasvu vaikuttaa kaikkiin trofiatasoihin ja se heikentää ylhäältä alaspäin tapahtuvaa säätelyä.

Kirjallisuudessa esiintyy yhä useammin käsitys, että petokalot säätelevät voimakkaasti planktonsyöjiä. Bonar (1977) osoitti negatiivisen suhteen petokalojen (Percidae) biomassan ja kokonaiskalansaaliin välillä ($r = -0,574$). Holcik (1977) esitti saman suuntaisen riippuvuuden petokalasaaliin ja niiden saalisaloista muodostuvan saaliin välillä ($r = -0,87$). Nämä tukevat niitä käsityksiä, joiden mukaan obligatorisia planktonsyöjiä säädellään sekä ylhäältä että alhaalta päin. Tutkimusten mukaan vain noin 30% siitä potentiaalisesta energiasta, joka tulee järveen makroravintoaineina, kulkee suoraan planktista tietä planktonsyöjiin. Potentiaalisesta energiasta noin 70 % kiertää pohjaeläinten kautta ainoastaan pohjaeläimiä tai sekä pohjaeläimiä että muuta ravintoa syöviin kaloihin (obligatoriset ja fakultatiiviset pohjaeläinsyöjät) (McQueen ja Post 1986). Planktonsyöjien potentiaalinen maksimibiomassa määräytyy ravintoketjun alkupäästä, mutta todellista biomassaa säätelevät vakaat petokalapopulaatiot, jotka käyttävät ravinnokseen myös pohjaeläimiä ja niitä syöviä kaloja.

Predaation luonteen mukaisesti kaikki predaattorit voivat vähentää yhden tai useamman saalislajin populaatiotiheyksiä, mutta predaation todellisten vaikutusten edellytyksenä on,

että ne ovat näkyvissä myös seuraavassa sukupolvessa. Predaation pitkäaikaisvaikutuksia voivat estää Thorpen (1986) mukaan seuraavat tekijät:

- (1) Predaattorit syövät yksilöitä, joilla ei ole vaikutusta kannan lisääntymiseen (vanhat, sairaat ja vahingoittuneet yksilöt) tai predattori käyttää ravinnokseen ympäristön kantokyvyn ylittävää populaation osaa.
- (2) Predaatiosta johtuva kuolevuus ei pienennä populaation kokoa, vaan muut tiheydestä riippuvat tekijät toimivat säätelijöinä (kompensatorinen kuolevuus).
- (3) Saalispopulaation lisääntymisnopeus peittää kaikki predatiokuolevuuden vaikutukset.

Predattori säätelee yhteisön rakennetta aiheuttamalla heilahtelua pitkäaikaisten tiheyskeskiarvojen ylä- ja alapuolelle. Säättely edellyttää, että predaatio toimii tiheydestä riippuvana tekijänä. Tiheydestä riippumaton predaatio johtaa joko populaation häviämiseen tai populaatio kasvaa kunnes muut tiheydestä riippuvat tekijät toimivat säätelijöinä (esim. Lockwood 1980). Selvästi tasapainottomissa systeemeissä optimaalinen saalistaja saattaa lisätä tasapainoa siirtämällä saalistuksen heikentyvistä populaatioista kasvaviin populaatioihin (Gleeson ja Wilson 1986). Usein tasapainoisissa yhteisöissä predaatio pitää yllä yhteisön rakennetta estämällä kilpailun vaikutuksia.

Predaatio toimii voimakkaassa, mutta vaikeasti määriteltävässä vuorovaikutuksessa kilpailun kanssa. Useissa tutkimuksissa, joissa on käsitelty predaatiota ja kilpailua samassa systeemissä, predaatiota on pidetty tekijänä, joka vähentää lajien välistä (interspecific) kilpailua joko alentamalla luonnonvaroihin kohdistuvia käyttöpaineita tai poistamalla ylivoimaisia kilpailijoita (Paine 1966, Dayton 1971, Connell 1983, Morin 1983).

Predaatio ei pelkästään poista yksilöitä systeemistä, vaan se aiheuttaa myös saalislajeissa käyttäytymismuutoksia, joilla saattaa olla voimakkaita vaikutuksia saalispopulaatioiden rakenteeseen. Saalis saattaa siirtyä suojaisemmille habitaateille (esim, Stein ja Magnuson 1976, Sih 1980, 1982, Schmitt 1982, Cerri ja Fraser 1983, Edwards 1983, Werner ym. 1983, Power 1984, Power ym. 1985, Lima ym. 1985). Saalis saattaa lisätä valppauttaan, vähentää saalistusetäisyyttä (Dill ja Fraser 1985) tai rajoittaa omaa saalistusaikaansa ja ravinnon kulutusta (Maiorana 1976, Stein ja Magnuson 1976, Milinski ja Heller 1978, Murdoch ja Sih 1985). Käyttäytymismuutosten kautta predaatio vaikuttaa voimakkaasti lajien ruokavalioon, habitaattien käyttöön ja edelleen lajien väliseen (interspecific) kilpailuun ja/tai lajin sisäiseen (intraspecific) koko- tai ikäluokkien väliseen kilpailuun.

Selviä numeerisia tuloksia näistä epäsuorista tai "ei-letaa-leista" predaation vaikutuksista lajien välisiin vuorovaikutuksiin on varsin vähän. Eniten on käsitelty predaattorin vaikutusta saaliin habitaatin valintaan. Kaloille on erittäin tyypillistä eri kehitysvaiheissa esiintyvät ruokavalio- ja/tai habitaattimuutokset (ontogenetic shift) (Werner ja Gilliam 1984), jotka usein liittyvät kullekin ikä-/kokoryhmälle tyypilliseen predaatorisikiin ja saalistuksesta saatuun hyötyyn (Mittelbach 1981, Werner ym. 1983, Jones 1984, Power 1984).

Tyypillisesti predaatorisiki pienenee kalan kasvaessa (Ware 1975, Werner 1986) ja pienimmät yksilöt joutuvat ahtautumaan suojaisille habitaateille. Jos näiden habitaattien ravintovarot ovat niukat, pienten kokoluokkien välinen kilpailu voimistuu (Mittelbach 1986). Predaatiolla on myös vastakkainen vaikutus, sillä joillakin lajeilla se vähentää nuorien ja aikuisten välistä kilpailua (Mittelbach 1981, 1983). Pakottamalla pienet kokoluokat suojaisille habitaateille, predaattorit voimistavat

kokoluokkien välistä habitaattijakoa ja vapauttavat avoimien alueiden ympäristövarat suurten kokoluokkien käyttöön. Eräissä populaatioissa tällä on hyvin suuri merkitys populaation tasapainon säilymiselle (esim. Mittelbach 1983).

Useamman lajin samanlainen vaste predaatoriskiiin saattaa aiheuttaa predaatiolle alttiina olevien kokoluokkien kasaantumista samoille suojapaikoille (esim. Werner ym, 1977, Mittelbach 1984). Ravintovarojen rajallisuus heijastuu nopeasti yksilöiden kasvunopeuteen.

Eloonjäämisosuuden ja kasvunopeuden välillä esiintyy monilla kalalajeilla positiivinen korrelaatio (esim. Backiel ja LeCren 1967, Werner 1986) ja tiheydestä riippuvaa kasvua pidetään kaloilla tärkeimpänä ennen rekrytointia esiintyvää kuolevuutta säätelevänä tekijänä (esim. Ricker ja Foester 1948, Cushing 1974, Shepherd ja Cushing 1980). Nopeasti kasvavat kalat ovat vain vähän aikaa alttiina predaatiolle ja niiden eloonjäämistodennäköisyys on suuri. Gilliam (1982, ref. Werner 1986) on osoittanut matemaattisesti, että niissä elinkierron vaiheissa, joissa eloonjäämisosuus joka tapauksessa on alhainen (esim. poikasvaihe), pienikin kasvun taantuma voi huomattavasti vähentää eloonjäämisosuutta.

Jos muuttuneet ympäristöolot lisäävät kasvunopeutta tekijällä c (kasvun hidastuessa $c < 1$), niin uusi eloonjäämistodennäköisyys L' tietyn aikavälin kuluttua voidaan esittää alkuperäisen eloonjäämistodennäköisyyden potenssina (L eloonjääminen alkuperäisellä kasvunopeudella):

$$L' = L(1/c) \quad (5-3)$$

Jos kasvunopeus vähenee puoleen alkuperäisestä, eläin joutuu olemaan kaksinkertaisen ajan tietyssä kokoluokassa ja uusi eloonjäämistodennäköisyys on L^2 L :n asemesta.

Monilla kalalajeilla lajin sisäinen kilpailu ja kannibalismi esittävät samaa roolia yksilajipopulaatioissa kuin predaatio ja lajien välinen kilpailu monilajipopulaatioissa (Larkin 1956). Kannibalismi on todennäköisesti tärkein petokalojen populaatiokoon säätelymekanismi (Popova 1978, Hackney 1979). Hauella on osoitettu laboratoriokokein ja myös luonnonpopulaatioilla (esim. Grimm 1981a,b,1983, Graig ja Kipling 1983, Giles ym. 1986), että pienten (<41 cm, Grimm 1983) ja suurten (41 - 54 cm, Grimm 1983) haukien biomassojen välillä esiintyy negatiivinen korrelaatio. Kyseinen, tiheydestä riippuva suhde on tulosta lajin sisäisestä predaatiosta eli kannibalismista. Keskeisessä asemassa on habitaatin kasvillisuus, jossa pienet ja niitä syövät "keskisuuret" hauet oleskelevat. Mitä enemmän on kasvillisuutta, sitä enemmän on suojapaikkoja. Isot hauet, jotka hakeutuvat avoimille vesille, eivät yleensä syö oman lajinsa poikasia.

Vasta 60-luvulla on alettu tutkia tarkemmin kalapredaation vaikutusta saalisdiversiteettiin, vaikka lajien diversiteetti on yksi tärkeimmistä eloyhteisöön vaikuttavista parametreista. Lajien diversiteetti koostuu kahdesta osatekijästä: lajien lukumäärästä (richness) ja suhteellisten runsauksien tasaisuudesta (evenness).

Siitä huolimatta, että useat kokeelliset tutkimukset ovat osoittaneet, että petokalat voivat vaikuttaa saaliskalakantoihin (esim. Foester ja Ricker 1948, Garman ja Nielsen 1982), niin vain muutamissa tutkimuksissa on selvitetty luontaisten petokalakantojen vaikutuksia luontaisten saaliskalakantojen diversiteettiin. Ehkä tärkeimmän diversiteettiä koskevan tutkimuksen ovat tehneet Clady ja Nielsen (1978) Oneida-järvestä USA:ssa. He havaitsivat, että saalislajidiversiteetin ja alle 1-vuotiaiden kelta-ahventen runsauden välillä oli positiivinen riippuvuus. Valkosilmäkuha, joka on kyseisen

ekosysteemin dominoivin petokala, valitsi saaliikseen nuoria kelta-ahvenia niiden esiintyessä runsaana. Jos predaatiopaine muita lajeja kohtaan voimistui, niin jotkut lajit tulivat niin harvinaisiksi, ettei niitä onnistuttu pyydystämään. Tuloksiin vaikuttavat tekijät ja tulosten tulkinta jäi kuitenkin spekulatiiviseksi, koska tutkimuksessa ei selvitetty tarkoin valkosilmäkuhan ravintohabitaatteja eikä saalislajien keskinäisiä vuorovaikutuksia.

Selvimmät todisteet petokalojen vaikutuksesta saalislajidiversiteettiin on saatu petokalaistutusten yhteydessä (esim. Courtenay ja Stauffer 1984). Kun uusia petokaloja istutetaan, niin luontaisilta saalislajeilta puuttuu suojapaikat uutta kuolevuustekijää vastaan ja tällöin uusien petojen vaikutukset saalispopulaatioon ovat suuret. Tästä esimerkkinä taimenistutukset USA:ssa, jotka ovat saaneet aikaan luontaisten saalislajien diversiteetin paikallista alenemista (Hixon 1986). Vaikka useiden tutkimusten mukaan (esim. Fraser ja Cerri 1982, Savino ja Stein 1982, Werner ym. 1983, Mittelbach 1984) vesikasvillisuus tarjoaa tehokkaan suojan predaattoreita vastaan, niin tähän astisissa tutkimuksissa ei ilmene, minkälainen merkitys erilaisella suojapaikkojen saatavuudella on saalislajidiversiteettiin.

6. YHTEENVETO

Lajien adaptiiviset piirteet ovat "työkaluja", joiden avulla hyödynnetään uusiutuvia luonnonvaroja mahdollisimman tehokkaasti. Petokaloilla hampaat ovat kehittyneet saaliin pyydystämiseen ja käsittelyyn. Niille on kehittynyt myös säkkimäinen mahalaukku. Suoli on lyhyt, paksuseinäinen ja elastinen. Petokalat ovat siten rakenteellisten ja toiminnallisten ominaisuuksiensa puolesta parhaimmillaan pyydystäessään ja käsitellessään nopeasti liikkuvaa saalista.

Vaikka selvää korrelaatiota on havaittavissa toiminnallisen erikoistumisen ja kalan syömän ravinnon välillä, monet lajit ovat kuitenkin paljon joustavampia ravintokäyttäytymiseltään kuin niiden anatomia antaisi olettaa. Useilla lajeilla on myös mahdollisuus siirtyä ravintotyyppistä toiseen. Ravintokohteen suurimman koon määrää viime kädessä leukojen koko ja joskus nielun läpimitta.

Saalistuskäyttäytymiseen vaikuttaa niin kalan fysiologia, morfologia kuin kilpailijoiden ja predaattorien läsnäolo. Tuloksena kehittyvä ravinnon saalistusstrategia on siten kompromissi saadun hyödyn ja saalistuksesta johtuvien kustannusten välillä. Ravinnon valintaan vaikuttavat tekijät on jaettu kolmeen ryhmään: internaaliset eli sisäiset tekijät, eksternaaliset eli ulkoiset tekijät sekä saaliin ominaispiirteet.

Nykyisen motivaatiotutkimuksen mukaan motivaatiotila määräytyy sisäisten ja ulkoisten tekijöiden yhteisvaikutuksena. Mahan täyteisyyden aste, muut fysiologiset parametrit ja aiempien kokemusten hyväksikäyttö ovat sisäisiä tekijöitä ja sopivan kokoisen ja lajisen saaliin läsnäolo on ulkoinen tekijä. Sisäinen tila vaikuttaa ensisijassa tapaan, jolla kala reagoi ulkoiseen ärsykkeeseen.

Petokalan kylläisyydellä ei ole havaittu olevan suoranaista vaikutusta saalistajien valintaan. Nälkäinenkin peto jättää rauhaan selvästi epämieluisen saaliin, mikä taas on osoituksena saalistuskäyttäytymiseen liittyvästä aikaisempien kokemusten hyväksikäytöstä. Oppimisen avulla kala hienosäätää yleistä saalistuskäyttäytymistään ympäristövaatimusten mukaiseksi. Samoin se lisää saalistustehokkuuttaan kehittämällä käyttäytymismuotoja, jotka soveltuvat parhaiten kulloinkin runsaimmalle saaliskohteelle tai oppii välttämään niitä kohteita, joita on vaikea pyyttää.

Veden lämpötilalla ei ole havaittu olevan suoraa vaikutusta petokalojen ravinnon valintaan vaan vaikutukset kohdistuvat syödyn ravinnon määrään. Kalojen ruokavaliassa havaittu vuodenaikainen muuntelu johtuu saalislajikoostumuksen ja saalislajien suhteellisen runsauden eroista sekä erilaisesta saalislajien levittäytymisestä.

Valon intensiteetti vaikuttaa epäsuorasti saalistukseen. Hauki saalistaa pääasiassa aamu- ja iltahämärissä, koska valon intensiteetin voimakkaan muutoksen yhteydessä saalis ei pysty havaitsemaan petoa riittävän hyvin. Veden sameudella ei ole toisaalta todettu olevan vaikutusta saaliin valintaan.

Kasvillisuuden merkitys saaliin valintaan riippuu olennaisesti sekä kasvillisuuden tiheydestä että kalalajista. Hauki on niin sopeutunut kala elämään kasvillisuuden seassa, että kasvillisuudella ei juurikaan ole vaikutusta.

Peto-saalis -vuorovaikutuksen tulos riippuu molempien osapuolten käyttäytymisestä. Ruumiin ja evien muoto voivat parantaa petokalan hyökkäyksen kohteeksi joutuneen saaliskalan pakenemismahdollisuuksia. Hauella on havaittu, että saaliin pinnan heijastuvuus ja väritys eivät ole tärkeitä ravinnon valinnassa. Sen sijaan saaliin käyttäytyminen ja liikkumistapa ovat olennaisia tekijöitä.

Nykyisen käsityksen mukaan petokalat eivät valitse saalistaan pelkän koon perusteella, vaan ne saalistavat eläimiä, jotka täyttävät niiden vaatimukset mahdollisimman täydellisesti. Nämä vaatimukset määräytyvät pedon suun ja mahan koon lisäksi saaliskohteen energiasisällön sekä sen pyydystämiseen, käsittelyyn ja sulattamiseen kuluvan energian mukaan, eli kala pyrkii maksimoimaan nettoenergian saantinsa. Tämä periaate on kiteytetty optimaalisen saalistuksen perusmallissa ja sen variaatioissa.

Kalojen ravinnon kulutusta voidaan lähestyä kahdella eri tavalla. Ensiksikin voidaan käyttää mahan sisällön biomassaa tai tilavuutta ja mahan tyhjenemisnopeutta tai ravintokoh- teiden sulamisastetta vuorokausittain käytetyn ravinnon määrän arviointiin. Ravinnon kulutusta voidaan selvittää myös kalan kasvunopeuteen, kokoon ja ympäröivään lämpötilaan perustuvilla ns. bioenergeettisillä malleilla. tutkimuksen mukaan molemmilla menetelmillä saadut ravinnon kulutusarviot ovat vertailukel- poisia keskenään.

Hauella eri ikäisten yksilöiden energiataseet poikkeavat huomattavasti toisistaan. Myös eri sukupuolten välillä on huomattavia eroja energiataseissa.

Vesiekosysteemin rakenteessa petokaloilla on tärkeä merkitys niiden vaikuttaessa suoraan saalispopulaatioihin ja epäsuorasti muuttelemalla energiavirtaa ja ravinnekiertoa alemmilla trofia- tasoilla.

Makean veden pelagisessa systeemissä ravintoaineiden saatavuus määrää kaikkien trofiatasojen maksimaalisen biomassan. Tämä alhaaltapäin tuleva säätely on voimakkainta ravintoketjun alaosassa ja heikkenee siirryttäessä ravintoketjua ylöspäin. Lähellä ravintoketjun yläpäättä ylhäältä suuntautuvat vuoro- vaikutukset ovat voimakkaita, mutta heikkenevät alaspäin siirryttäessä. Toisaalta ylhäältä ja alhaaltapäin suuntautuva vuorovaikutus vaihtelee järven trofiatilan mukaan.

Predaatio säätelee yhteisön rakennetta aiheuttamalla heilahtelua pitkäaikaisten keskiarvojen ylä- ja alapuolelle. Säätely edellyttää, että predatio toimii tiheydestä riippu- vaisena tekijänä.

Predaation ja kilpailun vuorovaikutus on hyvin vaikeasti määriteltävissä. Useissa tutkimuksissa, joissa predaatiota ja kilpailua on tarkasteltu samassa systeemissä, predaatiota pidetään tekijänä, joka vähentää lajien välistä kilpailua joko alentamalla luonnonvaroihin kohdistuvia käyttöpaineita tai poistamalla ylivoimaisia kilpailijoita.

Predaatio aiheuttaa myös saalislajien käyttäytymismuutoksia, joilla saattaa olla huomattavia vaikutuksia saalispopulaatioiden rakenteeseen. Käytösmuutosten kautta predaatio vaikuttaa voimakkaasti lajien ruokavalioon, habitaattien käyttöön ja edelleen lajien väliseen ja sisäiseen kilpailuun.

On vähän tutkimuksia, joissa on selvitetty luontaisten petokalakantojen vaikutusta luontaisten saaliskalakantojen diversiteettiin. Tehdyt tutkimukset ovat epätäydellisiä ravintohabitaattien ja saalislajien keskinäisen vuorovaikutuksen suhteen. Mitä todennäköisimmin suojapaikkojen esiintymisellä ja saalislajien diversiteetillä on läheinen yhteys, mutta sitä ei ole vielä tutkimuksin pystytty todistamaan.

7. KIRJALLISUUS

- Abrams, P. 1987. Indirect interactions between species that share a predator: varieties of indirect effects. In: Predation. Ed. W. C. Kerfoot & A. Sih. Hanover and London, University Press of New England. p. 39-54.
- Adams, S. M., McLean, R. B. & Huffman, M. M. 1982. Structuring of a predator population through temperature mediated effects on perch availability. Can. J. Fish. Aquat. Sci 39, p. 1175-1184.
- Allen, K. R. 1951. The Horokiwi stream: a study of a trout population. Fish. Bull. N.Z. 10, p. 1-238.
- Andersen, K. P. & Ursin, E. 1977. A multi-species extension to the Beverton and Holt theory of fishing with accounts of phosphorous circulation and primary production. Medd. Dan. Fisk. Havunders. N.S. 7, p. 319-435.
- Backiel, T. 1971. Production and food consumption of predatory fish in the Vistula River. J. Fish. Biol. 3, p. 369-405.
- Backiel, T. & LeCren, E. D. 1978. Some density relationships for fish population parameters. In: Ecology of freshwater fish production. Ed. S. D. Gerding. Oxford, Blackwell Scientific Publications. p. 279-302.
- Baerens, G. P. 1957. The ethological analysis of fish behavior. In: The physiology of fishes. Ed. M. E. Brown. New York, Academic Press. p. 229-269.
- Bajkov, A. 1935. How to estimate the daily food consumption of fish under natural conditions. Trans. Am. Fish. Soc. 65, p. 288-289.

- Beyerle, G. B. & Williams, J. E. 1968. Some observations of food selectivity by northern pike in aquaria. *Trans. Am. Fish. Soc.* 97, p. 28-31.
- Biro, P. 1969. The spring and summer nutrition of the 300 - 500 g pike-perch (*Lucioperca lucioperca* L.) in Lake Balaton 1968. II The calculation of the consumption daily and monthly rations. *Annal. Inst. Biol. Tihany* 36, p. 151-162.
- Bonar, A. 1977. Relations between exploitation, yield, and community structure in polish pikeperch (*Stizostedion lucioperca*) lakes. *J. Fish. Res. Bd. Can.* 34, p. 1576-1580.
- Brett, J. R. 1970. Fish - the energy cost of living. In: *Marine aquaculture*. Ed. W. J. McNeil. Oregon, U.S.A., Oregon State University Press. p. 37-52.
- Brett, J.R. & Groves. T.D.D. 1978. Physiological energetics. In: *Fish physiology*, vol 8, Ed. W. S. Hoar, D. J. Randall, & J. R. Brett. New York, Academic Press. p. 279-352.
- Cameron, J. M., Kostoris, J. & Penhale, P. A. 1973. Preliminary energy budget of the ninespine stickleback (*Pungitius pungitius*) in an arctic lake. *J. Fish. Res. Bd. Can.* 30, p. 1179-1189.
- Carline, R. F. 1987. Simplified method based on bioenergetics modeling to estimate food consumption by largemouth bass and northern pike. *Trans. Am. Fish. Soc.* 116, p. 224-231.
- Carpenter, S. R., Kitchell, J. R. & Hodgson, J. R. 1985. Cascading trophic interaction and lake ecosystem productivity. *Bioscience* 35, p. 635-639.

- Casselman, J. M. 1978. Effects of environmental factors on growth, survival, activity and exploitation of northern pike. *Am. Fish. Soc. Spec. Publ.* 11, p. 114-128.
- Cerri, R. D. & Fraser, D. F. 1983. Predation and risk in foraging minnows: balancing conflicting demands. *Am. Nat.* 121, p. 552-561.
- Christiansen, D. G. 1976. Feeding and behaviour of northern pike (*Esox lucius* L.). MSc. thesis. Dept. Zool. Alberta, Edmonton. (Ref. Clarke 1986)
- Christie, W. J., Scott, K. A., Sly, P. G. & Strus, R. H. 1987. Recent changes in the aquatic food web of eastern Lake Ontario. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 44 (Suppl.2), p. 37-52.
- Clady, M. D. & Nielsen, L. A. 1978. Diversity of a community of small fishes as related to abundance of the dominant percoid fishes. In: Selected coolwater fishes of North America. Ed. R. L. Kendall. *Amer. Fish. Soc. Spec. Publ.* 11, p. 109-113.
- Clarke, J. 1986. The interaction of factors influencing the predatory behaviour of the pike, *Esox lucius* L. Ph. D. Thesis. Univ. of Leicester. 207 p.
- Coble, D. W. 1973. Influence of appearance of prey and satiation of predator on food selection by northern pike (*Esox lucius*). *J. Fish. Res. Bd. Can.* 30, p. 317-320.
- Cody, M. L. 1974. Optimization in ecology. *Science* 183, p. 1156-1164.
- Connell, J. H. 1983. On the prevalence and relative importance of interspecific competition: evidence from field experiments. *Am. Nat.* 122, p. 661-696.

- Cooper, E. W. & Crowder, L. B. 1979. Patterns of predation in simple and complex environments. In: Predator - prey systems in fisheries management. Ed. H. Clepper. Washington, D.C., Sport Fishing Institute. p. 257-267.
- Courtenay, W. R. & Stauffer, J. R. 1984: Distribution, biology, and management of exotic fishes. Baltimore, John Hopkins University Press. 430 p.
- Cushing, D. H. 1974. The dependence of recruitment on parent stock in different groups of fishes. J. Cons. Perm. Int. Explor. Mer. 33, p. 340-362.
- Darnell, R. M. & Meierotto, R. R. 1962. Determination of feeding chronology in fishes. Trans. Am. Fish. Soc. 91, p. 313-320.
- Das, S. M. & Moitra, S. K. 1956(a). Studies on the food of some common fishes of Uttar Pradesh, India. Part 2. Proc. Acad. Sci. India 26, p. 213-223.
- Das, S. M. & Moitra, S. K. 1956(b). Studies on the food of some common fishes of the Uttar Pradesh, India. Part 3. Proc. Acad. Sci. India 26, p. 224-233.
- Dayton, P. K. 1971. Competition, disturbance, and community organization: the provision and subsequent utilization of space in a rocky intertidal community. Ecol. Monog. 41, p. 351-389.
- Diamond, J. M. 1984. Optimal foraging theory tested. Nature 311, p. 603-604.
- Diana, J. S. 1979. The feeding pattern and daily ration of a top carnivore, the northern pike (*Esox lucius*). Can. J. Zool. 57, p. 2121-2127.

- Diana, J. S. 1982. An experimental analysis of the metabolic rate and food utilization of northern pike. *Comp. Biochem. Physiol.* 71A, p. 395-399.
- Diana, J. S. 1983. Growth, maturation and production of northern pike in three Michigan lakes. *Trans. Am. Fish. Soc.* 112, p. 38-46.
- Diana, J. S. & Mackay, W. C. 1979. Timing and magnitude of energy deposition and loss in the body, liver and gonads of northern pike (*Esox lucius*). *J. Fish. Res. Bd. Can.* 36, p. 481-487.
- Dill, L. M. 1983. Adaptive flexibility in the foraging behaviour of fishes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci* 44, p. 398-408.
- 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, p. 65-72.
- Edwards, J. 1983. Diet shift in moose due to predator avoidance. *Oecologia* 60, p. 185-189.
- Elliot, J. M. 1979. Energetics of freshwater teleost. *Symp. Zool. Soc. London* 44, p. 29-61.
- Elliot, J. M. & Persson, L. 1978. The estimation of daily rates of food consumption for fish. *J. Anim. Ecol.* 47, p. 977-991.
- Eggers, D. M. 1977. Factors in interpreting data obtained by diet sampling of fish stomachs. *J. Fish. Res. Bd. Can.* 34, p. 290-294.
- Folz, J. W. & Norden, C. R. 1977. Seasonal changes in food consumption and energy content of smelt (*Osmerus mordax*) in Lake Michigan. *Trans. Am. Fish. Soc.* 106, p. 230-234.

- Fortunatova, K. R. 1951. Methods of studying feeding of predaceous fishes. *J. Zool. Zh.* 30, p. 562-571.
- Fortunatova, K. R. & Popova, O. A. 1973. Feeding and food relationships of predaceous fish in Volga delta. Moscow, Nauka Press. (Ref. Popova, 1978)
- Fraser, D. F. & Cerri R. D. 1982. Experimental evaluation of predator-prey relationships in a patchy environment: consequences for habitat use patterns in minnows. *Ecology* 63, p. 307-313.
- Garman, G. C. & Nielsen, L. A. 1982. Piscivory by stocked brown trout (*Salmo trutta*) and its impact on the nongame fish community of Bottom Creek, Virginia. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 39, p. 862-869.
- Gerking, S. D. 1972. Revised food consumption estimate of a bluegill sunfish population in Wyland Lake, Indiana, USA. *J. Fish. Biol.* 4, p. 301-308.
- Gibson, R. M. 1980. Optimal prey size selection by three-spined sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*): a test of the apparent-size hypothesis. *Z. Tierpsychol.* 52, p. 291-307.
- Giles, N., Wright, R. M. & Nord, M. E. 1986. Cannibalism in pike fry (*Esox lucius* L.): some experiments with fry densities. *J. Fish. Biol.* 29, p. 107-113.
- Gilliam, J. F. 1982. Habitat use and competitive Bottlenecks in size-structures fish populations. Ph.D. Dissertation, Michigan State University, East Lansing. 107 p. (Ref. Werner 1986)
- Gleeson, S. K. & Wilson, D. S. 1986. Equilibrium diet: optimal foraging and prey coexistence. *Oikos* 46, p. 139-144.

- Graig, C. F. & Kipling, C. 1983. Reproduction effort versus the environment case histories of Windermere perch (*Perca fluviatilis*) and pike (*Esox lucius*). *J. Fish. Biol.* 22, p. 713-727.
- Grimm, M. P. 1981(a). The composition of northern pike (*Esox lucius* L.) population in four shallow water in the Neatherlands, with special reference to factors influencing 0+ pike biomass. *Fish. Mgmt.* 12, p. 61-76.
- Grimm, M. P. 1981(b). Intraspecific predation as a principal factor controlling the biomass of northern pike (*Esox lucius* L.). *Fish. Mgmt.* 12, p. 77-79.
- Grimm, M. P. 1983. Regulation of biomass of small (41 cm) northern pike (*Esox lucius*), with special reference to the contribution of individuals stocked as fingerlings (4-6 cm). *Fish. Mgmt.* 14, p. 115-134.
- Hackney, P. A. 1979. Influence of piscivorous fish in fish community structure of ponds. in: *Predator - prey systems in fisheries management*. Ed. H. Clepper. Washington, D.C., Sport Fishing Institute. p. 111-121.
- Hart, P. J. B. 1986. Foraging in teleost fish. In: *The behaviour of teleost fishes*. Ed. T. J. Pitcher. London, Croom Helm. p. 211-235.
- Hart, P. J. B. & Connellan, B. 1984. Cost on prey capture, growth rate and ration size in pike, *Esox lucius* L., as functions of prey weight. *J. Fish. Biol.* 25, p. 279-291.
- 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, p. 220-226.

- Healey, M. C. 1972. Bioenergetics of a sand coby (*Cobius minutus*) population. *J. Fish. Res. Bd. Can.* 29, p. 187-194.
- Hellström, N. 1978. Hauen kasvusta ja ravinnosta Tvärminnessä. Pro gradu -tutkielma. Helsingin yliopisto, Eläintieteen laitos, Helsinki. 67 s.
- Hildén, M. 1988. Significance of the functional response of predators to changes in prey abundance in multispecies virtual population analysis. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 45, p. 89-96.
- Hixon, M. A. 1986. Fish predation and local prey diversity. In: Contemporary studies of fish feeding: The proceedings of gutshop '84. Ed. C. A. Simenstad & G. M. Cailliet. Dordrecht, Dr. W. Junk Publishers, No 7. p. 235-257.
- Hobson, E. S. 1979. Interactions between piscivorous fishes and their prey. In: Predator-prey systems in fisheries management. Ed. H. Clepper. Washington, D.C., Sport Fishing Institute. p. 231-242.
- Holcik, J. 1977. Changes in fish community of Klicava reservoir with particular reference to Eurasian perch (*Perca fluviatilis*), 1957-72. *J. Fish. Res. Bd. Can.* 34, p. 1734-1747.
- Holling, S. 1965. The functional response of predators to prey density and its role in mimicry and population regulation. *Mem. Entomol. Soc. Can.* 4, p. 1-60.
- Hoogland, R. D., Morris, D. & Tinbergen, N. 1957. The spines of sticklebacks (*Gastoreus* and *Pygosteus*) as a means of defence against predators (*Perca* and *Esox*). *Behaviour* 10, p. 205-237.

- Hughes, R. N. 1980. Optimal foraging theory in the marine contet. *Oceanography and Marine Biology, Annual Review* 18, p. 423-281.
- Hyatt, K. D. 1979. Feeding strategy. In: *Fish physiology, Vol.8. Bioenergetics and growth*. Ed. W. S. Hoar, D. J. Randall & J. R. Brett. New York, London, Academic Press.
- Ivanova, M. N. & Lopatko, A. N. 1979. Determining diet in predatory fishes. *J. Ichthyol.* 19, p. 157-160.
- Ivlev, V. S. 1961. *Experimental Ecology of the Feeding on Fishes*. (Transl. D. Scott). New Haven, Yale University Press, 252 p.
- Jobling, M. 1981. Mathematical models of gastric emptying and the estimation of daily rates of food consumption for fish. *J. Fish. Biol.* 19, p. 245-257.
- Jobling, M. 1986. Mythical models of gastric emptying and implications for food consumption studies. *Env. Biol. Fish.* 16, p. 35-60.
- Jobling, M. 1987. Influences of food particle size and dietary energy content on pattern of gastric evacuation in fish: test of a physiological model of gastric emptying. *J. Fish. Biol.* 30, p. 299-314.
- Jones, G. P. 1984. The influence of habitat and behavioral interactions on the local distribution of the wrasses, *Pseudolabrus celidotus*. *Env. Biol. Fish.* 10, p. 43-58.
- Johnson, L. 1966. Experimental determination of food consumption of pike, *Esox lucius*, for growth and maintenance. *J. Fish. Res. Bd. Can.* 23, p. 1945-1505.

- Jude, D. J., Tesar, F. J., Deboe, S. F., & Miller T. J. 1987. Diet and selection of major prey species by Lake Michigan salmonines, 1973-1982. *Trans. Am. Fish. Soc.* 116, p. 677-691.
- Kapoor, B. G., Smit, H. & Verighina, I. A. 1975. The alimentary canal and digestion in teleost. *Adv. Mar. Biol.* 13, p. 109-239.
- Keast, A. 1970. Food specializations and bioenergetic interrelations in fish fauna of some small Ontario waterways. In: *Marine food chains*. Ed. J. H. Steele. Edingburg, Oliver and Boyd. p. 377-411.
- Keast, A. 1977. Mechanisms expanding niche width and minimizing intraspecific competition in the rock bass and bluegill sunfish (Centrarchidae), two centrarchid fishes. *Evolutionary Biology* 10, p. 333-395.
- Keast, A. 1978. Trophic and spatial interrelationships in the fishspecies of an Ontario temperate lake. *Env. Biol. Fish.* 3, p. 7-31.
- Keast, A. 1979. Patterns of predation in generalist feeders. In: *Predator-prey systems in fisheries management*. Ed. H. Clepper. Washington, D.C., Sport Fishing Institute. p. 243-256.
- Keast, A. & Webb, D. 1966. Mouth and body form relative to feeding ecology in the fish fauna of a small lake, Lake Opinicon, Ontario. *J. Fish. Res. Bd. Can.* 23, p. 1845-1874.
- Kerfoot, W. C. 1987. Cascading effects and indirect pathways. In: *Predation*. Ed. W. C. Kerfoot & A. Sih. Hannover and London, University Press of New England. p. 57-70.

- Kitchell, J. F. & Carpenter, S. R. 1987. Piscivores, planktivores, fossils, and phorbins. In: Predation. Ed. W. C. Kerfoot & A. Sih. Hannover and London, University Press of New England. p. 112-146.
- Kitchell, J. F. & Crowder, L. B. 1986. Predator-prey interactions in Lake Michigan: model predictions and recent dynamics. *Env. Biol. Fish.* 16, p. 205-211.
- Kitchell, J. F., Steward, D. J. & Weininger D. 1977. Applications of a bioenergetics model to yellow perch (*Perca flavescens*) and walleye (*Stizostedion vitreum vitreum*). *J. Fish. Res. Bd. Can.* 34, p. 1922-1935.
- Krebs, J. R. & McCleery, R. H. 1983. Optimization in behavioural ecology. In: Behavioural ecology : an evolutionary approach. Ed. J. R. Krebs & N. B. Davies. Oxford, Blackwell Scientific Publications. p. 91-121.
- Kuikka, S. 1987. Hauen kalastuksen suunnittelu. Kalatalouden tutkielma, Helsingin yliopisto, Limnologian laitos, Helsinki. 71s.
- Kupchinskaya, E. S. 1985. Pike, *Esox lucius*, of Ust-llimskoe reservoir. *J. Ichthyol.* 25, p. 133-141.
- Ladanov, Yu. V. & Tikhonov, S. V. 1987. A model for lake communities of fishes. *J. Ichthyol.* 26, p. 1-8.
- Larkin, P. A. 1956. Interspecific competition and population control in freshwater fish. *J. Fish. Res. Bd. Can.* 13, p. 1626-1632.
- Lasker, B. 1970. Utilization of zooplankton energy by a Pacific sardine population in the California current. In: Marine food chains. Ed. J. H. Steele. Berkeley, University of California Press. p. 265-284.

- Livingston, P. A. 1986. Incorporating fish food habits data into fish population assessment models. In: Contemporary studies on fish feeding: The proceedings of gutshop '84. Ed. C. A. Simenstad & G. M. Cailliet. Dordrecht, Dr. W. Junk Publishers, No 7. p. 225-234.
- Lima, S. L., Valone, T. J. & Caraco, T. 1985. Foraging efficiency-predation risk tradeoff in the grey squirrel. Anim. Behav. 33, p. 155-156.
- Lockwood, S. J. 1980. Density dependent mortality in 0- group (*Pleuronectes platessa* L.) populations. J. Cons. int. Explor. Mer. 39, p. 148-153.
- Lotka, A. J. 1925. Elements of physical biology. Baltimore, Williams and Wilkins. (Reprinted 1956, New York, Dover Publ., as Elements of mathematical biology).
- Lyons, J. & Magnuson, J. J. 1987. Effects of walleye predation on the population dynamics of small littoral-zone fishes in a Northern Wisconsin Lake. Trans. Am. Fish. Soc. 116, p. 29-39.
- MacKinnon, J. C. 1972. Summer storage of energy budget and its use for winter metabolism and gonad maturation in American plaice (*Hippoglossoides platessoides*). J. Fish. Res. Bd. Can. 29, p. 1749-1759.
- Magnuson, J. J. 1969. Digestion and food consumption by skipjack tuna (*Katsuwonus pelamis*). Trans. Am. Fish. Soc. 98, p. 379-392.
- Maiorana, V. C. 1976. Predation, submergent behavior, and tropical diversity. Evol. Theor. 1, p. 157-177.

- Mann, R. H. K. 1982. The annual food consumption and prey preferences of pike (*Esox lucius*) in the River Frome, Dorset. *J. Anim. Ecol.* 51, p. 81-95.
- Marcotte, B. M. & Browman, H. I. 1986. Foraging behaviour in fishes: perspectives on variance. *Env. Biol. Fish.* 16, p. 25-33.
- Mauck, W. L. & Coble P. W. 1971. Vulnerability of some fishes to northern pike (*Esox lucius*) predation. *J. Fish. Res. Bd. Can.* 28, p. 957-969.
- McQueen, D. J., Post, J. R. & Mills, E. L. 1986. Trophic relationships in freshwater pelagic ecosystems. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 43, p. 1571- 1581.
- Meesters, A. 1940. Über die Organisation des Gesichtsfeldes der Fische. *Z. Tierpsychol.* 4, p. 84-149.
- Menshutkin, V. V. 1964. A study of fish populatuon dynamic on the basis of a fish population conceived as a cybernetic system. *Vopr. Ikhtiolog.* 4, p. 23-33. (Ref. Popova 1978)
- Menshutkin, V. V. 1971. Mathematical modelling of predation and aquatic faunal communities. Leningrad, Nauka Publ. (Ref. Popova 1978)
- Milinski, M. & Heller, R. 1978. Influence of a predator on the optimal foraging behaviour of sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus* L.). *Nature*, 275, p. 642-644.
- Mills, E. L. & Forney, J. L. 1981. Energetics, food consumption, and growth of young yellow perch in Oneida Lake, New York. *Trans. Am. Fish. Soc.* 110, p. 479-488.
- Mittelbach, G. G. 1981. Foraging efficiency and body size: a study of optimal diet and habitat use by bluegill. *Ecology* 62, p. 1370-1386.

- Mittelbach, G. G. 1983. Optimal foraging and growth in bluegills. *Oecologia* 59, p. 157-162.
- Mittelbach, G. G. 1984. Predation and resource partitioning in two sunfishes (Centrarchidae). *Ecology* 65, p. 499-513.
- Mittelbach, G. G. 1986. Predator-mediated habitat use: some consequences for species interactions. *Env. Biol. Fish.* 16, p. 159-169.
- Moody, R. C., Helland J. M. & Stein, R. A. 1983. Escape tactics used by bluegill and fathead minnows to avoid predation by tiger muskellunge. *Env. Biol. Fish.* 8, p. 61-65.
- Morin, P. J. 1983. Predation, competition, and the composition of larval anuran guilds. *Ecol. Monog.* 53, p. 119-138.
- Mullen, A. J. 1986. The effect of the choice of evacuation model on the estimation of feeding rate. *Env. Biol. Fish.* 16, p. 213-217.
- Murdoch, W. W. & Sih, A. 1978. Age-dependent interference in a predatory insect. *J. Anim. Ecol.* 47, p. 581-592.
- Nielsen, L. A. 1980. Effect of walleye (*Stizostedion vitreum vitreum*) predation on juvenile mortality and recruitment of yellow perch (*Perca flavescens*) in Oneida Lake, New York. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 37, p. 11-19.
- Nikolskii, G. V. 1963. *The ecology of fishes.* London and New York, Academic Press. 352 p.
- Nikolskii, G. V. 1969. *Theory of fish population dynamics as the biological background for rational exploitation and management of fishery resources.* Edingburgh, Oliver and Boyd Publ. 323 p.

- Noble, R. L. 1972. A method of direct estimation of total food consumption with application to young yellow perch. *Prog. Fish. Cult.* 34, p. 191-204.
- Nursell, J. R. 1973. Some behavioural interactions of spottail shiners (*Notropis hudsonius*), yellow perch (*Perca flavescens*) and northern pike (*Esox lucius*). *J. Fish. Bd. Can.* 30, p. 1161-1178.
- Nyberg, D. W. 1971. Prey capture in the largemouth bass. *Am. Midl. Nat.* 86, p. 128-144.
- Oaten, A. & Murdoch, W. W. 1975. Functional response and stability in predator-prey systems. *Am. Nat.* 109, p. 289-298.
- Ohlson, R. J. & Mullen, J. 1986. Recent developments for making gastric evacuation and daily ration determinations. *Env. Biol. Fish.* 16, p. 183-191.
- Oksanen, L., Fretwell, S. D., Arruda, J. A. & Niemelä, P. 1981. Exploitation ecosystems in gradients of primary productivity. *Am. Nat.* 118, p. 240-261.
- Omarov, O. P. & Popova O. A. 1985. Feeding behaviour of pike, *Esox lucius*, and catfish, *Silurus glanis*, in the Arakum reservoirs of Dagesten. *J. Ichthyol.* 25, p. 25-36.
- Paine, R. T. 1966. Food web complexity and species diversity. *Am. Nat.* 100, p. 65-75.
- Pitcher, T. J. & Hart, P. J. B. 1982. *Fisheries ecology*. London, Croom Helm. 414 p.

- Popova, O. A. 1978. The role of predaceous fish in ecosystems. In: Ecology of freshwater fish production. Ed. S. D. Gerking. Oxford, Blackwell Scientific Publications. p. 215-249.
- Popova, O. A. & Sytina, L. A. 1977. Food and feeding relations of Eurasian perch (*Perca fluviatilis*) and pikeperch (*Stizostedion lucioperca*) in various waters in the USSR. *J. Fish. Res. Bd. Can.* 34, p. 1559-1570.
- Potts, G. 1981. Behavioural interactions between the Carangidae (pisces) and their prey on the fore-reef slope of Aldabra with notes on other predators. *J. Zool. London* 195, p. 385-404.
- Power, M. E. 1984. Depth distribution of armored catfish: predator-induced resource avoidance? *Ecology* 65, p. 523-529.
- Power, M. E., Matthews, W. J. & Stewart, A. J. 1985. Grazing minnows, piscivorous bass and stream algae: dynamic of a strong interaction. *Ecology* 66, p. 1448-1456.
- Pyke, G. H., Pulliam H. R. & Charnow, E. L. 1977. Optimal foraging: a selective review of theory and tests. *Q. Rev. Biol.* 52, p. 137-154.
- Ribble, D. O. & Smith, M. H. 1983. Relative intestine length and feeding ecology of freshwater fishes. *Growth* 47, p. 292-300.
- Rice, J. A., Breck, J. E., Bartell, S. M. & Kitchell J. F. 1983. Evaluation the constraints of temperature activity and consumption on growth of largemouth bass. *Env. Biol. Fish.* 9, p. 263-275.

- Rice, J. A. & Cochran, P. A. 1984. Independent evaluation of a bioenergetic model for largemouth bass. *Ecology* 65, p. 732-739.
- Ricker, W. E. & Foerster, R. E. 1948. Computation of fish production: a symposium on fish populations. *Bull. Bingham Oceanogr. Collect. Yale Univ.* 11, p. 173-211.
- Ringler, N. H. 1979. Prey selection by benthic feeders. In: *Predator-prey systems in fisheries management*. Ed. H. Clepper. Washington, D.C., Sport Fishing Institute. p. 219-229.
- Savino, J. & Stein, R. 1982. Predator-prey interactions between large-mouth bass and bluegills as influenced by simulated, submersed vegetation. *Trans. Am. Fish. Soc.* p. 255-266.
- Schmitt, R. J. 1982. Consequences of dissimilar defenses against predation in a subtidal marine community. *Ecology* 63, p. 1588-1601.
- Schoener, T. W. 1979. Generality of the size-distance relation in models of optimal foraging. *Am. Nat.* 114, p. 902-914.
- Shepherd, J. G. & Cushing, D. H. 1980. A mechanism for density-dependent survival of larval fish as basis of a stock-recruitment relationship. *J. Cons. Int. Explor. Mer.* 39, p. 160-167.
- Sih, A. 1980. Optimal behavior: can foragers balance two conflicting demands? *Science* 210, p. 1041-1043.
- Sih, A. 1982. Optimal patch use: variation in selective pressure for efficient foraging. *Am. Nat.* 120, p. 666-685.

- Solman, V. E. F. 1945. The ecological relations of pike, *Esox lucius* L., and waterfowl. *Ecology* 26, p. 157-170.
- Stein, R. A. & Magnuson, J. J. 1977. Behavioral response of greyfish to a fish predator. *Ecology* 58, p. 571-581.
- Stephens, D. W. & Krebs, J. R. 1986. *Foraging Theory*. Princeton, New Jersey, Princeton University Press. 237 p.
- Stephens, D. W., Lynch, J. F., Sorenszen, A. E. & Gordon, C. 1986. Preference and profitability; Theory and experiment. *Am. Nat.* 127, p. 533-553.
- Steward, D. J., Kitchell, J. F. & Crowder, L. B. 1981. Forage fishes and their salmonid predators in Lake Michigan. *Trans. Am. Fish. Soc.* 110, p. 751- 763.
- Swenson, W. A. & Smith, L. L. Jr. 1973. Gastric digestion, food consumption, feeding periodicity, and food conversion efficiency in walleye (*Stizostedion vitreum vitreum*). *J. Fish. Bd. Can.* 30, p. 1327-1336.
- Thorp, J. H. 1986. Two distinct roles for predators in freshwater assemblages. *Oikos* 47, p. 75-82.
- Thorpe, J. E. 1977. Daily ration of adult perch, *Perca fluviatilis* L., during summer in Loch Leven, Scotland. *J. Fish. Biol.* 11, p. 55-68.
- Vinyard, G. L. 1980. Variable kinematics of sacramento perch (*Archoplites interuptus*) capturing evasive and nonevasive prey. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 339, p. 208-211.
- Volterra, V. 1926. Variation and fluctuation of the number of individuals in animal species living together. *J. Conseil.* 3, p. 3-51.

- Wankowski, J. W. J. & Thorpe J. E. 1979. The role of food particle size in the growth of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *J. Fish. Biol.* 14, p. 351-370.
- Ware, D. M. 1975. Growth, metabolism and optimal swimming speed of a pelagic fish. *J. Fish. Res. Bd. Can.* 32, p. 33-41.
- Weatherley, A. H. & Gill, H. S. 1987. *The Biology of fish growth.* London, Academic Press. p. 285-320.
- Webb, P. W. 1976. The effect of size on the fast-start performance of rainbow trout, *Salmo gairdneri*, and a consideration of piscivorous predator-prey interactions. *J. Exp. Biol.* 65, p. 157-177.
- Webb, P. W. 1978. Fast-start performance and body form in seven species of teleost fish. *J. Exp. Biol.* 74, p. 211-226.
- Webb, P. W. 1984(a). Body and fin form and strike tactics of four teleost predators attacking fathead minnow (*Pimephales promelas*) prey. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 41, p. 157-165.
- Webb, P. W. 1984(b). Body form, locomotion and foraging in aquatic vertebrates. *Am. Zool.* 24, p. 107-120.
- Webb, P. W. 1986(a). Effect of body form and threshold on the vulnerability of four species of teleost prey attacked by largemouth bass (*Micropterus salmoides*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 43, p. 763-771.
- Webb, P. W. 1986(b). Locomotion and predator-prey relationships. In: *Predator-prey relationship. Perspectives and approaches from the study of lower vertebrates.* Ed. M. E. Feder & G. V. Lauder. Chicago, Chicago Univ. Press. p. 24-41.

- Webb, P. W. & Skadsen, J. M. 1980. Strice tactiks of Esox. Can. J. Zool. 58, p. 1462-1469.
- Werner, E. E. 1977. Species packing and niche complementarity in three sunfishes. Am. Nat. 111, p. 553-578.
- Werner, E. E. 1979. Niche partitioning by food size in fish communities. In: Predator-prey systems in fisheries management. Ed. H. Clepper. Washington, D.C., Sport Fishing Institute. p. 311-322.
- Werner, E. E. 1986. Species interaction in freshwater fish communities. In: Ecological communities. Ed. J. M. Diamond & T. Case. New York, Harper and Row Publishers. p. 344-357.
- Werner, E. E. & Gilliam J. F. 1984. The ontogenetic niche and species interactions in size-structured populations. Annu. Rev. Ecol. Syst. 15, p. 393-425.
- 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, p. 1540-1548.
- Werner, E. E. & Hall, D. J. 1974. Optimal foraging and the size selection of prey by the bluegill sunfish (*Lepomis macrochirus*). Ecology 55, p. 1042-1052.
- Werner, E. E., Hall, D. J., Laughlin, D. R. Wagner, D. J., Wilsman, L. A. & Funk, F. C. 1977. Habitat partitioning in a freshwater fish community. J. Fish. Res. Bd. Can. 34, p. 360-370.
- Winberg, G. G. 1956. Rate of metabolism, and food requirements of fishes. Fish. Res. Bd. Can. Transl. Ser. No. 194, p. 1-253.

- Windell, J. T. & Bowen, S. H. 1978. Methods for study of fish diets based on analysis of stomach contents. In: Methods for assessment of fish production in fresh waters. Ed. T. Bagenal. Oxford, Blackwell Scientific Publ. IBP Handbook No 3. p 219-226.
- Wootton, R. J., Allen J. R. M. & Cole, S.J. 1980. Energetics of the annual reproductive cycle in female sticklebacks, *Gasterosteus aculeatus* L.. J. Fish. Biol. 17, p. 387-394.
- Wunder, T. 1927. Synnesphysiologische Untersuchungen über die Nahrungsaufnahme verschiedener Knochenfisharten. Z. Vergl. Physiol. 6, p. 67-98.
- Zaret, T.M. 1980. Predation and freshwater communities. New Haven and London, Yale Univ. Press. 187 p.

**RIISTA- JA KALATALOUDEN TUTKIMUSLAITOS,
KALANTUTKIMUSOSASTO**

MONISTETTUJA JULKAISUJA

- No 72. **AHVONEN, A.:** Vaskiveden ja Toisveden kalakanta-arviot sekä suositus kalastuksen järjestämiseksi. Helsinki 1987. 54 s.
- No 73. Laukaan keskuskalanviljelylaitoksella vuosina 1978—1984 tehtyjä tutkimuksia. Helsinki 1987. 275 s.
- No 74. **NATIONAL CONTRIBUTIONS ON SUSPENDED SOLIDS FROM LAND-BASED FISH FARMS:** Papers presented at the first session on the EIFAC Working Party on Fish Farm Effluents. The Hague, Netherlands, 22–30 May and 1 June 1987. Edited by M. Pursiainen. Helsinki 1988. 93 pp.
- No 75. **VALKEAJÄRVI, P., BAGGE, P., ERONEN, T., HAKKARI, L., KÄRKKÄINEN, P. ja MÄKINEN, T.:** Rautalammin reitin koskien kalastosta ja erityisesti taimenen poikastuotannosta vuosina 1978–1984. (On the fish stocks of the rapids in the Rautalampi watercourse, especially the densities of brown trout juveniles, in 1978–1984.) s. 1–22.
ROMAKKANIEMI, A. ja PRUUKI, V.: Könkämäen taimenkantojen tila ja hoitomahdollisuudet. (The status of the brown trout stocks of the Könkämäeno River, northern Finland, and proposals for management.) s. 23–64. Helsinki 1988.
- No 76. **KOLARI, I.:** Etelä-Saimaalle istutettujen merkittyjen järvitaimenten istutustulokset. (Results of stocking with brown trout (*Salmo trutta m. lacustris* L.) in the southern part of Lake Saimaa according to tag returns). Helsinki 1988. 69 s.
- No 77. Suunnitelma Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitoksen kalantutkimusosaston toiminnaksi vuodelle 1988. (Programme for the Fisheries Division of the Finnish Game and Fisheries Research Institute in 1988). Helsinki 1988. 135 s.
- No 78. **HONKASALO, L. ja MANKKI, J.:** Virkistys- ja kotitarvekalastus Kokemäenjoen vesistössä Nokian alapuolella vuonna 1984. (Recreational and subsistence fisheries in the River Kokemäenjoki and in Lakes Kulovesi and Rautavesi in 1984). Helsinki 1988. 123 s.
- No 79. **BÖHLING, P.:** Ahvenen (*Perca fluviatilis* L.) kasvu ja kasvuun vaikuttavat tekijät Suomen rannikkoalueella. (The growth of perch (*Perca fluviatilis* L.) and the factors affecting it in Finnish coastal waters). Helsinki 1988. 96 s.
- No 80. **MUTENIA, A. ja VIHHERVUORI, A.:** Ammattikalastuksen kannattavuuden kehitys Inarijärvellä vuosina 1976—1985. (The profitability of the professional fishery in Lake Inari in 1976—1985). s. 1—30.
PALOMÄKI, R.: Selvitys kalojen ravintoeläinten siirtoistutuksista Inarijärveen. (Transplantation of fish prey animals to Lake Inari). s. 31—79. Helsinki 1988.
- No 81. **TULONEN, J.:** Ankeriaan ikä, sukupuoli, jakaumat ja kasvu eräissä eteläsuomalaisissa järvissä. (Age, sex ratio and growth of the eel (*Anguilla anguilla* L.) in some lakes in southern Finland). Helsinki 1988. 106 s.
- No 82. Järvikalastussymposiumi, 5.—6.11.1987 Kerimäki. (Symposium on Lake Fishery, 5.—6.11.1987, Kerimäki). Toim. (ed.) A. Lappalainen ja T. Paananen. Helsinki 1988. 89 s.
- No 83. **HONKASALO, L. ja PENNANEN, J.T.:** Kalatalouden ja vesistön käytön kehitys Kokemäenjoen vesistössä Nokian alapuolella. (The development of fisheries and other ways of making use of the Kokemäenjoki watercourse downstreams of the town of Nokia). Helsinki 1988. 104 s.
- No 84. **TUUNAINEN, P., VUORINEN, P., RASK, M., JÄRVENPÄÄ, T. ja VUORINEN, M.:** Happaman laskeuman vaikutukset kaloihin. Raportti vuodelta 1987. English summary: Effects of acidic deposition on fish, Report 1987. Helsinki 1988. 103 s.
- No 85. **VIRTANEN, E., ESKELINEN, U., WESTMAN, K., HUHTINEN, M., SÖDERHOLM-TANA, L. ja MÄKINEN, T.:** Jätelämmön hyväksikäyttö kalanviljelyssä. (Utilization of heated effluents in fish culture). s. 1—28.
POHJOISMAINEN MINISTERINEUVOSTO: Katsaus jätelämmön käytöstä vesiviljelyssä. (Survey of the utilization of heated effluents in aquaculture). s. 29—80. Helsinki 1989.
- No 86. **NIEMELÄ, M., NIEMELÄ, E. ja HANSSEN, K.:** Tenojoen virkistys- ja ammattikalastussuunnitelma Suomessa ja Norjassa. (Plan for the recreational and professional fishery in the River Tornionjoki in Finland and Norway). Helsinki 1989. 137 s.
- No 87. Suunnitelma Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitoksen kalantutkimusosaston toiminnaksi vuodelle 1989. (Programme for the Fisheries Division of the Finnish Game and Fisheries Research Institute in 1989). s. 1—44.
Valtion kalanviljelylaitosten toiminta ja kalaston käyttösuunnitelma vuodelle 1988. (Programme for the activities and outlines for the use of fish stocks at the State fish culture stations in 1988). s. 45—84.
Suunnitelma Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitoksen kalanviljelyosaston toiminnaksi vuodelle 1989. (Programme for the Fish Culture Division of the Finnish Game and Fisheries Research Institute in 1989). s. 85—121. Helsinki 1989.
- No 88. Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitoksen kalantutkimusosaston toimintakertomus vuodelta 1986. (Report on the activities of the Fisheries Division of the Finnish Game and Fisheries Research Institute in 1986). s. 1—44.
Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitoksen kalantutkimusosaston toimintakertomus vuodelta 1987. (Report on the activities of the Fisheries Division of the Finnish Game and Fisheries Research Institute in 1987). s. 45—99. Helsinki 1989.
- No 89. **NYLANDER, E. ja PRUUKI, V.:** Kalastustilastoja Tornionjoen vesistöstä vuosilta 1983—1985. (Statistics on fishing in the Tornionjoki River basin in 1983—1985). s. 1—48.
NYLANDER, E. ja PRUUKI, V.: Kalastustilastoja Tornionjoen vesistöstä vuodelta 1986. (Statistics on fishing in the Tornionjoki River basin in 1986). s. 49—79. Helsinki 1989.

SISÄLTÖ — CONTENTS

VUORIMIES, O.: Petokalojen, erityisesti hauen, ravinnonkäyttö. Kirjallisuuskatsaus.
(Food and feeding of predatory fish, especially northern pike (*Esox lucius* L.). A review of
the literature.) 69 s.

ISBN 951-8914-23-0
ISSN 0358-4623
Helsinki 1989
Yliopistopaino