

*Teppo Vehanen
Pekka Hyvärinen
Ari Huusko*

Oulujärven kalatalouden monitavoitteinen kehittäminen

*Osaraportti 2: taimenen ja kuhan ravinnonkulutus bioenergeettisellä
Mallilla arvioituna*



Teppo Vehanen, Pekka Hyvärinen ja Ari Huusko

Oulujärven kalatalouden monitavoitteinen kehittäminen*Osaraportti 2: Taimenen ja kuhan ravinnonkulutus bioenergeettisellä mallilla arvioituna***Tutkimusraportti***Projektin nimi ja numero*

Oulujärven kalatalouden monitavoitteinen kehittäminen (202 223, 293 223)

Tiivistelmä

Petokalojen saalistuksella on tärkeä merkitys järven ekosysteemissä sekä suoraan saaliskalojen kantoihin kohdistuvana saalistuksena, että epäsuorasti ravintoketjussa tapahtuvina muutoksina. Tärkeä kysymys on hahmottaa petokalojen predaation vaikutus saalislajien kantoihin. Tässä työssä kerättiin noin 450 järvitaimenen ja kuhan ravinnonäytettä sekä sovellettiin bioenergeettistä mallia arvioimaan taimenen ja kuhan ravinnonkulutusta suhteessa niiden ravintovaroihin säännöstelyssä Oulujärven. Ravinnonkulutuksen lisäksi tarkoituksena oli tarkastella molempien lajien ravinnonkäytön ja -käsittelyn eroja.

Oulujärven keskimääräinen taimenpopulaatio (vuosilta 1992-1995) ja vuoden 1995 kuhapopulaatio kuluttivat molemmat vuodessa vajaat 50 tonnia ravintoa, josta pääosa oli kalaa. Taimenen pääravintona Oulujärven olivat 0+ vuotiaat muikut. Kuhan pääravintona oli kuore. Hyvän muikkukannan aikana näiden petokalojen predaatio kuluttii vain pienen osan muikkupopulaatiosta. Huonon muikkukannan aikana tai esimerkiksi kalastusrajoitusten myötä vahvistuneen taimenkannan seurauksena predaation osuus muikun vuosiluokasta voi kuitenkin nousta suureksi.

Asiasanat

järvitaimen, kuha, bioenergeettinen malli, muikku, ravinnonkulutus

Sarjan nimi ja numero

Kala- ja riistaraportteja 106

ISBN

951-776-143-0

ISSN

1238-3325

Sivumäärä

24 s.

Kieli

Suomi

Hinta**Luottamuksellisuus**

Julkinen

Jakelu

Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitos
Kainuun kalantutkimus ja vesiviljely
Manamansalontie 90
88 300 Paltamo
Puh: 020 5751640 Fax: 020 5751649

Kustantaja

Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitos

1. JOHDANTO	2
2. AINEISTO JA MENETELMÄT	3
2.1 Tutkimusalue	3
2.2 Kuha- ja taimennäytteet	3
2.3 Bioenergeettinen malli	4
2.4. Populaatioarviot	6
3. TULOKSET	7
3.2. Ravinnonkulutus	10
3.2.1. Nykytilanne	10
3.2.2. Kalastuksen säätelytilanne	13
3.2.3. Siirrytään pyyntikokoisten taimenten istutuksiin	14
3.3 Nielemissuunta	15
4. TULOSTEN TARKASTELU	16
5. KIRJALLISUUS	20

1. Johdanto

Järvitaimen (*Salmo trutta m. lacustris*) ja kuha (*Stizostedion lucioperca*) ovat perinteisesti kuuluneet Oulujärven luontaiseen petokalastoon. 1940-1960 luvuilla lajien luontainen lisääntyminen kuitenkin loppui lähes kokonaan. Syynä olivat jokien patoaminen ja voimakas kalastus, sekä kuhaa koskien myös 1960-luvulla tapahtunut lämpötilan lasku (Colby ja Lehtonen 1994). Oulujärven kuha ja taimensaaliit ovat olleet käytännöllisesti katsoen kokonaan istutusten varassa. 1990-luvulla on vuosittain istutettu 100 000-365 000 kesänvanhaa kuhaa ja 35 000-59 000 2-3 -vuotiasta taimenta. Molemmat lajit ovat virkistyskalastajien tavoitelluimpia lajeja Oulujärvessä.

Petokalojen saalistuksella on tärkeä merkitys järven ekosysteemissä sekä suoraan saaliskalojen kantoihin kohdistuvana saalistuksena, että epäsuorasti ravintoketjussa tapahtuvina muutoksina. Liian voimakkaat petokalojen istutukset voivat johtaa istukkaiden suureen kuolleisuuteen tai huonoon kasvuun. Ne voivat myös aiheuttaa saaliskalojen, esim. muikun, kantojen liian voimakkaan saalistukseen. Tärkeä kysymys on, kuinka monta petokalaa voidaan istuttaa ilman, että saaliskalojen kannat ovat vaarassa. Bioenergeetisillä malleilla on arvioitu vastaavia petokalojen ravinnonkulutukseen liittyviä kysymyksiä (Stewart *et al.*, 1981; 1983; Lyons & Magnuson, 1987; Stewart & Ibarra, 1991; Brodeur *et al.*, 1992; Hartman & Margraf, 1992; Eby *et al.*, 1995). Mallit perustuvat tasapainoitettuun energiayhtälöön, jossa ravinnonkulutus voidaan laskea kasvun ja aineenvaihdunnan avulla.

Sekä kuha että taimen saalistavat näkönsä avulla (Deelder & Willemsen, 1964; Disler & Smirnov 1977; Henderson & Northcote, 1985), mutta sopeutuminen erilaisiin fysiologisiin olosuhteisiin vähentää keskinäistä kilpailua. Kuore (*Osmerus eperlanus*) ja muikku (*Coregonus albula*) ovat kuhan ja taimenen pääasiallisia ravintokohteita. Kuha viihtyy lämpimämmässä ja sameammassa vesissä kuin taimen (Marshall, 1977; Cherry *et al.* 1977, Reynolds & Casterlin 1979; Olsson *et al.* 1988). Yksinkertaistettuna optimoidakseen ravinnonkäyttönsä (optimal foraging theory, esim. Townsend, & Winfield, 1985) petokalalle on edullista syödä mahdollisimman paljon ravintoa (energiaa) mahdollisimman lyhyessä ajassa. Näin se kasvaa mahdollisimman nopeasti ja suuri koko tietää paljon sukutuotteita ja mahdollisimman paljon jälkeläisiä. Tärkeä käsittelyaikaan vaikuttava tekijä on saaliskalan käsittely ennen nielemistä. Monet petokalat kääntävät saaliskalansa ja nielevät saaliskalan pää edellä (Reimchen, 1991). Kuhan ja taimenen ravinnonkäsittelyä ja saaliin nielemissuuntaa (pää edellä, pyrstö edellä) on kuvattu kirjallisuudessa (Marshall, 1977, L'abée-Lund *et al.*, 1995).

Kenttähavaintoihin perustuvaa vertailua näiden kahden lajin välillä ei ole aiemmin Suomessa kuitenkaan tehty.

Tässä työssä käytettiin bioenergeettistä mallia arvioimaan taimenen ja kuhan ravinnonkulutusta suhteessa niiden ravintovaroihin säännöstellyssä Oulujärvässä. Ravinnonkulutuksen lisäksi tarkoituksena oli tarkastella molempien lajien ravinnonkäytön ja -käsittelyn eroja.

2. Aineisto ja menetelmät

2.1 Tutkimusalue

Oulujärven pinta-ala on 928 km². Järven keskisyvyys on 7.6 metriä ja suurin syvyys 36 m. Oulujärveä on säännöstelty vuodesta 1951 lähtien. Keskimääräinen vuotuinen säännöstelyväli on ollut 1.9 m. Veden väriluku on 40-80 Pt mg/l ja kokonaisfosfori alle 20 µg/l.

2.2 Kuha- ja taimennäytteet

Yhteensä 454 taimenta ja 451 kuhaa kerättiin paikallisilta ammatti- ja virkistyskalastajilta vuoden eri kuukausilta vuosina 1994-1996. Kalastajat mittasivat ja punnitsivat saaliskalat. Suolisto ja sukupuolirauhaset poistettiin ja ne pakastettiin. Mahat käsiteltiin laboratoriossa. Eri ravintokohteet määritettiin (hyönteisravinto, kalat lajilleen) ja punnittiin. Saaliskalojen nielemissuunta (pää- tai pyrstö edellä) määritettiin ja sulamattomien saaliskalojen pituus mitattiin. Levinin standartoitua indexiä käytettiin mittaamaan käytettyjen ravintokohteiden jakauman laajuutta eri ravintokohteiden prosentuaalisiin osuuksiin perustuen (Krebs, 1989).

Kalojen ikä ja takautuva kasvu määritettiin molemmille lajeille suomusta (Bagenal & Tesch, 1978). Järvitaimenelle bioenergeettisen mallin lähtötietoina käytettiin 2-3-vuotiaiden istukkaiden keskipainoa vuosilta 1992-1996 ja tämän jälkeen painoa järvi vuosittain vuoden alussa. Järvitaimenen kasvu on järvässä istutuksen jälkeen huomattavasti nopeampaa kuin laitoksessa. Järvi vuosien määrä määritettiin suomusta leveämpien vuosirenkaiden perusteella. Kolme riippumatonta henkilöä tarkisti iänmäärityksen luotettavuuden määrittämällä 60 Carlin-merkityistä järvitaimenista peräisin olevaa suomua, joiden todellinen ikä tiedettiin. Oikeiden määritysten osuus oli 72%, 74% ja 81%. Koska systemaattista virhettä oikeasta iästä vanhempiin tai nuorempiin ei havaittu, iän määrittämistä suomusta pidettiin riittävän luotettavana tähän tarkoitukseen.

2.3 Bioenergeettinen malli

Tässä työssä käytettiin Hewettin & Johnsonin (1992) tietokoneelle tekemää bioenergeettistä ohjelmistoa arvioimaan taimenen ja kuhan kuluttamaa ravintomäärää. Malli perustuu balansoituun energiayhtälöön (Winberg 1956):

$$G = C - R - (F+U) - SDA$$

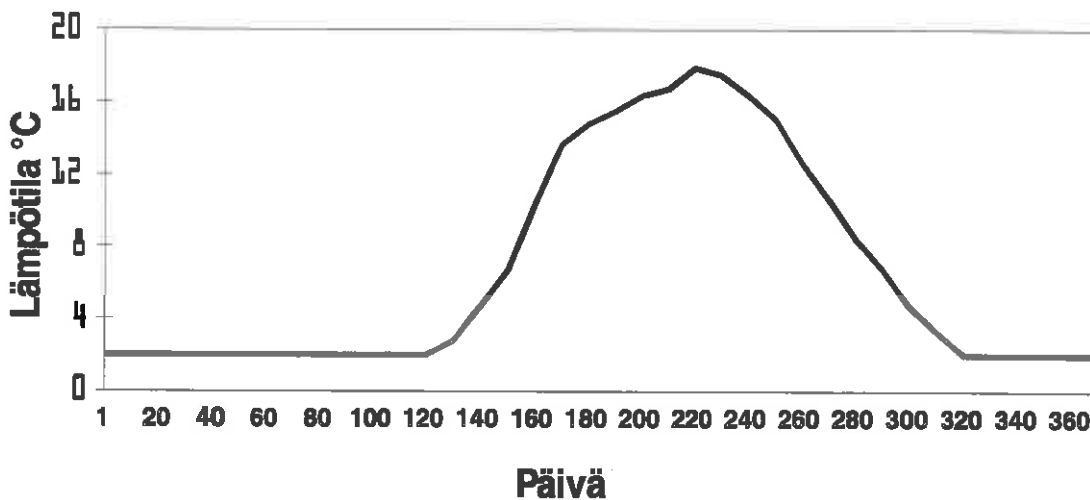
missä, G = kasvu, C = ravinnonkulutus, R = hengitys (ylläpitoenergia+liikkuminen), F = ulostus, U = erityys and SDA = ”specific dynamic action”, ravinnon sulaminen ja assimiloituminen. Kun kasvu, veden lämpötila, saalistajan ja saaliskalojen energiasisältö ja aineenvaihduntaa kuvaavien mallien parametrit tunnetaan, voidaan laskea kalan kuluttama ravintomäärä.

Tärkeimpien ravintolajien energiasisältö (kuha, kuore) määritettiin pommikalorimetrillä (Heikinheimo, Huusko & Koskela, julkaisematon aineisto). Kalat kerättiin Oulujoen vesitöalueelta 28.4.-30.11.1993 välisenä aikana. Muikun keskimääräinen energiasisältö oli 1318 kal/g (yhteensä 16 ryhmää kussakin 10-20 muikkua, SD=210) ja kuoreen 1348 kal/g (yhteensä 18 ryhmää kussakin 10-20 kalaa, SD=145). Bioenergeettisessä mallissa käytettiin ravintokalojen keskimääräistä energiasisältöä koko vuoden ajalle. Esimerkiksi muikun energiasisältö vaihtelee kuitenkin eri vuodenaikoina. Koska halusimme määrittää vain koko vuoden kokonaiskulutuksen, keskimääräisen energiasisällön käyttämisellä saadaan riittävän tarkka tulos (Hewett & Johnson 1992). Muiden saaliskalojen kuin muikun ja kuoren energiasisällöksi arvioitiin 1300 kal/g ja hyönteisravinnolle 750 kal/g (esim. Hewett & Johnson 1992). Taimenen energiasisältönä käytettiin 1650 kal/g (n. Elliott 1976a, noin 300 g painoinen taimen) ja 2400 kal/g sukukypsille taimenille. Kuhan energiasisältönä käytettiin sen läheisen sukulaisen mulkosilmäkuhan (*Stizostedion vitreum*) energiasisältöä (1300 kal/g ja 1850 kal/g sukukypsille kuhille, Bryan ym. 1996). Kaikki 7-vuotiaat kuhat olivat sukukypsiä. Lämpötilatietoina käytettiin Montan voimalaitoksen päivittäisiä lämpötilatietoja (kuva 1). Oulujärvi kerrostuu kesällä ja Montan voimalaitoksen lämpötilatiedot ovat sekoittuneesta vesipatsaasta, kuvaten hyvin järven keskimääräisiä lämpötiloja.

Bioenergeettinen malli koostuu erillisistä malleista ravinnonkulutukselle, hengitykselle, ulostukselle ja erityykselle. Järvitaimenen ravinnonkulutuksen arvioinnissa käytettiin hopealohella, kuningaslohella ja punalohella käytettyjä energiayhtälöitä (Stewart ym. 1983, Beauchamp ym. 1989, Stewart & Ibarra 1991), jotka ovat käyttökelpoisia myös taimenelle (Stewart ym. 1981). Tässä työssä joitakin

parametreja muutettiin Elliottin (1976b) tulosten perusteella (taulukko 1). Ravinnonkulutuksen lämpötilariippuvuutta mallitettiin Thontomin & Lessemin (1978) lämpötilayhtälön avulla Elliottin (1976b) tuloksiin perustuen. Koska taimenpopulaatiot Oulujärvellä ovat pohjoisen sijainnin vuoksi sopeutuneet huomattavasti kylmempiin olosuhteisiin kuin Elliottin työssä, ravinnonkulutuksen lämpötilahuippua siirrettiin alemmaksi (taulukko 1). Ulostuksen ja erityksen energiayhtälöt perustuvat Elliottin (1976c) taimenelle määrittämiin parametreihin ja Stewartin ym. (1983) korjauskertoimiin erityyppiselle ravinnolle (10% hyönteisravinnosta ja 3,3% kalaravinnosta on sulamatonta). Tarkastelujaksona oli yksi vuosi lukuun ottamatta istutusvuotta, jolloin tarkastelu alkoi heinäkuun ensimmäisestä päivästä.

Kuhan ravinnonkulutuksen arvioinnissa käytettiin Kitchellin ym. (1977) ahvenkaloille kehittämiä energiayhtälöitä. Kukan optimilämpötilana mallissa oli 28 °C ja maksimilämpötila 34 °C (Hokansson 1977, Willemsen 1977). Kukat istutetaan syksyllä kesänvanhoina. Tässä työssä tarkastelu aloitettiin vuoden alusta 1-vuotiaista kaloista.



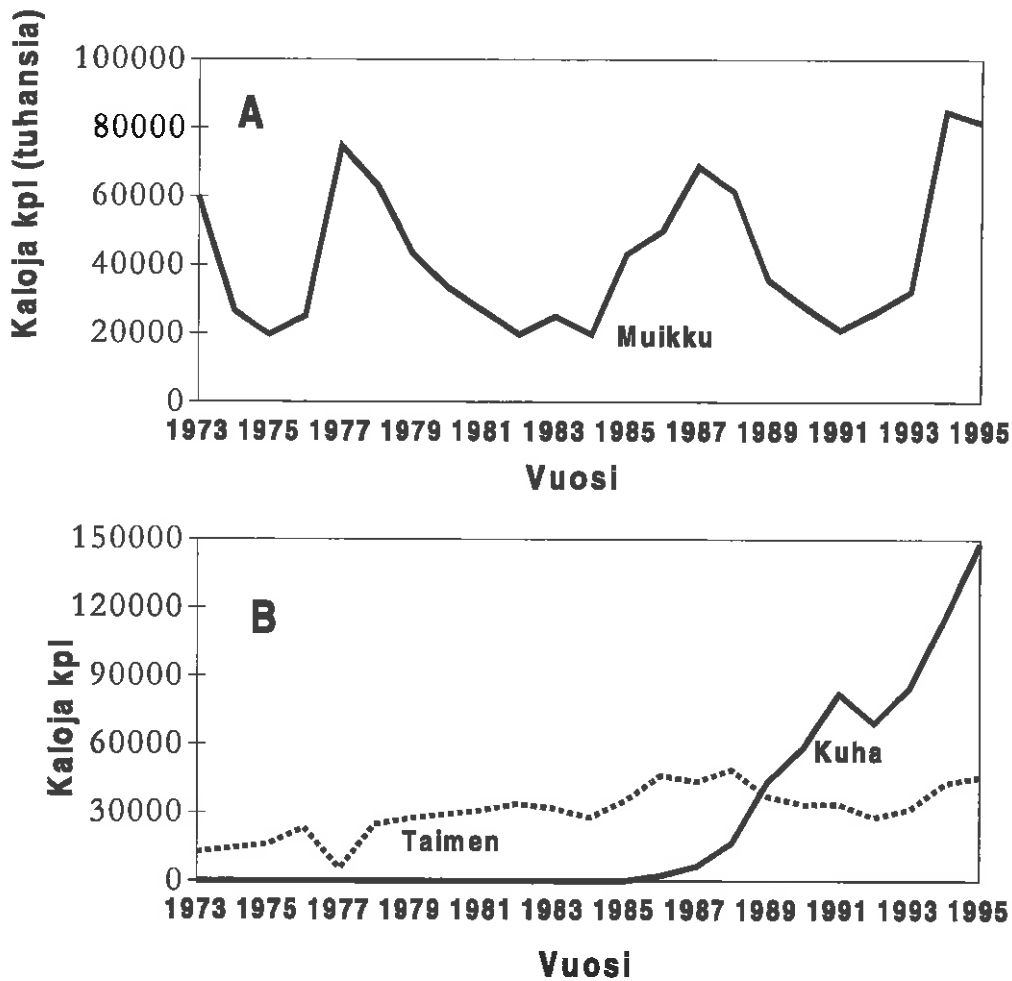
Kuva 1. Bioenergeettisessä mallissa käytetyt veden lämpötilat.

Taulukko 1. Bioenergeettisessä mallissa käytetyt kuhan ja taimenen parametriarvot (Kitchell *et al.*, 1977, Stewart *et al.*, 1983, Hewett & Johnson, 1992). Muutetut arvot lihavoituna (ks. teksti) ja vastaavat Hewett & Johnsonin mallin arvot suluissa.

Symboli	Muuttujan nimi	Parametrin kuvaus	Taimen Parameterin arvo	Kuha Parameterin arvo
		Ravinnonkulutus, C_{max}		
a	CA	Vakiokerroin	0,303	0,25
b	CB	Eksponentti	-0,241 (-0,275)	-0,27
θ	CQ	Lämpötilariippuvuuden vakiokerroin		2,3
T_o	CTO	Optimi lämpötila		28 (22)
T_m	CTM	Maksimi lämpötila		34 (28)
θ_1	CQ	Lämpötila K_1 , (K_1 *maksimi)	4 (5)	
θ_2	CTO	Lämpötila, 98% maksimista (nouseva)	14 (15)	
θ_3	CTM	Lämpötila, 98% maksimista (laskeva)	17 (18)	
θ_4	CTL	Lämpötila K_4 (K_4 *maksimi)	20 (24)	
K_1	CK1	Osuus maksimikulutuksesta θ_1 :ssä	0,01 (0,36)	
K_4	CK4	Osuus maksimikulutuksesta θ_4 :ssä	0,01	
		Hengitys, R		
α	RA	Vakiokerroin, R	0,00264	0,0108
β	RB	Eksponentti	-0,239 (-0,217)	-0,2
θ	RQ	Lämpötilariippuvuuden vakiokerroin		2,1
ρ	RQ	Kerroin: R vs, lämpötila	0,06818	
ν	RTO	Kerroin: R vs, uintinopeus	0,0234	
T_o	RTO	Optimilämpötila		34 (27)
T_m	RTM	Maksimilämpötila		37 (32)
SDA	SDA	"Specific dynamic action"	0,172	0,172

2.4. Populaatioarviot

Oulujärven kalakannoista on kerätty kalakantanäytteitä vuodesta 1973 lähtien (esim. Salojärvi 1991, 1992). Tässä työssä käytetyt siian (*Coregonus lavaretus*), taimenen ja muikun populaatioarviot (VPA, virtual population analysis) ovat aiemmin esittäneet Vehanen & Hyvärinen 1996 (kuva 2). Bioenergeettisessä mallissa käytettiin lähtötietoina vuosien 1992-1995 keskimääräistä taimenpopulaatiota (kuva 2). Kuhan populaatioarvio saalisnäytteisiin ja kokonaissaaliisiin perustuen tehtiin tämän työn yhteydessä. Vuoden 1996 saalistietona käytettiin vuonna 1997 tehdyn saalis- ja mielipidetiedustelun tuloksia (Kemppainen, julkaisematon). Bioenergeettisessä mallissa lähtötietona käytettiin vuoden 1995 kuhapopulaatiota Oulujärnessä (kuva 2). Kuoreesta ei voitu tehdä luotettavaa populaatioarviota vähäisen aineiston vuoksi.



Kuva 2. (a) Populaatioanalyysillä arvioidut muikun (0+-muikut syyskuun alussa-5-vuotiaat muikun (b) taimenen (1-5 järvivuotiaat) ja kuhan (1-8 -vuotiaat) kantojen koot Oulujärvessä vuosina 1973-1995.

3. Tulokset

Näytteeksi saatujen kuhien keskipaino oli 0,81 kg (sd=0,56) vaihdellen välillä 0,008-3,71 kg. Vastaavasti taimenten keskipaino oli 1,12 kg (sd=0,74) ja vaihteli välillä 0,30-5,70 kg.

3.1. Taimenen ja kuhan ravinto

Yhteensä 41,2% kerätyistä taimenen mahoista oli tyhjiä. Vain 5,3% sisälsi pelkästään hyönteisravintoa tai hyönteisravintoa ja kalaa. Loput taimenet olivat syöneet pelkästään kalaa.

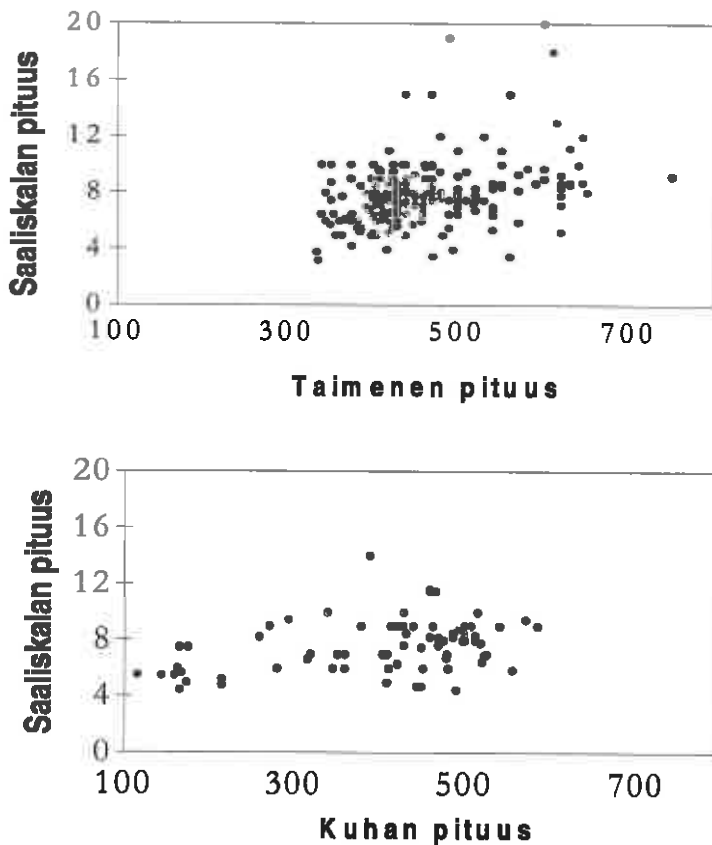
Yhteensä 38,1% sisälsi tunnistettavaa kalaravintoa. Yli 99% ravinnon painosta oli kalaa. Taimenen ravinnosta löytyi seuraavat kahdeksan eri saalislajia: muikku, kuore, ahven, (*Perca fluviatilis*), kiiski (*Gymnocephalus cernuus*), särki (*Rutilus rutilus*), siika, kuha ja kymmenpiikki (*Pungitius pungitius*). Muikku (68,5% ravinnon painosta) ja kuore (23,1%) olivat tärkeimmät saalislajit. Saalislajien prosentuaaliset osuudet eri vuosiluokille (1-5 järviuotiaat) jotka olivat myös bioenergeettisen mallin lähtötietoina on esitetty taulukossa 2.

Hieman yli puolet (51,4%) kuhan mahoista oli tyhjiä. Vain 3% sisälsi hyönteisravintoa ja loput kuhat olivat syöneet pelkästään kalaa. Kuitenkin vain 14,4% sisälsi tunnistettavaa kalaravintoa. Kuhan mahoista löytyi kuusi eri saalislajia: kuore, siika, ahven, muikku, särki ja kiiski. Kuore oli tärkein ravintokohde (42,9% painosta). Siian osuus oli 23,5%, ahvenen 16,7% ja muikun 10%. Kuore oli tärkein ravintokohde 3-vuotilla ja vanhemmilla kaloilla (taulukko 2). Vain vanhimmat kuhat (5-6 -vuotiaat ja vanhemmat) olivat syöneet siikoja ja ahvenia ja näissä ikäluokissa muikun osuus oli pieni. Kerätyissä 1-vuotiaissa kuhissa oli ainoastaan sulanutta kalaravintoa. Tämän vuoksi 1-vuotiaiden kuhien ravinto arvioitiin samanlaiseksi kuin 2-vuotiailla kuhilla, lukuun ottamatta hyönteisravinnon hieman suurempaa osuutta 1-vuotiaille kaloille.

Taulukko 2. Vuosittaisen ravinnon jakautuminen eri ravintokohteiden kesken (% ravinnon painosta, merkinnät HYÖ hyönteisravintoa, MUI muikku, KUO kuore, AHV ahvenkalat, SII siika ja MUU muut kalat) eri taimenen ja kuhan ikäluokille. Levinin indeksi (B_A) ravintojakauman leveyden kuvaamiseksi on laskettu kullekin kohortille, paitsi 1-vuotialle kuhille joiden mahat sisälsivät ainoastaan sulanutta kalaa.

Kohortti	Ravinto %						B_A
	HYÖ	MUI	KUO	AHV	SII	MUU	
Taimen							
1	0.01	0.82	0.15	0.02	0.00	0.00	0.09
2	0.01	0.75	0.20	0.02	0.01	0.01	0.13
3	0.00	0.61	0.24	0.03	0.12	0.00	0.25
4-5	0.00	0.49	0.40	0.11	0.00	0.00	0.28
Kuha							
1	0.03	0.68	0.29	0.00	0.00	0.00	-
2	0.01	0.70	0.29	0.00	0.00	0.00	0.15
3	0.00	0.16	0.69	0.15	0.00	0.00	0.18
4	0.01	0.29	0.62	0.08	0.00	0.00	0.22
5	0.00	0.12	0.70	0.18	0.00	0.00	0.17
6	0.00	0.04	0.32	0.29	0.14	0.21	0.59
7-8	0.00	0.09	0.41	0.02	0.36	0.11	0.43

Useimmat kuhan ja taimenen mahat sisälsivät 1-3 ravintokalaa. Kujan mahasta löytyi maksimissaan 13 ravintokalaa ja taimenella muutamassa mahassa oli jopa yli 30 ravintokalaa. Taimenen ravintokalojen keskimääräinen pituus oli 7,7 cm (sd=1,9, vaihteluväli 1,3-25,0 cm, N=855). Ravintokalojen pituus oli keskimäärin 16,2% taimenen ruumiinpituudesta (sd=3,9, vaihteluväli=6,2-41,6%). Kujan syömiin ravintokalojen keskipituus oli 7,5 cm (SD=1,9, range=4-14 cm, N=155), mikä oli keskimäärin 18,7% kujan ruumiinpituudesta (SD=7,4, range=7,2-47,8%). Molemmilla lajeilla yli 95% saaliskaloista oli ≤ 10 cm. Saaliskalojen pituudessa ei lajien välillä ollut eroa, kun ruumiinpituuden vaikutus on huomioitu (ANCOVA, $F=1.21$, $Df=1$, N.S.). Saaliskalan koko ei kuitenkaan selkeästi kasvanut saalistajan pituuden kasvaessa: korrelaatiokertoimet olivat suhteellisen heikkoja (taimen, $r=0.43$, $p<0.01$, $N=163$ ja kuha, $r=0.36$, $p<0.01$, $N=77$), vaikkakin merkitseviä suhteellisen suuren havaintomäärän vuoksi (kuva 3). Kaloilla, joilla oli useita ravintokaloja mahassaan käytettiin ravintokalojen keskimääräistä pituutta.



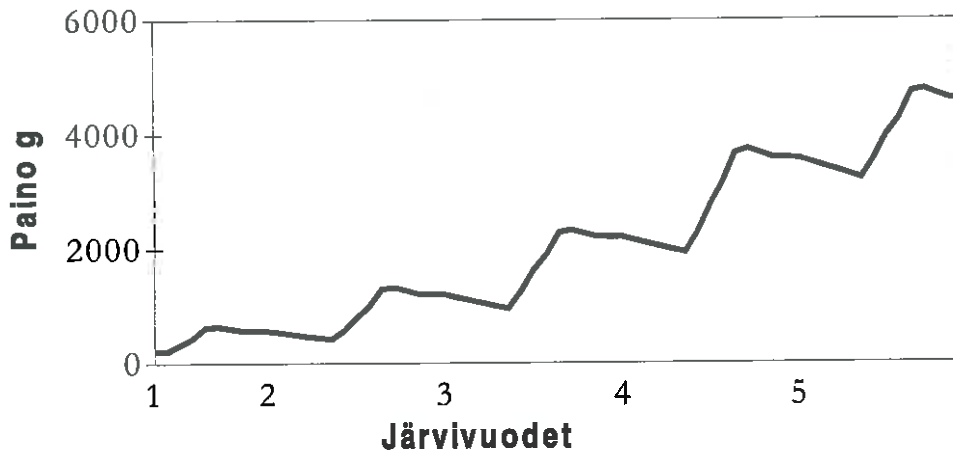
Kuva 3. Taimenen ja kujan saaliskalojen pituudet verrattuna saalistajan pituuteen. Useita kaloja sisältäneistä mahoista on käytetty pituuden keskiarvoja.

3.2. Ravinnonkulutus

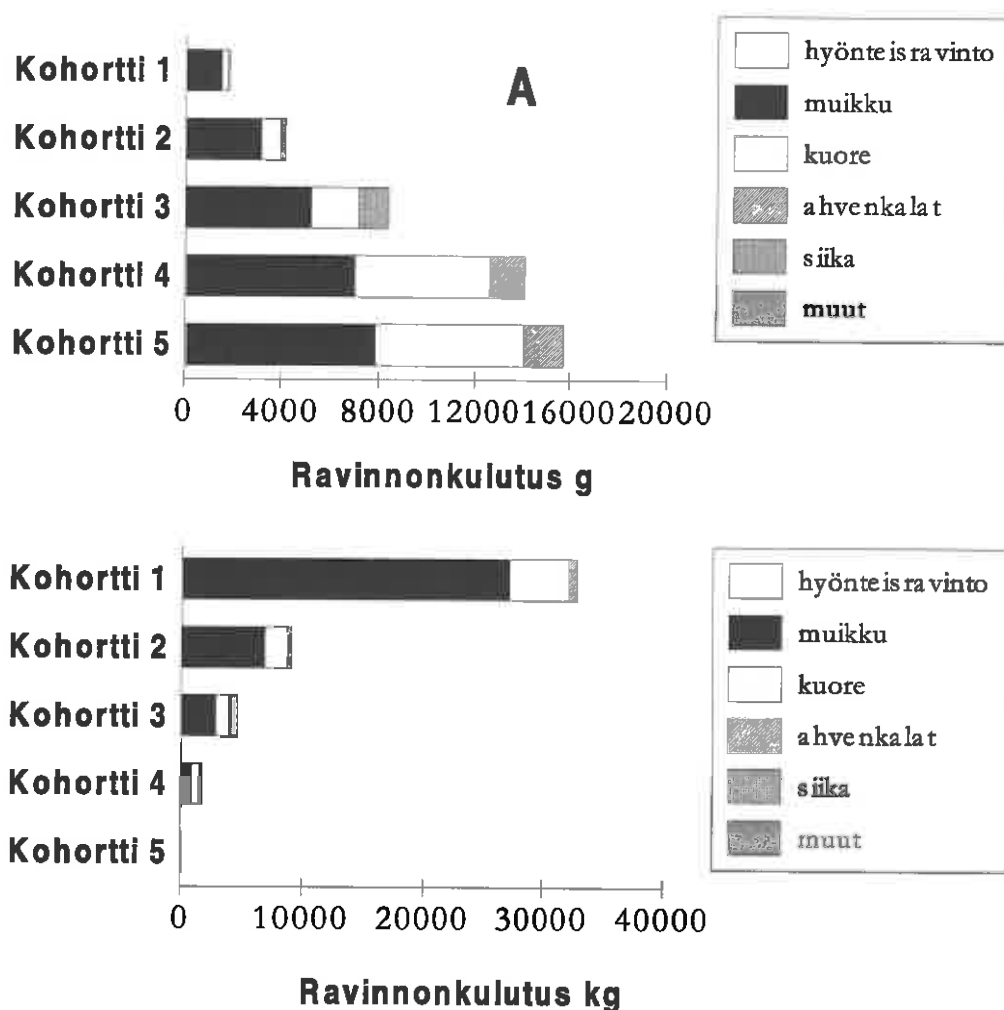
3.2.1. Nykytilanne

Bioenergeettisen mallin mukaan yksittäinen järvitaimen syö Oulujärvässä ensimmäisen järvivuotensa aikana yhteensä 1,77 kg ravintoa kasvaessaan 216 g:sta 570 g:aan. Viidennen järvivuoden lopulla järvitaimen on kasvanut 4,6 kg painoiseksi (kuva 4) ja syönyt yhteensä 44,04 kg ravintoa. Ravinnontarve lisääntyy iän ja koon mukana (kuva 5a). Muikku oli eniten syöty saalislaji erityisesti ensimmäisen järvivuoden aikana. Kuoreen ja myös ahvenkalojen (ahven, kiiski, kuha) osuus lisääntyi vanhimmissa ikäluokissa (taulukko 2).

Koska taimenen pyynti harventaa taimenkantaa nopeasti Oulujärvässä, taimenpopulaation ravinnonkulutus keskittyi selvästi ensimmäisen järvivuoden kaloihin (kuva 5b). Muikku (37,6 t), ja kuore (8,8 t) muodostivat pääosan vuosittaisesta taimenpopulaation kokonaisravinnonkulutuksesta (48,5 t). Muiden lajien osuus oli pieni. Vuosittainen kasvuun käytetty osuus kulutetusta ravinnosta (gross conversion efficiency) pieneni iän mukana: ensimmäisenä vuonna se oli 23,4%, 13,8% toisena, 10,8% kolmantena, 8,6% neljäntenä ja 2% viidentenä.



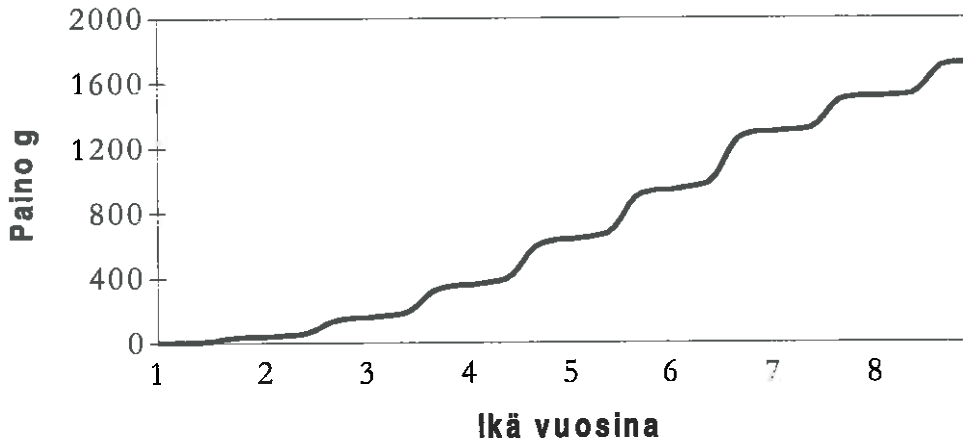
Kuva 4. Taimenen bioenergeettisellä mallilla simuloitu kasvu Oulujärvässä.



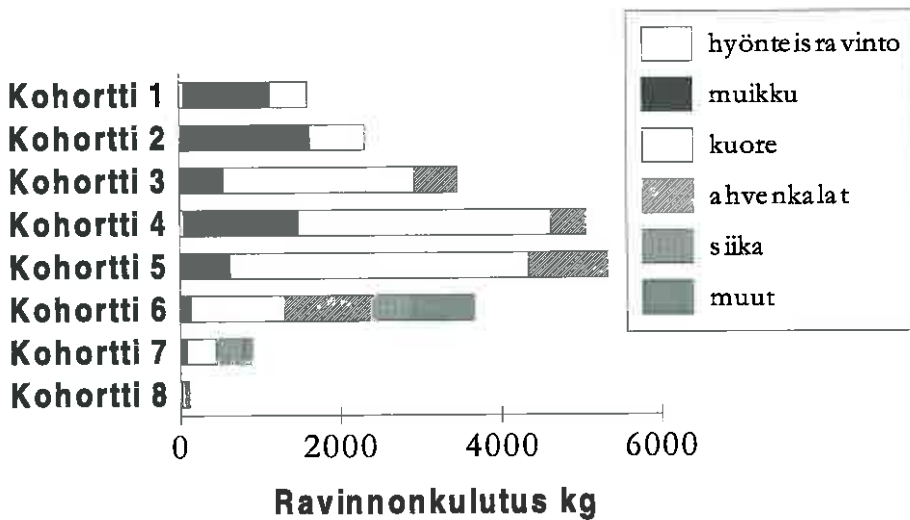
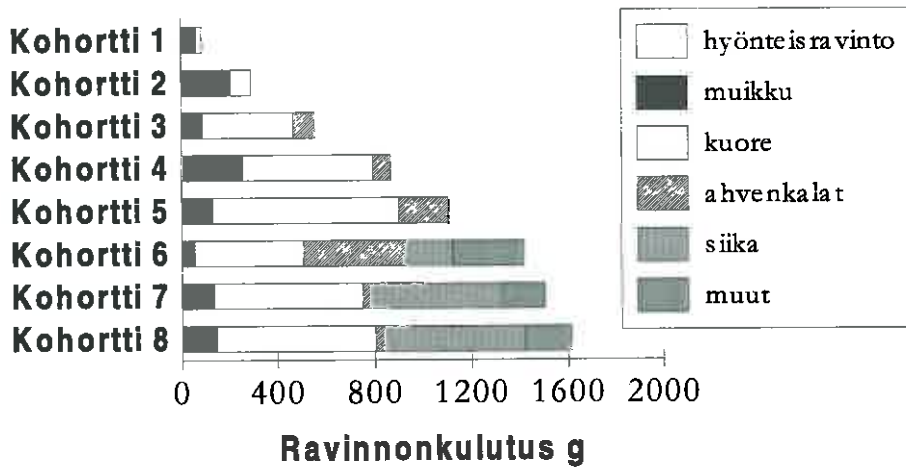
Kuva 5. (a) Yksittäisen taimenen ravinnonkulutus Oulujärvessä kohorteittain (1-5 järvi vuotiaat). (b) Taimenpopulaation ravinnonkulutus Oulujärvessä kohorteittain v. 1992-1995 keskimääräisen populaatiokoon mukaan.

Kuha kasvaa Oulujärvessä taimeneen verrattuna hitaasti (kuva 6). Kahdeksanvuotias kuha painaa keskimäärin 1,7 kg ja on syönyt 7,44 kg ravintoa. Ravinnonkulutus lisääntyy iän ja koon mukana myös kuhalla (kuva 7a). Muikku oli tärkeä ravintokohde ensimmäisten ikävuosien aikana. Kuore oli tärkein ravintokala kolmevuotiaille ja sitä vanhemmille kuhille. Kuhan käyttämien ravintolajien määrä myös laajeni selvästi vanhemmissa ikäluokissa (6-8 -vuotiaat, taulukko 2).

Kuhapopulaation ravinnonkulutus Oulujärvessä oli suurimmillaan viisivuotiaiden ikäluokassa (kuva 7a). Tämän jälkeen kalastus alkaa harventaa vanhempia ikäluokkia. Vuoden 1995 kuhapopulaation kokonaiskulutus Oulujärvessä oli 49,8 t, muodostuen pääasiassa kuoreesta (24,6 t), muikusta (11,4 t) ja ahvenkaloista (ahven ja kiiski, 6,4 t). Kasvuun käytetty osuus ravinnosta pieneni 39%:sta 1-vuotialla kuhilla 11%:iin 8-vuotialla kuhilla.



Kuva 6. Kuhan bioenergeetisellä mallilla simuloitu kasvu Oulujärvi.



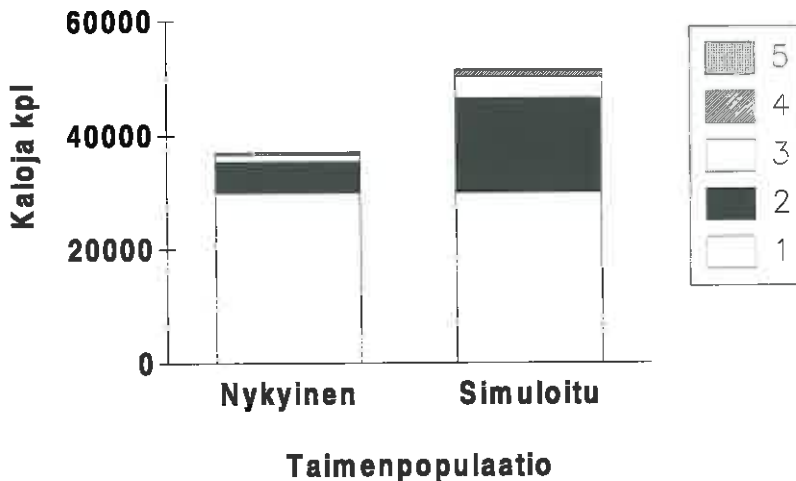
Kuva 7. (a) Yksittäisen kuhan ravinnonkulutus Oulujärvi kohorteittain (1-8 järvivuotiaat). (b) Kuhapopulaation ravinnonkulutus Oulujärvi kohorteittain.

Populaatioanalyysin mukaan muikun vuotuinen biomassa Oulujärvestä vuosina 1987-1995 (troolaus alkoi vuonna 1987) on vaihdellut välillä 175,7-657,7 t (keskiarvo 424,1 t) ja vuotuiset muikkusaaliit ovat vaihdelleet välillä 104,1-351,5 t (keskimäärin 193,2 t). Taimenen ja kuhan predaatio kuitenkin kohdistuu lähes yksinomaan alle 10 cm pitkiin muikkuihin (0+-muikkuihin). Kasvutietojen mukaan 1-vuotiaat muikut Oulujärvestä ovat pääsääntöisesti yli 10 cm pitkiä, kun taas kuoreen kasvu Oulujärvestä on huomattavasti hitaampaa. Vasta 3-vuotiaat kuoret ovat keskimäärin yli 10 cm pitkiä. Me arvioimme populaatioanalyysin avulla 0+-muikkujen biomassan Oulujärvestä syyskuun alussa 0+-vuotiaiden muikkujen kalastuksen alkaessa. Biomassa on vuosien 1987-1995 aikana vaihdellut välillä 48,9-436,9 t (keskiarvo 173,8 t). Vastaavasti ikäluokan saalis on vaihdellut alle tuhannesta kilosta aina 31,1:een tonniin. Bioenergeettisen mallin mukaan 24,1 t (64%) taimenen ja 7,2 t (63%) kuhan muikkupredaatiosta on jo tapahtunut syyskuun alkuun mennessä. Jos oletetaan, että kuhan ja taimenen ravinnon koostumus on samanlainen eri vuosina ja huomioidaan että 95% syödyistä muikuista oli 0+-muikkuja (10 cm tai alle), voidaan laskea että 9,1-56,7% (keskiarvo 21,2%) vuosittaisesta 0+-muikkujen biomassasta joutui kahden petolajin ravinnoksi. Vuotuisella muikun biomassalla tarkoitetaan biomassaa syyskuun alussa lisättynä 16% kasvulla vuoden loppuun mennessä ja syyskuun alussa jo ravinnoksi joutuneiden muikkujen määrällä. Biomassa ei sisällä muuhun kuin taimenen ja kuhan saalistuksen kohteeksi joutunutta luonnollista kuolevuutta (eli muiden petokalojen osuutta, tautien, loisten yms. osuutta), eli on osuus ns. saatavilla olevasta biomassasta. Myöskään muikkujen loppuvuoden luonnollista kuolevuutta ei huomioitu. Luvuissa ei huomioitu sitä, että huonossa ravintotilanteessa taimen todennäköisesti joutuu joko muuttamaan ravintovalikoimaansa esimerkiksi enemmän kuoreeseen tai sisällyttämään enemmän optimikokoa suurempia tai pienempiä ravintokohteita ravintoonsa.

3.2.2. Kalastuksen säätelytilanne

Tässä työssä simuloitiin taimenpopulaatio, jossa kalastuskuolevuutta on kalastusrajoituksin pienentetty nykyisestä tilanteesta (75%) huomattavasti nykyistä alhaisemmaksi (26%) ensimmäisen järviavuoden aikana (kuva 8). Taimenten luonnollinen kuolleisuus, kasvu ja kalastuskuolleisuus ensimmäisen järviavuoden jälkeen sekä bioenergeettisen mallin parametrit, kuten ravinnon koostumus, pidettiin nykyisen kaltaisina. Simuloidun kalastusrajoituksen mukaan huomattavasti suurempi osa istutetuista taimenista selviäisi toiselle järviavuodelle, jonka jälkeen ne kalastettaisiin nykyistä

kookkaampina. Tulosten mukaan erityisesti toisen järvi­vuoden kalojen määrän lisääntymisen vuoksi taimenpopulaation kokonaiskulutus kasvaisi huomattavasti nykyisestäään. Ravinnon kokonaiskulutus kasvaisi 88,7% nykytilanteesta (48,5 tonnista 91,5 tonniin). Vuosittainen muikkupredaatio lisääntyisi 37,6 tonnista 68,3 tonniin (81,6%) ja kuoreen kulutus 8,8 tonnista 18,1 tonniin (105,7%). Kuhapopulaatiolle ei vastaavaa simulaatiota tehty, koska populaatio vuonna 1995 ei ollut vielä tasaantunut, vaan oli voimakkaassa kasvussa.



Kuva 8. Nykyinen ja simuloitu (kalastuskuolevuus alentuu 75%:sta 26%:iin) taimenpopulaatio Oulujärvellä.

3.2.3. Siirrytään pyyntikokoisten taimenten istutuksiin

Taimenen ravinnonkulutusta arvioitiin myös tilanteessa, jossa nykyiset istutukset korvattaisiin kokonaan pyyntikokoisilla istukkailla. Vuosien 1992-1995 keskimääräinen istutustiheys (42 200 2-3 -vuotiasta taimenta) muutettiin keskimääräisen hinta-arvion perusteella rahaksi (583 504 mk). Tämän jälkeen arvioitiin, kuinka monta pyyntikokoista 40-45 cm:stä taimenta rahalla saataisiin (15 800 kpl). Vastaavan kokoluokan merkintätulosten (Hyvärinen, 1997) perusteella määritettiin kalojen kasvu, luonnollinen kuolevuus ja kalastuskuolevuus. Bioenergetisessä mallissa oletettiin, että kalat käyttäisivät samaa ravintoa kuin vastaavan kokoiset 2-3 -vuotiaina istutetut taimenet (3-5 järvi­vuotiaat).

Laskelman mukaan istutusten saalis (12 300 kpl) saataisiin pääasiassa istutusvuotena: 86,9% saalistettaisiin istutusvuonna, 11,7% toisena, 1,2% kolmantena, 0,1% neljäntenä ja 0,01% viidentenä järvi­vuotena. Vaikka pyyntikokoiset istukkaat joutuisivatkin nopeasti saaliiksi taimenen ravinnon kokonaiskulutus nousisi nykytilanteesta 7,2% (48,5 tonnista 52,0 tonniin). Kulutuksen nousu johtuisi

lähinnä siitä, että isot kalat joutuvat käyttämään elintoimintoihin ja sukutuotteisiin runsaasti energiaa jolloin kasvuun käytetyn ravinnon osuus on suurilla kaloilla pieni. Suurempi osuus syödyistä muikuista ja kuoreista kuluisi elintoimintojen ylläpitämiseen ja liikkumiseen verrattuna nykytilanteeseen. Kasvuun käytetyn ravinnon osuus kulutetusta ravinnosta viitenä järvivuotena olisi 16,8%, 8,2%, 4,2%, 2,6% ja 1,5%. Jos pyyntikokoisten istukkaiden ravinto noudattaisi nykyistä samankokoisten taimenten ravintojakaumaa Oulujärvessä, muikun ja kuoreen kulutuksessa tapahtuisi muutoksia. Muikun kulutus laskisi nykyiseen tilanteeseen verrattuna 17,2% (37,6 tonnista 31,1 tonniin) ja kuoreen kulutus lisääntyisi 51,1% (8,8 tonnista 13,3 tonniin). Pyyntikokoisena istutettujen taimenten ravintoa ei kuitenkaan ole selvitetty.

3.3 Nielemissuunta

Syöntisuunta (pääedellä tai pyrstöedellä) pystyttiin määrittämään yhteensä 813:sta taimenen saaliskalasta ja 121:stä kuhan saaliskalasta. Järvitaimen nieli saaliskaloja merkitsevästi enemmän pääedellä (530 kalaa, 65,9%) kuin pyrstöedellä (268 kalaa, 34,1%) ($\chi^2=86,02$, $df=1$, $p<0,01$). Pää- tai pyrstöedellä syötyjen kalojen koossa ei ollut tilastollista eroa. Sen sijaan kuha nieli saaliskaloja samassa suhteessa sekä pää- (51,2%) että pyrstöedellä (48,8%) ($\chi^2=0,08$, $df=1$, N.S.). Kuore oli ainoa molemmille lajeille yhteinen saalislaji, josta oli riittävästi havaintoja lajikohtaiseen tarkasteluun. Yhteensä 191:stä järvitaimenen syömästä kuoreesta merkitsevästi enemmän oli nielty pääedellä (137, 71,7%) kuin pyrstöedellä ($\chi^2=36,08$, $df=1$, $p<0,01$). Kuha oli syönyt myös kuoretta yhtäläisesti pääedellä (28, 48,3%) ja pyrstöedellä (30, 51,7%) ($\chi^2=0,07$, $df=1$, N.S.). Me käytimme yhtäläisten prosenttiosuuksien testiä (testing of equal percentages, Sokal and Rohlf 1969, sivu 607) testataksemme eroa saaliskalojen syöntisuunnassa kuhan ja taimenen välillä. Sekä kaikkien saaliskalojen tarkastelussa ($t_s=3,0$, $p<0,01$) ja kuoreen osalta ($t_s=3,2$, $p<0,01$) järvitaimen oli niellyt merkitsevästi suuremman osuuden saaliskaloista pääedellä verrattuna kuoreeseen.

4. Tulosten tarkastelu

Kuhan ja taimenen ravinnossa ja ravinnonkäytön tehokkuudessa oli huomattavia eroja Oulujärvässä. Lajien välillä on huomattavia eroja fysiologiassa ja ekologisissa sopeutumisissa. Kuha on sopeutunut lämpimään veteen (Hokansson, 1977) ja elää Oulujärvässä lähellä esiintymisalueensa pohjoisrajaa (Colby ja Lehtonen 1994). Kuha suosii myös sameita vesiä (Marshall, 1977). Taimenen optimilämpötila (12-15 °C) on alhaisempi kuin kuhan (Cherry *et al.*, 1977, Reynolds & Casterlin, 1979; Olsson *et al.*, 1988) ja taimen saalistaa valoisammissa vesikerroksissa kuin kuha. Nämä erot sopeutumisessa erilaisiin valaistukseen ja lämpötilaoloihin selittävät myös osaltaan eroja ravinnossa: kuore oli tärkein ravintolaji kuhalle ja muikku taimenelle. Kuore ja muikku ovat todennäköisesti myös sopeutuneet erilaisiin olosuhteisiin ja petokalat käyttävät ravinnokseen elinympäristössään runsainta soveliaista ravintokohdetta (Brandt ym. 1980, Olsson ym. 1988).

Molempien petokalojen käyttämät ravintokalat olivat pituudeltaan suhteellisen kapealta jakaumalta. Syötyjen petokalojen pituus oli pääosin 10 cm tai alle. Oulujärvässä jo 1-vuotias muikku on kasvanut yli 10 cm:n pituiseksi, joten pääosa kulutuksesta keskittyy 0+-ikäisiin muikkuihin. Kuore kasvaa huomattavasti hitaammin ja on sopivan kokoinen petokalojen saalistettavaksi huomattavasti pitempään.

Kahden lajin ravinnonkulutuksen ajoittuminen eri ikäluokkiin poikkesi selvästi toisistaan. Taimenet istutetaan pääasiassa suhteellisen kookkaina (yli 20 cm) ja kalastus alkaa harventaa niitä voimakkaasti heti istutuksen jälkeen. Tämän vuoksi suurin osa taimenpopulaation ravinnonkulutuksesta Oulujärvässä ajoittuu ensimmäiseen järvi vuoteen heti istutuksen jälkeen. Kuhat sen sijaan istutetaan kesänvanhoina poikasina ja luonnollinen kuolevuus on merkittävin populaatiota harventava tekijä istutuksen jälkeen. Kuhapopulaation suurin ravinnonkulutus on viisivuotiailla kaloilla, jonka jälkeen kanta harvenee lähinnä kalastuksen vuoksi. Yksilötasolla järvitaimen Oulujärvässä kulutti huomattavasti enemmän ravintoa kuin kuha. Tämä johtuu järvitaimenen paremmasta kasvusta. Myös elintoimintoihin kuluu enemmän energiaa kuin kuhalla. Kuha kasvaa Oulujärvässä hitaasti lähinnä alhaisten vedenlämpötilojen vuoksi. Vuoden 1995 tilanteessa kuha ja taimenpopulaatiot Oulujärvässä kuluttivat lähes yhtä suuren määrän kalaa. Kuhapopulaatio oli kappaleissa mitaten kuitenkin huomattavasti suurempi kuin taimenpopulaatio. Taimenen ravinnonkulutus keskittyi erityisesti muikkuun ja taimen onkin tärkein petokala, joka toimii muikkukannan säätelijänä. Kuhakanta oli kuitenkin kasvussa vuonna 1995 ja jos sama kasvu jatkuu

tulevaisuudessa, kuhan kulutus erityisesti kuoreeseen, mutta myös muikkuun tulee lisääntymään. Kuoreesta ei valitettavasti ollut vielä riittävästi tietoa, jotta Oulujärven kuorekanta voitaisiin luotettavasti arvioida. On myös mahdollista, että kuhakanta Oulujärnessä lisääntyy tulevaisuudessa myös luonnollisen lisääntymisen kautta. Lämpötila on tekijä, jonka on havaittu voimakkaimmin vaikuttavan kuhan vuosiluokkien vahvuuteen (van Densen & Grimm, 1988) ja ainakin yhdeksi syyksi kuhakantojen romahtamiseen 1950-1960 luvulla on arvioitu lämpötilojen lasku (Colby & Lehtonen, 1994). Lämmin jakso lämpötiloissa voisi mahdollistaa luonnollisen lisääntymisen ja lisäksi pienentää kuhaistukkaiden kuolevuutta. Colbyn & Lehtosen (1994) mukaan kuhasaalis Oulujärvellä on 1950 luvulla ennen kannan romahtamista ollut moninkertainen verrattuna nykyiseen noin 10 tonnin saaliiseen.

Hauki ja made ovat myös merkittäviä ja runsaita petokaloja Oulujärnessä. Tässä työssä ei kerätty tietoa hauen ja mateen ravinnosta. Suuntaviivoja näiden kalojen ravinnosta saadaan kuitenkin kahdesta Oulujoen vesistön järvestä, Lentuasta ja Ontojärvestä, kerätyistä ravintinäytteistä (Korhonen & Heikinheimo-Schmid 1993). Muikku muodosti pienen osan näiden lajien ravinnosta, mutta kuoreen osuus oli huomattava. Näiden tulosten perusteella voidaan arvioida, että hauen ja mateen kulutus Oulujärnessä voi olla merkittävä erityisesti kuoreen osalta.

Muikkukanta Oulujärnessä vaihtelee huomattavasti, mutta vaihteluun vaikuttavia syitä ei vielä tunneta. Nykytilanteessa vain pieni osa muikun vuosittaisesta biomassasta joutuu kuhan ja taimenen ravinnoksi. Molempien petokalojen saalistus on kuitenkin keskittynyt saaliskalojen kokojakauman perusteella 0+-ikäisiin muikkuihin. Bioenergeettisen mallin tulosten mukaan keskimääräisessä muikkutilanteessa (1987-1995) 21.0% tästä ikäryhmästä joutui näiden petokalojen ravinnoksi, mutta huonossa muikkutilanteessa syötyjen muikkujen osuus voi olla yli 55%. Tähän laskelmaan liittyy kuitenkin kaksi merkittävää mahdollista virhelähdettä. Ensimmäinen virhetekijä liittyy muikkukannan arviointiin. Muikun luonnollisesta kuolevuudesta on hyvin vähän tietoutta. Esimerkiksi Salojärvi (1991) käytti populaatioarvioissaan arvoja väliltä 0.3-0.7. Tässä työssä käytettiin keskimääräistä arvoa 0.5. Jos muikun luonnollinen kuolevuus on todellisuudessa suurempi tai pienempi, vaikuttaa se tietysti kannan kokoon ja tätä kautta petokalojen saalistamien muikkujen osuuteen.

Toinen virhetekijä liittyy ravinnonvalintaan. Huonossa ravintotilanteessa on todennäköistä, että taimen joutuu vaihtamaan energeettisesti huonompaan ravintokohteeseen, kuten kuoreeseen, tai joutuu käyttämään optimikokoa joko suurempia tai pienempiä ravintokohteita. Esimerkkejä tällaisesta muutoksesta petokalan ravinnosta on useita (Stewart & Ibarra, 1991; Hartman & Margraf,

1992). Tällöin Oulujärvestä alhaisen muikkukannan aikana 0+-muikkujen kulutus pienenee tässä työssä havaitusta, joka tehtiin hyvän muikkukannan aikana. Tähän viittaa myös muikkukadon aikana Oulujärvestä kerätty niukka taimenen ravintoaineisto (N=20 mahaa), jolloin kuoretta oli taimenen ravinnossa huomattavasti vuosien 1994-1996 aineistoa enemmän. Kuoreen energiasisältö ei ole muikkua pienempi, mutta taimenen kannalta on todennäköisesti energeettisesti epäedullisempaa ruokailta optimista poikkeavissa lämpö- ja valaistusolosuhteissa. Myös kuoreen saalistaminen voi olla tehottomampaa kuin muikun kohdalla. Valitettavasti kuoreen biologiaa tunnetaan suhteellisen huonosti, eikä esimerkiksi kuoreen kannanvaihteluista Oulujärvestä ole tietoa.

Jos petokala joutuu vaihtamaan vähemmän sopivaan ravintoon seurauksena todennäköisesti on heikompi kasvu tai jopa suurempi kuolleisuus. Esimerkiksi Oulujärvellä suuri istutustiheys ei välttämättä ole johtanut suureen kalastettavaan taimenkantaan. Todennäköistä on että suurin kuolleisuus tapahtuu heti istutuksen jälkeen. Vaihe, jossa petokala alkaa käyttää elävää ravintoa, on tärkeä eloonjäännille (Brodeur, 1991). Jos ravintoa on niukalti tai petokalan saalistuksen onnistuminen heikkoa, kuolleisuus voi nousta suureksi. Vaikka taimenet istutetaan suhteellisen kookkaina, on istutuksen jälkeinen elävään ravintoon siirtyminen myös taimenen eloonjäännin kannalta tärkeä vaihe. Tässä työssä havaittiin ravintovalikoiman laajeneminen muikusta ja kuoreesta myös muihin lajeihin vanhemmilla ja suuremmilla kuhilla ja taimenilla. Suuremmat kalat pystyvät morfologisten ominaisuuksiensa vuoksi syömään suurempia ravintokohteita (esim. siika) ja myös käyttämään ravinnokseen enemmän esimerkiksi piikkiruodoin varustettuja kaloja (esim. ahvenkalat). Suuremmille kaloille on myös edullista käyttää suurempia ravintokohteita, jos niitä on runsaasti tarjolla.

Vaikka kalaa syövien lohikaloiden on havaittu huonossa ravintotilanteessa vaihtavan muihin kuin suosituimpaan ravintokohteeseen, on mahdollista että petokalojen saalistus vähentää saalislajin kannan hyvin alhaiselle tasolle ennen vaihtamista toisiin ravintokaloihin. Esimerkiksi Ebyn ym. (1995) mukaan, jos petokala kykenee etsimään ravintoa laajalta alueelta (kuten taimen) ja/tai saalislaji esiintyy parvissa (kuten muikku), on mahdollista että petolaji jatkaa saalislajinsa syömistä kunnes saalislajin kanta on syöty hyvin alhaiseksi. Petokalojen saalistuksen on havaittu olevan riittävän tehokasta harventaakseen saalislajinsa lähes loppuun (Carline *et al.*, 1984, Hartman & Margraf, 1993, Mason & Brandt, 1996). Nykytilanteessa Oulujärvestä näin ei tapahdu, koska kalastus harventaa tehokkaasti taimenistukkaita jo ensimmäisenä järvi vuotena. Kuitenkin, jos kalastuspaine pienenee ensimmäisen järvi vuoden aikana taimenpopulaatio ja samalle myös taimenpopulaation ravinnonkulutus muuttuu voimakkaasti. Huomattavasti enemmän kaloja selviytyy toiselle

järviuodelle. Tällä on tietysti positiivisia vaikutuksia: taimensaalis ja taimenistutusten tuloksellisuus paranee huomattavasti. Samalla kuitenkin ravinnonkulutus lisääntyy. Tällöin edellä mainitut virhelähteet ja oletukset (taimenen ravinto, kasvu ja kuolevuus pysyvät nykyisellään) huomioiden riski sille, että taimen kuluttaa muikkua erityisesti huonon muikkukannan aikana liikaa järven ravintovaroihin nähden, kasvaa. Lisäksi jos kuhakanta järvessä edelleen kasvaa, kasvaa petokalojen saalistus edelleen erityisesti kuoreeseen mutta myös muikkuun. Tulosten mukaan petokalojen istutuksia tulisi myös Oulujärvessä pyrkiä sovittamaan ravintovarojen vaihteluun nähden erityisesti silloin, jos istutusten tuloksia halutaan parantaa kalastusta säätelemällä (joka on istutusten onnistumisen kannalta olennainen asia).

Siirtyminen kokonaan pyyntikokoisten taimenten istutuksiin nykyistä keskimääräistä istutusmäärää arvoltaan vastaavalla määrällä nostaisi bioenergeettisen mallin mukaan ravinnon kokonaiskulutusta Oulujärvessä, vaikka taimenen populaatiokoko pienenesi huomattavasti. Tämä johtuu siitä, että kasvun kannalta suuret kalat ovat varsin tehottomia ravinnonkäyttäjiä. Suurempi osuus kuin pienemmillä istukkailla kuluu elintoimintoihin, sukutuotteisiin sekä liikkumiseen ja vastaavasti pienempi kasvuun. Mikäli pyyntikokoisena istutetut taimenet söisivät kalaravintoa samassa suhteessa kuin nykyiset vastaavankokoiset kalat Oulujärvessä, kokonaiskulutus lisäys näkyisi erityisesti kuoreen kulutuksen lisääntymisenä. Muikun kulutus pienenesi hieman. Pyyntikokoisena istutettujen taimenten ravinnosta ei ole kuitenkaan tehty selvitystä. Saaliiden muutoksiin ja jakautumiseen ei tässä raportissa oteta kantaa.

Kuha nieli ravintokaloja tasaisesti sekä pää- että pyrstöedellä, kun taas taimen nieli kaloja pääasiassa pääedellä. Marshallin (1977) mukaan kuha tarttuu saaliskalaan satunnaisella tavalla, yleensä joko sivusta tai takaa. Elshoud-Oldenhaven (1979) mukaan kuha on hyvin joustava tavassa, jolla se saalistaa ravintonsa. Laji, ravinnon koko ja saaliin sijainti määrää tavan, jolla kuha hyökkää. Onnistuneen kiinnioton jälkeen suuret tai suurehkot saaliskalat (yli 60% pään pituudesta) puristetaan hampaiden väliin, sitten ote heltiää ja kuha imaisee saaliskalan sisäänsä. Luonnosta tehtyjen havaintojen mukaan kuhan on havaittu nielevän saaliskalansa pääasiassa pyrstöedellä (Deelder & Willemsen, 1964), mutta myös päinvastaisesta nielemissuunnasta on havaintoja (Willemsen, 1977). Sonestenin (1991) mukaan 4-8 cm saaliskalat niellään pyrstöedellä, mutta suuremmat ja piikkiruodoin tai muunlaisilla puolustusmekanismein varustetut kalat pääosin pääedellä. Tässä työssä pääosa kuhan saaliskaloista oli suhteellisen kapealla pituusalueella keskiarvon (7,5 cm) ympärillä. Jos kuha hyökkää saaliskalan sivusta tai vaihtelevalla tavalla saaliskalan koosta ja sijainnista riippuen, lopputuloksena olisi yhtä paljon pää- ja pyrstöedellä syötyjä kaloja, kuten tässä työssä havaittiin.

Todennäköisesti kuhalla ei ole erityistä etua kääntää saalistaan kumminkaan päin, koska pääosalla saaliskaloja (esim. kuore) ei ole piikkiruotoja tai muita puolustusmekanismeja saaliskalaa vastaan. Yhtenä sivusta hyökkäämisen etuna pidetään sitä, että se minimoi saaliskalan mahdollisuudet päästä pakoon (Webb & Skadsen, 1980).

Damsgårdin (1993) kokeelliset työt antoivat viitteitä siitä, että nieriä, *Salvelinus alpinus*, otti saaliskalansa sivusta hyökäten. Taimen taas saalisti ravintokalaansa pääasiassa takaapäin. Norjalaisessa järvessä taimenen havaittiin nielevä mutuja pääasiassa pyrstöedellä, mutta suuremmat nieriät syötiin pääedellä (L'abée-Lund ym. 1995). Tässä työssä taimenen havaittiin nielevän ravintokaloja enemmän pää- kuin pyrstöedellä. Taimenen saaliskalojen koko Oulujärvessä sijoittuu L'abée-Lund ym. työhön verrattuna mutujen ja nieriöiden väliin. Pääedellä nielemisen etuna on saaliskalan pakomahdollisuuksien pieneneminen verrattuna pyrstöedellä nielemiseen, nielemiseen nopeutuminen ja helpottuminen (Reimchen, 1991). Me oletamme, että pääedellä nieleminen oli taimenelle energieettisesti optimaalista tilanteessa, jossa se ruokailee tiheissä ja laikuttaisesti esiintyvällä ravintokalalla muikkukannan ollessa korkealla tasolla. Näin se pystyy optimoimaan energiansaantinsa (optimal foraging theory, esim. Townsend & Winfield, 1985). Se on myös osoitus siitä, että petokala pystyy joustavasti muuttamaan käyttäytymistään vallitsevan tilanteen mukaan (Dill, 1983).

Kiitokset

Tekijät kiittävät kaikkia näytteiden keräyksessä mukana olleita kalastajia. Laboratoriossa aineiston käsittelyssä auttoivat Simo Kemppainen, Tapio Laaksonen, Rauno Hokki ja Olli Wan Der Meer.

5. Kirjallisuus

Beauchamp, D.A., D.J. Stewart & G.L. Thomas 1989. Corroboration of bioenergetics model for sockeye salmon. *Trans. Am. Fish. Soc.* 118: 597-607.

Brandt, S.B., J.J. Magnuson & L.B. Crowder, 1980. Thermal habitat partitioning by fishes in Lake Michigan. *Can. J. Fish. Aquat. Sci* 37: 1557-1564.

- Brodeur, R.D., 1991. Ontogenic variations in the type and size of prey consumed by juvenile coho, *Oncorhynchus kisutch*, and chinook, *O. tsawytscha*, salmon. *Environ. Biol. Fishes* 30: 303-315.
- Brodeur, R.D., R.C. Francis & W.G. Pearcy, 1992. Food consumption of juvenile coho (*Oncorhynchus kisutch*) and chinook salmon (*O. tsawytscha*) on the continental shelf off Washington and Oregon. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 49: 1670-1685.
- Bryan, S.D., C.A. Soupir, W.G. Duffy & C.E. Freiburg, 1996. Caloric densities of three predatory fishes and their prey in Lake Oahe, South Dakota. *J. Freshw. Ecol.* 11: 153-161.
- Carline, R.F., B.L. Johnson & T.J. Hall, 1984. Estimation and interpretation of proportional stock density for fish populations in Ohio impoundments. *North Am. J. Fish. Manage.* 4: 139-154.
- Cherry, D.S., K.L. Dickson, J. Cairns & J.R. Stauffer, 1977. Referred, avoided and lethal temperatures of fish during rising temperature conditions. *J. Fish. Res. Board Can.* 34: 239-246.
- Colby, J. & H. Lehtonen, 1994. Suggested causes for the collapse of zander, *Stizostedion lucioperca* (L.), populations in northern and central Finland through comparisons with north American walleye, *Stizostedion vitreum*, (Mitchill). *Aqua Fennica* 24: 9-20.
- Damsgård, B., 1993. Biomanipulation with piscivorous fish. An experimental study of prey selection, food consumption and growth of piscivorous brown trout, *Salmo trutta* L., and Arctic charr, *Salvelinus alpinus* (L.). Ph.D. Thesis. University of Tromsø.
- Disler, N.N. & S.A. Smirnov, 1977. Sensory organs of the lateral-line canal system in two percids and their importance in behaviour. *J. Fish. Res. Board Can.* 34: 1492-1503.
- Deelder, C.L. & J. Willemsen, 1964. Synopsis of biological data on the pike-perch *Lucioperca lucioperca* (Linnaeus) 1958. *FAO Fish. Synopsis*, 28, 60 p.
- Densen, W-L.T. van & J. Grimm, 1988. Possibilities for stock enhancement of pikeperch (*Stizostedion lucioperca*) in order to increase predation on planktivores. *Limnologica* (Berlin) 19: 45-49.
- Dill, L.M., 1983. Adaptive flexibility in foraging behavior of fishes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 40: 398-408.

- Eby, L.A., L.G. Rudstam & J.F. Kitchell, 1995. Predator responses to prey population dynamics: an empirical analysis based on lake trout growth rates. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 52: 1564-1571.
- Elliott, J.M., 1976a. Body composition of brown trout (*Salmo trutta* L.) in relation to temperature and ration size. *J. Anim. Ecol.* 45: 561-580.
- Elliott, J.M., 1976b. The energetics of feeding, metabolism and growth of brown trout (*Salmo trutta* L.) in relation to body weight, water temperature and ration size. *J. Anim. Ecol.* 45: 923-948.
- Elliott, J.M., 1976c. Energy losses in the waste products of brown trout (*Salmo trutta* L.). *J. Anim. Ecol.* 45: 561-580.
- Elshoud-Oldenhave, M.J.W., 1979. Prey capture in the pike-perch, *Stizostedion lucioperca* (Teleostei, Percidae): A structural and functional analysis. *Zoomorphologie* 93: 1-32.
- Hartman, K.J. & F.J. Margraf, 1992. Effects of prey and predator abundances on prey consumption and growth of walleyes in western Lake Erie. *Trans. Am. Fish. Soc.* 121: 245-260.
- Hartman, K.J. & F.J. Margraf, 1993. Evidence of predatory control of yellow perch (*Perca flavescens*) recruitment in Lake Erie, U.S.A. *J. Fish. Biol.* 43: 109-119.
- Hewett, S.W. & Johnson, B.L., 1992. Fish bioenergetics model 2: a generalized bioenergetics model for fish growth for microcomputers. Univ. Wis. Sea Grant Tech. Rep. WIS-SG-92-250.
- Hokanson, K.E.F., 1977. Temperature requirements of some percids and adaptations to the seasonal temperature cycle. *J. Fish. Res. Board Can.* 34: 1524-1550.
- Hyvärinen, P. 1997. Kappaleista kiloja ja kiloista kappaleita. Eri kokoisten järvitaimenistukkaiden kannattavuusvertailu Oulujärvellä. Riista ja kalatalouden tutkimuslaitos. Kalantutkimuksia (käsikirjoitus).
- Kitchell, J.F., D.J. Stewart & D. Weininger 1977. Applications of a bioenergetics model to yellow perch (*Perca flavescens*) and walleye (*Stizostedion vitreum vitreum*). *J. Fish. Res. Board Can.* 34: 1922-1935.

- Korhonen, P. & O. Heikinheimo-Schmid 1993. Suurten petokalojen ravinto Ontojärvessä ja Lentuassa ja ravinnonkulutuksen arviointi. Riista ja kalatalouden tutkimuslaitos. Kalantutkimuksia 70. 52 p.
- Krebs, C.J. 1989. Ecological methodology. New York, Harper & Row. 644 pp.
- L'abée-Lund, J.H. , P. Aass & H. Saegrov, 1996. Prey orientation in piscivorous brown trout. J. Fish. Biol. 48:871-877.
- Lyons, J. & J.J. Magnuson, 1987. Effects of walleye predation on the population dynamics of small littoral-zone fishes in a Northern Wisconsin lake. Trans. Am. Fish. Soc. 116: 29-39.
- Marshall, T.R., 1977. Morphological, physiological, and ethological differences between walleye (*Stizostedion vitreum vitreum*) and pikeperch (*S. lucioperca*). J. Fish. Res. Board Can. 34: 1515-1523.
- Mason, D.M. & S.B. Brandt, 1996. Effect of alewife predation on survival of larval yellow perch in an embayment of Lake Ontario. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 53: 1609-1617.
- O'Gorman, R., R.A. Bergstedt & T.H. Eckert, 1987. Prey fish dynamics and salmonine predator growth in Lake Ontario, 1978-84. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 44: 390-403.
- Olsson, R.A., J.D. Winter, D.C. Nettles & J.M. Haynes 1988. Resource partitioning in summer by salmonids in south-central Lake Ontario. Trans. Am. Fish. Soc. 117: 552-559.
- Pope, J.G., 1972: An investigation of an accuracy of virtual population analysis.
ICNAF Res. Bull. 9: 65-74.
- Reimchen, T., 1991. Evolutionary attributes of head first manipulation and swallowing in piscivores. Can. J. Zool. 69: 2912-2916.
- Reynolds, W.W. & M.E. Casterlin, 1979. Thermoregulatory behaviour of brown trout, *Salmo trutta*. Hydrobiologia 62: 79-80.
- Salojärvi, K., 1991. Recruitment mechanisms of the vendace (*Coregonus albula* (L.)) in Lake Oulujärvi, northern Finland. Aqua Fennica 21: 163-173.

- Salojärvi, K., 1992. Compensation in whitefish (*Coregonus lavaretus* L. s.l.) populations in Lake Oulujärvi, northern Finland. Finnish Fish. Res. 13: 31-48.
- Sokal, R.R & Rohlf, F.J., 1969. Biometry. San Fransisco, Freeman. 776 pp.
- Sonesten, L., 1991. Gösens biologi en litteratursammanställning. Information från Sötvattenslaboratoriet Drottningholm 1. pp. 89. (In Swedish with English summary)
- Stewart, D.J. & M. Ibarra, 1991. Predation and production by salmonine fishes in Lake Michigan, 1978-88. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 48: 909-922.
- Stewart, D.J., J.F. Kitchell & L.B. Crowder, 1981. Forage fishes and their salmonid predators in Lake Michigan. Trans. Am. Fish. Soc. 110: 751-763.
- Stewart, D.J., D. Weininger, D.V. Rottiers & T.A. Edsall, 1983. An energetics model for lake trout, *Salvelinus namaycush*: application to the Lake Michigan population. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 40: 681-698.
- Thornton, K.W. & Lessem, A.S., 1978. A temperature algorithm for modifying biological rates. Trans. Am. Fish. Soc. 107: 284-287.
- Townsend, CR. & I.J. Winfield, 1985. The application of optimal foraging theory to feeding behaviour in fish. In: Tytler, P. & P. Calow, Fish energetics, new perspectives. Croom Helm, Sydney. 349 p.
- Webb, P.W. & J.M. Skadsen, 1980. Strike tactics of *Esox*. Can. J. Zool. 58: 1462-1469.
- Willemsen, J., 1978. Influence of temperature on feeding, growth and mortality of pikeperch and perch. Verh. Internat. Verein. Limnol. 20: 2127-2133.
- Wootton, R.J., 1990. Ecology of teleost fishes. Fish and Fisheries Series 1. Chapman & Hall, London. 404 p.
- Zyznar, E.S. & M.A. Ali, 1975. An interpretative study of the organisation of the visual cells and the tapetum lucidum of *Stizostedion*. Can. J. Zool. 53: 180-196