

Pro gradu -tutkielma

**Tehokalastuksen vaikutukset mesotrofisen Lappajärven
kuorepopulaatioon (*Osmerus eperlanus* (L.))**

Mika Sivil



Jyväskylän yliopisto

Bio- ja ympäristötieteiden laitos

Kalabiologia ja kalatalous

10.12.2007

JYVÄSKYLÄN YLIOPISTO, Matemaattis-luonnontieteellinen tiedekunta

Bio- ja ympäristötieteiden laitos
Kalabiologia ja kalatalous

SIVIL MIKA, O.: Tehokalastuksen vaikutukset mesotrofisen Lappajärven kuorepopulaatioon (*Osmerus eperlanus* (L.))
Pro gradu: 76 s., 11 liitettä
Työn ohjaajat: FT Timo Marjomäki, FM Anssi Teppo
Tarkastajat: FT Timo Marjomäki, FM Hannu Salo
Joulukuu 2007

Hakusanat: biomanipulaatio, kohorttianalyysi, kuore, mesotrofinen, *Osmerus eperlanus* (L.), populaatiodynamiikka, tehokalastus

TIIVISTELMÄ

Tehokalastus on järvien kunnostusmenetelmä, jolla pyritään yleensä parantamaan veden laatua. Planktoninsyöjäkalojen tehokalastuksen tarkoituksena on etenkin heikentää eläinplanktoniin kohdistuvaa kalapredaatiota, minkä seurauksena eläinplanktonin toivotaan runsastuvan ja sen kasviplanktoniin kohdistaman laidunnuksen voimistuvan. Lukuisissa järvissä runsaana esiintyvään planktoninsyöjään, kuoreeseen (*Osmerus eperlanus* (L.)), kohdistuvasta tehokalastuksesta on kokemuksia ainoastaan muutamalta järveltä.

Tässä tutkimuksessa selvitettiin rehevöityneellä Lappajärvellä vuosina 2001–2004 toteutetun tehokalastuksen vaikutuksia kuorekantaan. Kuore ja muikku (*Coregonus albula* (L.)) ovat ulapan merkittävimmät planktoninsyöjät Lappajärvellä. Keskeisenä menetelmänä tutkimuksessa oli kohorttianalyysi. Kuore oli tehokalastuksen pääkohdelaji. Kuoretta pyydettiin vuosina 2001–2004 kaikkiaan noin 22,2 kg/ha eli keskimäärin 5,6 kg/ha/a.

Pääosin tehokalastuksen seurauksena Lappajärven kuorekannan tiheys ja biomassa pienenevät kahdessa vuodessa noin 90 %, mutta keväällä 2003 syntynyt runsas kuorevuosiluokka kasvatti kannan tiheyden hetkellisesti vuoden 2001 alun lukemiin. Kuorekannan tuotanto suhteessa omaan biomassaansa (P/B) kasvoi kannan nuorentumisen ja yksilöiden kasvun nopeutumisen seurauksena. Kuorekannan predaatiolla ei vaikuta olevan huomattavaa vaikutusta eläinplanktonin runsauteen Lappajärvellä.

UNIVERSITY OF JYVÄSKYLÄ, Faculty of Mathematics and Science

Department of Biological and Environmental Science

Fish Biology and Fisheries

SIVIL MIKA, O.: The effects of mass removal on the smelt (*Osmerus eperlanus* (L.)) stock of mesotrophic Lake Lappajärvi

Master of Science Thesis: 76 p., 11 appendices

Supervisors: PhD Timo Marjomäki, MSc Anssi Teppo

Inspectors: PhD Timo Marjomäki, MSc Hannu Salo

December 2007

Key Words: biomanipulation, cohort analysis, mass removal, mesotrophic, *Osmerus eperlanus* (L.), population dynamics, smelt

ABSTRACT

Mass removal of fish is a lake restoration method that is usually used to improve water quality. The aim in removing planktivores is especially to reduce the fish predation on zooplankton that is then hoped to increase its grazing on phytoplankton. There are only a few lakes where mass removal of smelt (*Osmerus eperlanus* (L.)), one of the main planktivores in numerous lakes, has been carried out.

In this study, the effects of mass removal on the smelt stock of eutrophicated lake Lappajärvi in the years 2001–2004 was assessed. Smelt and vendace (*Coregonus albula* (L.)) are the main planktivores in Lake Lappajärvi. The core method in the study was cohort analysis. Smelt was the main target species in the mass removal. The total smelt yield in the years 2001–2004 was c. 22,2 kg/ha, on an average c. 5,6 kg/ha/a.

Mainly due to the mass removal, the density and biomass of the smelt stock collapsed c. 90 % in two years, but a strong year class 2003 increased the density momentarily back to the level of beginning of the year 2001. The production per biomass ratio (P/B) of the smelt stock increased due to the change of the age composition towards to the dominance of young age groups and due to the increase in the individual growth rate. The predation of the smelt stock doesn't seem to considerably effect the quantity of zooplankton in Lake Lappajärvi.

Sisältö

1. JOHDANTO	6
2. TUTKIMUKSEN TAUSTA	8
2.1. Järvien ravintoketjukurkunnostus.....	8
2.2. Kuoreen ekologiasta	8
2.2.1. Elinympäristövaatimukset	8
2.2.2. Elinkierto	9
2.2.3. Merkitys järvien ravintoverkossa.....	12
2.2.4. Kantoja säätelevistä tekijöistä.....	15
3. AINEISTO JA MENETELMÄT	18
3.1. Tutkimusalueen yleiskuvaus	18
3.2. Veden laatu	20
3.3. Veden lämpötila	21
3.4. Ulapan ravintoverkko	23
3.5. Kalastus ja kalansaaliit	24
3.6. Kalastuskirjanpito.....	25
3.7. Saalisnäytteenotto.....	25
3.8. Aineiston käsittely.....	27
3.8.1. Iänmääritykset.....	27
3.8.2. Pyyntiponnistukset.....	27
3.8.3. Kuoresaaliit ja niiden ikäjakaumat.....	29
3.8.4. Yksikkösaaliit troolikalastuksessa	29
3.8.5. Kuoreen kuolevuus	30
3.8.6. Kuorepopulaation koko ja tiheys	31
3.8.7. Kuorepopulaation biomassa ja tuotanto	33
3.8.8. P/B-suhde	33
3.8.9. Kutukanta–rekryytti -riippuvuus.....	34
3.8.10. Kuntokerroin.....	34
4. TULOKSET.....	34
4.1. Kuoreen pyyntiponnistukset	34
4.2. Kuoresaaliit	35
4.2.1. Massa- ja kappalemääräiset saaliit.....	35
4.2.2. Troolisaaliin pituusjakaumat	38
4.2.3. Ikäjakaumat	40
4.2.4. Troolikalastuksen yksikkösaaliit.....	40
4.3. Populaation koko ja tiheys.....	42
4.4. Populaation biomassa	43
4.5. Populaation tuotanto.....	45
4.6. P/B-suhde.....	46
4.7. Vuosiluokkien runsauden vaihtelu ja kutukanta–rekryytti -riippuvuus	46
4.8. Kuolevuus	47
4.9. Pyydystettävyys.....	49
4.10. Kasvu	50
4.11. Kuntokerroin	51
5. TULOSTEN TARKASTELU	52
5.1. Menetelmän tarkastelu.....	52
5.1.1. Kohorttianalyysi Lappajärven kuorekannan seurannassa	52
5.1.2. Saalismatriisin muodostus.....	53

5.1.3. Luonnollinen kuolevuus	55
5.1.4. Terminaalikalastuskuolevuudet	55
5.2. Tehokalastuksen ja muiden tekijöiden vaikutukset kuorekantaan	56
5.2.1. Kannan koko.....	56
5.2.2. Ikärakenne	57
5.2.3. Kasvu ja kunto	57
5.2.4. Tuotanto.....	59
5.2.5. P/B-suhde	59
5.2.6. Kuolevuus.....	59
5.2.7. Pyydystettävyys	60
5.3. Kuorevuosiluokkien runsauden vaihtelu	61
5.4. Kuoreen runsauden merkitys Lappajärvellä	63
Kiitokset.....	64
Kirjallisuus	64

1. JOHDANTO

Lappajärvi on Etelä-Pohjanmaan suurin ja kalataloudellisesti arvokkain järvi, joka on kuitenkin rehevöitynyt valuma-alueelta tulevan kuormituksen lisääntymisen seurauksena 1960-luvulta alkaen (Aaltonen & Teppo 2003). Rehevöityminen oli voimakkaimmillaan 1970- ja 1980-luvuilla mutta pysähtyi 1990-luvulla. Nykyään järven voimakas sisäinen kuormitus (Palomäki 2001) ylläpitää rehevyyttä, vaikka ulkoista kuormitusta on saatu vähennettyä. Lappajärven syvänteissä esiintyy kerrostuneisuuskausien aikana happikatoa, ja lähinnä syksyllä järvellä tavataan sinileväkukintoja.

Lappajärven kunnostamiseksi käynnistettiin kolme projektia. Vuosina 1996–1999 toteutettiin tehokalastusprojekti, jossa pyydettiin kaikkiaan 144 tonnia kuoretta (Ikonen & Heikkilä 2000). Vuosina 1999–2002 toteutettiin Lappajärvi Life -projekti, jossa pyrittiin etenkin vähentämään Lappajärveen tulevaa ulkoista vesistökuormitusta (Savola & Rautio 2003). Vuonna 2001 Alajärven, Lappajärven ja Vimpelin kalastusalue käynnisti Kalastus elinkeinoksi Lappajärvellä -hankkeen. Hankkeen päätavoitteina olivat Lappajärven ammattikalastuksen elvyttäminen uusia työpaikkoja luomalla ja vanhoja säilyttämällä sekä kalastuksen edellytysten parantaminen järven tilaa ja kalaston rakennetta tervehdyttämällä (Ikonen 2004). Oleellisena osana hankkeeseen kuului tehokalastus, ja vuonna 2001 aloitettiin Lappajärvelle uutena pyyntimuotona troolikalastus, jonka tarkoituksena oli vähentää etenkin runsaana esiintynyttä kuorekantaa. Ikonen & Heikkilän (2000) mukaan Lappajärvellä ennen troolipyynnin alkua tehdyissä kaikuluotauksissa havaittiin 2–5 m paksuja ja neliökilometrien laajuisia kuoreparvia syvänteiden yläpuolella välivedessä. Kuore hyötyy rehevöitymisestä yhdessä särkikalojen kanssa (Keto & Sammalkorpi 1988, Hirvonen & Salonen 1995, Sandström & Karås 2002).

Osmerus-suvun kuoreita on tutkittu runsaasti etenkin nykyisen Venäjän alueella sekä Pohjois-Amerikassa. Venäjän alueella on tutkittu runsaasti etenkin kuoreen (*Osmerus eperlanus* (L.)) elinkiertoa maan luoteisosissa sekä Volgan vesistöissä, jossa se on levinnyt tekoaltaiden rakentamisen myötä uusille alueille (Volodin & Ivanova 1987). Venäjän lisäksi kuoretutkimusta on Euroopassa tehty lähinnä Alankomaissa, Puolassa, Saksassa, Ruotsissa ja Suomessa. Pohjois-Amerikassa amerikankuoreen (*Osmerus mordax* (Mitchill)) tutkimus on keskittynyt suurten järvien alueelle, jossa se on istutusten seurauksena levinnyt useisiin vesistöihin (Evans & Loftus 1987). Pohjois-Amerikassa kuoretutkimus on painottunut kuoreen merkitykseen järvien ravintoverkoissa. Kuore ja amerikankuore ovat sekä morfologialtaan että ekologialtaan jokseenkin samanlaiset lajit, joten jatkossa tässä opinnäytetyössä ”kuoreella” tarkoitetaan *Osmerus*-suvun kuoreita.

Kuoreiden merkitys järvien ravintoverkossa on usein huomattava (Sterligova 1979, Frie & Spangler 1985, Evans & Loftus 1987, Svärdson ym. 1988, Turunen & Karjalainen 1992, Lantry & Stewart 1993, Kitchell ym. 2000, Nyberg ym. 2001, Johnson ym. 2004, Vinni ym. 2004, Jurvelius ym. 2005). Kuore vaikuttaa etenkin muihin pelagisiin lajeihin; se käyttää ravintoa eri trofiatasoilta sekä muokkaa ravintoverkon rakennetta ja energiavirtoja (Evans & Loftus 1987). Kuore siirtää tehokkaasti energiaa ravintoverkossa, sillä se pystyy käyttämään suuren suunsa ansiosta ravintonaan hyvin erikokoisia ravintokohteita ja soveltuu itse matalaruumiisena, pehmeälihaisena ja ilman piikkisiä eviä hyvin predaattorien ravinnoksi (Swanson ym. 2003). Kuoreen trofiataso nousee yksilökoon kasvaessa (Swanson ym. 2003). Kuore käyttää pääasiallisena ravintonaan eläinplanktonia, mutta etenkin suuret yksilöt syövät myös kalaa (Belyanina 1969, Nellbring 1989). Kuoretta käyttävät ravintonaan jokseenkin kaikki samassa vesistöissä esiintyvät petokalat (Evans &

Loftus 1987). Kuore voi itse käyttää ravintonaan sekä oman että muiden kalalajien poikasia (Belyanina 1969, Nellbring 1989).

Kuoreen merkitys sekä ammatti- että vapaa-ajan kalastukselle on Suomessa viime vuosikymmenten aikana ollut melko vähäinen, sillä sen arvostus ruokakalana on ollut alhainen. Kuoretta on siten viime vuosikymmeninä pyydetty Suomessa lähinnä rehukalaksi. Kuore on kuitenkin hyvänmakuinen kala (Poutanen 1997), ja sitä käytettiin aiemmin Suomessakin runsaasti ihmisravintona. 1900-luvun alussa kuore oli mm. Lappajärven tärkein saaliskala (Raitaniemi 1996). Kuoreenpyynnin kiinnostavuus ammattikalastukselle on Suomessa viime vuosina uudelleen kasvanut lähinnä Euroopan markkinoille suuntautuvan viennin vilkastumisen ansiosta (Sammalkorpi & Turunen 1995, Anon. 2006).

Tehokkaan kalastuksen vaikutuksia kuorekantoihin on tutkittu hyvin vähän. Sammalkorven & Turusen (1995) mukaan kuore kestää voimakasta kalastusta nopean elinkiertonsa ansiosta. Lappajärvellä kuoreen tiedetäänkin pysyneen 1900-luvun alussa pitkään vallitsevana lajina siihen kohdistuneesta voimakkaasta pyynnistä huolimatta (Raitaniemi 1996). Lahden Vesijärvellä tutkittiin tehokalastuksen (Horppila ym. 1996, Peltonen ym. 1999) ja Pohjois-Amerikan Huron-järvellä voimakkaan kutupyynnin loppumisen vaikutusta kuorekantaan (Frie & Spangler 1985). Kummallakin järvellä tehokkaan pyynnin havaittiin laskeneen populaation kokoa ja kasvattaneen nuorten yksilöiden osuutta siitä. Sen sijaan muutoksia kuoreen kasvunopeudessa havaittiin ainoastaan Huron-järvellä, jossa kasvu hidastui populaation voimistuttua pyynnin loppumisen seurauksena. Säskylän Pyhäjärvellä runsas kuorevuosiluokka 1993 kalastettiin jokseenkin kokonaan talveen 1996-97 mennessä (Sarvala ym. 1997), mikä osaltaan viittaa mahdollisuuteen harventaa kuorekanta merkittävästi Lappajärven kokoluokkaa olevilla järvillä.

Myös kuorekantojen tuotantoa on tutkittu vähän. Vilhunen (1987) arvioi Pro gradu – tutkielmassaan oligotrofisen Etelä-Konneveden kuorepopulaation tuotannon olleen noin 1 kg/ha/a. Lantry & Stewart (1993) arvioivat amerikankuoreen tuotannon vaihdelleen Pohjois-Amerikan suurilla järvillä alle yhden ja 52 kg/ha/a välillä. Kuoreen tuotannon ja oman biomassan väliseksi suhteeksi (P/B) he arvioivat 1,10–1,54. Kitchell ym. (2000) puolestaan arvioivat Pohjois-Amerikan Superior-järven kuoreen P/B-suhteeksi 2,20. Nuorten ikäryhmien P/B-suhde on suurempi kuin vanhojen: 0+ -kuoreiden P/B-suhteeksi Lantry & Stewart (1993) arvioivat 2,33–2,97, 1+ -kuoreiden 1,07–1,95, 2+ -kuoreiden 0,64–1,26 ja 3+ -kuoreiden 0,31–0,83.

Tämä pro gradu -tutkielma on osa Kalastus elinkeinoksi Lappajärvellä -hankkeen tieteellistä seuranta. Tavoitteena tässä opinnäytetyössä oli selvittää vuosina 2001–2004 toteutetun tehokalastuksen vaikutuksia Lappajärven kuorekantaan. Tutkimuksen hypoteesit olivat, että tehokalastuksen seurauksena kuorekannan (1) tiheys ja biomassa laskevat kalastuskuolevuuden kasvaessa ja (2) P/B-suhde kasvaa kannan nuortuessa ja yksilöiden kasvun nopeutuessa. Lisäksi tarkasteltiin kuoreiden pyydystettävyydessä ja kunnossa tapahtuneita muutoksia sekä kuoreen kutukanta-rekryytti -riippuvuutta. Keskeisenä menetelmänä tutkimuksessa oli kohorttianalyysi (Pope 1972), jolla selvitettiin kuorekannan koossa ja ikärakenteessa tapahtuneet muutokset. Kohorttianalyysillä laskettuja kanta-arvioita käytettiin edelleen kuoreen tuotannon, P/B-suhteen, kuolevuuden, pyydystettävyyden ja kutukanta-rekryytti -riippuvuuden arvioinnissa. Kohorttianalyysiä on aiemmin käytetty kuorekantojen arvioinnissa Pohjois-Amerikan Huron-järvellä (Frie & Spangler 1985), Etelä-Konnevedellä (Vilhunen 1987), Lahden Vesijärvellä (Horppila ym. 1996, Peltonen ym. 1999) ja Oulujärvellä (Hyvärinen & Huusko 2006).

2. TUTKIMUKSEN TAUSTA

2.1. Järvien ravintoketjukurkunnostus

Järvien ravintoketjukurkunnostuksella eli biomanipulaatiolla pyritään yleensä parantamaan veden laatua. Ravintoketjukurkunnostus soveltuu järviin, jotka ovat rehevöityneet aikaisemman ulkoisen kuormituksen vaikutuksesta ja joiden tila ei ole parantunut ulkoisen kuormituksen merkittävän alentamisen jälkeen sisäisen kuormituksen (ravinteiden siirtyminen pohjasedimenteistä takaisin veteen liukenemisen, resuspension, pohjaeläinten ja kalojen bioturbaation kautta) ylläpitäessä rehevyytensä (Sammalkorpi & Horppila 2005). Tiheet kalakannat voivat hidastaa rehevöityneen järven veden laadun parantumista kierrättämällä ravinteita ja/tai kuluttamalla huomattavissa määrin kasvinsyöjäeläinplanktonia (Lammens ym. 1990a). Rehevissä järvissä saalistavia petokaloja on huomattavasti enemmän kuin niitä saalistavia petokaloja (Urho 1994). Ulpaan runsaat planktonsyöjäkalakannat vähentävät suurikokoisten eläinplanktonilajien yksilömääriä (Reif & Tappa 1966, Horppila & Kairesalo 1992, Sarvala ym. 1997), jotka ovat tehokkaita kasviplanktonin laiduntajia ja siten ehkäisevät leväkukintoja (Mazumder 1994). Järvien ravintoketjukurkunnostuksissa pyritään yleensä vähentämään runsaita planktonia ja pohjaeläimiä syöviä kalakantoja tehokalastuksella, jolloin järvestä saadaan poistettua suoraan ravinteita sekä vähennettyä kalojen eläinplanktoniin kohdistamaa predaatiota ja pohjan bioturbaatiota. Myös ravinteiden kierto hidastuu kalakantojen harventuessa, jolloin kasviplanktonin tuotanto laskee (Sarvala ym. 2000).

Järvien ravintoketjukurkunnostus on saanut alkunsa Keski-Euroopasta ja Pohjois-Amerikasta. Ravintoketjukurkunnostusta on käytetty lähinnä melko pienikokoisten (pinta-ala <10 km²) rehevöityneiden järvien kunnostuksessa, Suomessa lähinnä maan eteläosissa. Pinta-alaltaan yli 100 km² järvien osalta tehokalastusta on käytetty Lahden Vesijärven ja Säkylän Pyhäjärven kunnostuksissa. Kuore oli tehokalastuksen yhtenä pääkohdelajina sekä Vesijärvellä (Horppila ym. 1996) että Pyhäjärvellä (Anon. 2007). Pienempien järvien ravintoketjukurkunnostusten yhteydessä kuoreeseen on kiinnitetty huomiota mm. Tuusulanjärvellä (Malinen ym. 2004) ja Hiidenvedellä (Malinen ym. 2005).

2.2. Kuoreen ekologiasta

2.2.1. Elinympäristövaatimukset

Osmerus-suvun kuoreilla on pohjoisnapa-aluetta lähes ympäröivä levinneisyys ja niitä esiintyy hyvin eri tyyppisissä vesistöissä (Belyanina 1969, Nellbring 1989). Meressä elävät kuoret nousevat jokiin kutemaan (Belyanina 1969, Nellbring 1989). Sisävesissä koko elämänsä viettävä kuore tarvitsee järvimäisiä alueita (Volodin & Ivanova 1987). Pohjois-Amerikassa amerikankuoretta esiintyy järvissä, joiden koko vaihtelee parista hehtaarista kymmeniintuhansiin neliökilometriin (Evans & Loftus 1987). Mercado-Silvan ym. (2006) mukaan amerikankuoretta ei luultavasti esiinny järvissä, joiden maksimisyvyys on alle 9 m. Amerikankuoreen on havaittu nousevan kudulle alle metrin levyisiinkin puroihin (Curry ym. 2004). Kuore voi levitä nopeasti uusille elinalueille jokia pitkin (Hrabik & Magnuson 1999) tai elinympäristön muutoksen seurauksena (Kriksunov & Shatunovskiy 1979, Volodin & Ivanova 1987). Vesistöön voi myös istutusten seurauksena muodostua nopeasti kuorekanta (Sterligova 1979, Evans & Loftus 1987, Pettersson 1991, Hrabik ym. 1998, Sammalkorpi & Turunen 1995, Pekcan-Hekim ym. 2005).

Lämpötilan ja valaistuksen on havaittu vaikuttavan kuoreiden esiintymissyvyyteen järvioltaissa. Kuoreen hakeutumislämpötilassa tapahtuu ontogeneettinen muutos yksilön

kasvaessa: vanhat yksilöt oleskelevat kylmemmässä vedessä kuin nuoret yksilöt (Arkhiptseva 1977, Brandt ym. 1980, Evans & Loftus 1987, Appenzeller & Leggett 1995, Rudstam ym. 2003, Malinen ym. 2005). Syvät alueet, joissa vesi pysyy kesäisin viileänä, ovat tärkeitä yli 3-vuotiaille yksilöille (Ivanova 1982).

Gliwiczin & Jachnerin (1992) mukaan kuoreen esiintymissyvyyden yläraja keskipäivällä on alle yhden luxin valaistuksessa. Appenzeller & Leggett (1995) havaitsivat kuoreiden välttävän yli $0,1 \mu\text{E}/\text{cm}^2$ valaistusta, ja Horppila ym. (2004) havaitsivat Hiidenvedellä valtaosan kuoreista olleen alle $1 \mu\text{E}/\text{m}^2/\text{s}$ valaistuksessa. Kirkkaissa vesissä kuoreet ovat syvemmällä kuin sameissa (De Leeuw ym. 1998, Mous ym. 2004), ja pilvisinä päivinä kuoreet ovat hieman ylempänä vesipatsaassa kuin aurinkoisina päivinä (Malinen ym. 2005).

Veden alhainen happipitoisuus voi rajoittaa kuoreen esiintymissyvyyden alarajaa (Horppila ym. 2000a, Gliwicz ym. 2004). Kalojen alapään suuntautuva vertikaalivaellus rajoittuu noin $3 \text{ mg}/\text{l}$ happipitoisuuteen (Wright & Shapiro 1990, Thiel ym. 1995). Kuoreen on havaittu välttävän alle $5 \text{ mg}/\text{l}$ happipitoisuutta (Moeller & Scholz 1991), joskin Malinen ym. (2005) havaitsivat kuoreita alle $2 \text{ mg}/\text{l}$, joitain yksilöitä jopa noin $1 \text{ mg}/\text{l}$ happipitoisuudessa.

2.2.2. Elinkierto

Euroopassa esiintyvän kuoreen pienikokoinen ja lyhytikäinen muoto ”pikkukuore” voi muuntua normaalikokoiseksi kuoreeksi ja päinvastoin ympäristöolosuhteista riippuen (Kriksunov & Shatunovskiy 1979, Ivanova & Volodin 1981, Volodin & Ivanova 1987). Pohjois-Amerikassa amerikankuoreella on havaittu esiintyvän geneettisesti erilaisia sympatrisia pikkukuoreen ja normaalikokoisen kuoreen kantoja (Taylor & Bentzen 1993, Saint-Laurent ym. 2003, Curry ym. 2004). Eurooppalaisen kuoreen geneettisen muuntelun on sen sijaan havaittu olleen vähäistä (Vuorinen ym. 1991). Kuore sopeutuu tehokkaasti muuttuneisiin elinolosuhteisiin (Kriksunov & Shatunovskiy 1979, Volodin & Ivanova 1987). Kuoreen sopeutuvuus on yksilöiden fenotyypistä mukautuvuutta eikä niinkään selity yksilöiden välisillä geneettisillä eroilla (Kriksunov & Shatunovskiy 1979, Volodin & Ivanova 1987).

Matalissa ja nopeasti lämpenevissä vesissä kuoreen kannanvaihtelut ovat suuremmat sekä kuoreen elinikä lyhyempi, koko pienempi ja ensimmäinen kutu nuorempana, kuin syvissä ja kylmemmissä vesissä (Kriksunov & Shatunovskiy 1979, Ivanova 1982, Volodin & Ivanova 1987). Ivanovan & Volodin (1981) mukaan kuoreen sukukypsymisikä eri populaatioissa määräytyy suurelta osin vesistön fysikaalis-maantieteellisten ominaisuuksien perusteella. Kuoreen sukukypsymisen ajoitus määräytyy suurelta osin alkukesällä poikasvaiheen aikaisen lämpötilan ja ravinnon saatavuuden perusteella (Ivanova & Volodin 1981). Nopeasti kasvavat kuoreet tulevat aiemmin sukukypsiksi (Ivanova 1980, 1982, Ivanova & Volodin 1981, Buckley 1989). On esitetty, että mikäli kuoreen ensimmäisen elinkuukauden aikana lämpösumma on yli 600 päiväastetta, valtaosalle kuoreista muodostuu lyhyt elinkierto ja ne tulevat sukukypsiksi pääosin jo 1-vuotiaana (Ivanova & Volodin 1981, Ivanova 1982). 1-vuotiaana sukukypsiksi tulevien kuoreiden on kokeellisesti havaittu kuolevan pääosin jo ennen kutua talvella tai ensimmäisen kudun jälkeen sukutuotteiden tuottamisesta aiheutuvan energiavarojen loppumisen vuoksi (Ivanova & Volodin 1981, Ivanova 1982, 1988). Suurikokoisen ravinnon, kuten suurten selkärangattomien eläinten ja kalanpoikasten, saatavuudella on huomattava merkitys kuoreen kasvuun ja elinkierrolle. Mikäli suurta ravintoa ei ole saatavilla, kuore saa pikkukuoreen ominaisuuksia: kasvu on hidasta ja elinkierto lyhyt (Kriksunov & Shatunovskiy 1979, Ivanova 1982, 1988). Pikkukuorepopulaation

lisääntymisnopeus on suuri, sillä pikkukuoreet saavuttavat sukukypsyyden nuorena ja niiden kuollessa kudun jälkeen ravintovarat vapautuvat jälkikasvulle (Kriksunov & Shatunovskiy 1979).

Kuore saavuttaa Suomessa sukukypsyyden yleensä 2-vuotiaana (Karma 1959, Timola 1978, Vilhunen 1987, Hyvärinen & Mustonen 1988, Sterligova ym. 1992, Vinni ym. 2004, Turunen & Karjalainen 1992). Kuoreen sukukypsyydellä voi kuitenkin vaihdella vuosittain (Ivanova & Volodin 1981). Kuore kutee Timolan (1978) mukaan vuosittain sukukypsyyden saavuttamisen jälkeen. Kuoreen suhteellinen fekunditeetti on yleensä välillä 500–1500 mätimunaa/g (Belyanina 1969, Sterligova 1979, Ivanova 1980, Ivanova & Volodin 1981, Vilhunen 1987, Nellbring 1989). Fekunditeetin vaihtelu saman pituisilla kuorenaarilla voi olla suurta (Timola 1978).

Kuore kutee keväällä joissa, niiden sualueilla tai järven rantavyöhykkeessä (Belyanina 1969, Nellbring 1989). Kuoreyksilö voi kutea eri kutupaikoilla samana keväänä (Murawski ym. 1980). Kutunousu jokiin käynnistyy veden pinnan alkaessa nousta (Podushko 1970) ja tapahtuu useissa parvissa (Podushko 1970, Hyvärinen & Mustonen 1988, Turunen & Karjalainen 1992). Quigleyn ym. (2004) mukaan kuoreet kerääntyvät joen alaosalle ennen nousua kutupaikoille. Kutu ajoittuu lähelle jäiden lähtöä (Hinkkanen 1941, Vilhunen 1987, Turunen & Karjalainen 1992, Lecomte & Dodson 2004, Lischka & Magnuson 2006). Kutuaikana järvet voivat olla vielä jäässä, mutta kutujoista jäät ovat lähteneet (Hyvärinen & Mustonen 1988, Turunen & Karjalainen 1992). Sekä kutunousu jokiin (Hudd 1985, Vilhunen 1987, Hyvärinen & Mustonen 1988, Turunen & Karjalainen 1992, Curry ym. 2004) että varsinainen kututapahtuma käynnistyvät illalla ja ovat kiivaimmillaan yöllä (Belyanina 1969, Vilhunen 1987, Hyvärinen & Mustonen 1988, Bradbury ym. 2004). Pielisjoessa kuoreen kutunousun on havaittu tapahtuneen pääosin alle yhden luxin valaistuksessa (Turunen & Karjalainen 1992). Belyaninan (1969) mukaan kuoreen kutu alkaa noin $4 \pm 1-2$ °C lämpötilassa ja kutusyvyyks vaihtelee useista senttimetreistä useisiin metreihin. Kudussa vapautettujen ja hedelmöitettyjen mätimunien ulompi solukalvo hajoaa vedessä ja kiinnittää mätimunän pohjamateriaaliin (Gorodilov & Melnikova 2006). Mätimunien halkaisija on yleensä 0,6–0,9 mm (Karma 1959, Belyanina 1969, Sterligova 1979).

Keskimäärin noin 1 % amerikankuoreen mätimunista on arvioitu selviävän elossa kuoriutumiseen saakka (Buckley 1989). Kudusta kuoriutumiseen tarvittava päiväasteiden määrä riippuu veden lämpötilasta: se kasvaa eksponentiaalisesti veden kylmetessä ja vaihtelee eri kuorepopulaatioissa 80–180 päiväasteen välillä (Belyanina 1969). Kuoriutuminen tapahtuu yleensä noin 10–20 päivän kuluttua hedelmöityksestä (Lillelund 1961, Sepúlveda 1994, Chase & Childs 2001, Nyberg ym. 2001). Poikasten kuoriutuminen tapahtuu öisin (Ouellet & Dodson 1985a, Bradbury ym. 2004). Vastakuoriutuneet kuoreen poikaset ovat noin 6 mm pitkiä (Melnikova & Gorodilov 2006).

Kuoreen poikasvaihe ajoittuu kesäkuulle (Karjalainen ym. 1997). Kuore alkaa syödä noin viikon kuluttua kuoriutumisesta (Belyanina 1969). Poikasten eri kuoriutumisasajankohdista johtuen vesistöissä voi esiintyä samaan aikaan eri kehitysvaiheiden yksilöitä, joiden kasvunopeudet eroavat toisistaan (Strelnikova & Ivanova 1983, Ganger 1999). Kutualueiden sijainti vaikuttaa kuoreen poikasalueiden sijaintiin (Ouellet & Dodson 1985b, Lecomte & Dodson 2004, Malinen ym. 2005). Poikasten dispersioon vaikuttavat virtaukset, tuuli sekä ontogeneettiset muutokset uimakyvyssä ja käyttäytymisessä (Ouellet & Dodson 1985b, Laprise & Dodson 1989, Margoński 2000, Bradbury ym. 2006). Poikaset kulkeutuvat kutujoista virran mukana (Ouellet & Dodson 1985b, Bradbury ym. 2004, Lecomte & Dodson 2004) ja siirtyvät

alkukesällä ulapalle (Belyanina 1969, Jachner 1989, Karjalainen ym. 1997). Ouelletin & Dodsonin (1985b) mukaan eri kutupaikoilla syntyneet kuoreen poikaset sekoittuvat keskenään.

Kuore välttää kesällä matalaa rantavyöhykettä (Lammens ym. 1990b, Jeppesen ym. 2006). Harppauskerroksen sijainti vaikuttaa kuoreiden esiintymissyvyyteen; Lantryn & Stewartin (1993) mukaan 0+ -kuoreet ovat kesäkerrostuneisuuden aikana harppauskerroksessa ja sen yläpuolella, 1-vuotiaat harppauskerroksessa ja sen lähellä sekä aikuiset harppauskerroksen alapuolella. Esim. Laatokalla 0+ -kuoreet elävät päällysvedessä 15–18 °C lämpötilassa, 1–3 -vuotiaat suosivat 10–15 m syvyyttä, missä lämpötila 11–12 °C, ja 3–7 -vuotiaat 16–30 m syvyyttä, missä lämpötila 6–10 °C (Arkhiptseva 1977). 0+ -kuoreet siirtyvät loppukesällä ja syksyllä kasvaessaan syvemmälle (Rudstam ym. 2003, Vinni ym. 2004). Evansin & Loftuksen (1987) mukaan eri ikäisten kuoreyksilöiden esiintyminen vesimassan eri osissa mahdollistaa ravintovarojen tehokkaan käytön ja vähentää lajin sisäisiä interaktioita. Kuoreet ovat keskimäärin syvemmällä kuin muikut (*Coregonus albula* (L.)) (Northcote & Rundberg 1970, Sterligova ym. 1995, Karjalainen ym. 1997, Northcote & Hammar 2006), mutta niiden vertikaalijakaumat ovat sekä päivisin että öisin hyvin päällekkäiset (Northcote & Rundberg 1970, Northcote & Hammar 2006).

Kuore tekee kesäisin vuorokautisen vertikaalivaelluksen nousemalla öisin pintaa kohti syömään (Dembinski 1971, Heist & Swenson 1983, Gliwicz & Jachner 1992, Appenzeller & Leggett 1995, Jurvelius & Sammalkorpi 1995, Horppila ym. 2000a). Kuoreita siirtyy tuolloin myös järvien matalammille alueille (Northcote & Rundberg 1970). Yöllä kuoreet ovat hajallaan lähellä pintaa ja päivällä parvissa syvemmällä (Appenzeller & Leggett 1995, Jurvelius & Marjomäki 2004, Mous ym. 2004, Malinen & Tuomaala 2005). Vertikaalivaellusta esiintyy kuoreella jo poikasvaiheessa (Jachner 1989, Laprise & Dodson 1989, Dauvin & Dodson 1990, Karjalainen ym. 1997, Oyadomari & Auer 2004), mutta se laajenee kuoreen kasvaessa (Laprise & Dodson 1989, Gliwicz & Jachner 1992, Suuronen ym. 1995). 0+ -kuoreilla on kuitenkin havaittu myös päinvastaista vertikaalivaellusta, jolloin ne ovat yöllä syvemmällä kuin päivällä (Brandt ym. 1980, Malinen & Tuomaala 2005, Bradbury ym. 2006). Kuore on päällysvedessä runsaimmillaan pimeimpään aikaan keskiyöllä, muikku puolestaan hämärässä (Jurvelius 1991). Päällysveden voimakas lämpeneminen voi lyhentää pintaan suuntautuvaa vertikaalivaellusta. Appenzeller & Leggett (1995) havaitsivat päällysveden lämpötilan oltua yli 18 °C kuoreiden nousseen yöllä ainoastaan harppauskerroksen alapuolelle, kun taas päällysveden lämpötilan oltua alle 18 °C kuoreet nousivat harppauskerrokseen saakka. Pilvisinä päivinä kuoreiden yöspäinsuuntautuva vertikaalivaellus käynnistyy aikaisemmin kuin aurinkoisina päivinä (Northcote & Rundberg 1970, Gliwicz ym. 2004).

Syksyllä kuoreet nousevat ylempiin vesikerrokseen (Vinni ym. 2004, Malinen ym. 2005) ja siirtyvät matalammille alueille (Sterligova 1979, Malinen ym. 2005). Talvella kuoreiden on puolestaan havaittu olevan päivisin parvissa syvänteissä (Turunen ym. 1997, Jurvelius ym. 2000). Dembinski (1971) havaitsi kuoreiden olleen talvella vähintään 2 °C lämpötilassa. Kuoreiden on havaittu tekevän vertikaalivaelluksen myös talvella (Jurvelius ym. 2000). Kutuaikana keväällä sukukypsät yksilöt muodostavat kutuparvia, kun taas syksyllä eri ikäryhmät ovat sekaisin yhdessä (Belyanina 1969, Parker Stetter ym. 2006). Borcharttin (1988) mukaan Elbe-joen suistossa kuoreet muodostavat kutuparvia jo lokamarraskuussa.

Kuore kasvaa lähinnä touko–lokakuussa (Sterligova 1979). Veden liiallisen lämpenemisen seurauksena kuoreen kasvu voi kuitenkin pysähtyä (Ivanova 1980). Kuoreen kasvunopeudessa voi esiintyä huomattavaa sekä vesistöjen välistä (Kriksunov &

Shatunovskiy 1979, Ivanova 1982, Nellbring 1989, Pettersson 1991, Sarvala ym. 1994), kohorttien välistä (Belyanina 1969, Sterligova 1979, Ivanova 1980, Frie & Spangler 1985, Naesje ym. 1987, van Eerden ym. 1993) että kohorttien sisäistä vaihtelua (Belyanina 1969, Ivanova 1982, Strelnikova & Ivanova 1983, Karjalainen ym. 1997). Naaraskuoreet kasvavat koiraita nopeammin (Hudd 1985, Nellbring 1989, Horppila ym. 1996). Sopivan ravinnon saatavuudella on suuri vaikutus kuoreen kasvuun (Kriksunov & Shatunovskiy 1979, Ivanova & Volodin 1981, Ivanova 1982, 1988, Evans & Loftus 1987, Vinni ym. 2004). Kuoreen kasvu nopeutuu sen siirtyessä suurikokoisempaan ravintoon (Belyanina 1969, Evans & Loftus 1987, Vinni ym. 2004). Sukukypsyuden saavuttamisen jälkeen kuoreen kasvu voi kuitenkin hidastua (Sterligova 1979, Vinni ym. 2004), ja etenkin kutuun valmistautuvien kuoreyksilöiden kokonaisuudessa voi laskea talvella (Ivanova 1982, Lantry & Stewart 1993). Kutuun valmistautuvilla yksilöillä gonadit alkavat kasvaa huomattavasti syksyllä (Foltz & Norden 1977, Timola 1978).

Kuoreen hetkellisen luonnollisen kuolevuuden on arvioitu olleen yleensä välillä 0,9–1,6/a (Frie & Spangler 1985), mikä tarkoittaa, että 59–80 % kuoreista kuolee yhdessä vuodessa luonnollisista syistä, kuten predaatiosta ja sairauksista, johtuen. Kuoreen kuolevuus on suurinta ensimmäisten elinkuukausien aikana (Lillelund 1961, Belyanina 1969). Koska kuoreen populaatiodynamiikka voi vaihdella huomattavasti saman vesistön sisälläkin (Ivanova 1980, 1982, 1988, Ivanova & Volodin 1981), voi luonnollisen kuolevuudenkin vaihtelu olla huomattavan suurta. Hitaasti kasvavat vuosiluokat rekrytoituvat kalastukseen nopeasti kasvavia myöhemmin (Belyanina 1969), mutta ovat alttiimpia petokalojen saalistukselle (Ivanova & Polovkova 1974, Ivanova 1982, Buijse & Houthuijzen 1992). Naarailta kuolevuus voi olla huomattavan suurta talvella ennen kutua (Ivanova 1982, 1988), koirailta puolestaan kutuaikana (McKenzie 1964, Belyanina 1969, Frie & Spangler 1985).

Kuoreen eliniässä on huomattavia vesistöjen välisiä eroja (Kriksunov & Shatunovskiy 1979, Nellbring 1989). Suurissa kerrostuvissa vesistöissä kuoreen maksimielinikä on yleensä 5 vuotta tai enemmän (Kriksunov & Shatunovskiy 1979). Matalissa ja voimakkaasti lämpenevissä vesistöissä kuore elää yleensä enintään 3-vuotiaaksi (Ivanova 1980, Volodin & Ivanova 1987). Naaraskuoreet elävät keskimäärin koiraita kauemmin (Belyanina 1969).

2.2.3. Merkitys järvien ravintoverkossa

Kuore on ravinnon käytön suhteen opportunisti (Evans & Loftus 1987, Pettersson 1991, Lantry & Stewart 1993, Gliwicz ym. 2004, Lecomte & Dodson 2004, 2005, Northcote & Hammar 2006). Kuore käyttää ravintonaan pääosin äyriäiseläinplanktonia (Hakkari 1978, Timola 1980, Strelnikova & Ivanova 1983, Jachner 1991, Pettersson 1991, Rogala 1992, Sterligova ym. 1995, Johnson ym. 2004, Northcote & Hammar 2006). Kuoreen poikaset syövät aluksi pääosin pienikokoista eläinplanktonia, etenkin hankajalkaisia ja niiden nuuruusasteita sekä mahdollisesti mm. rataseläimiä ja nilviäisten toukkia (Belyanina 1969, Strelnikova & Ivanova 1983, Jachner 1991, Boersma ym. 1996, Karjalainen ym. 1997). Myös havaintoja kasviplanktonin, lähinnä piilevien (Diatomae), käytöstä ravintona on tehty (Evans & Loftus 1987, Naesje ym. 1987). Poikasten kasvaessa pääravinnoksi tulevat etenkin aikuiset hankajalkaiset sekä vesikirput (Hakkari 1978, Sterligova 1979, Strelnikova & Ivanova 1983, Jachner 1991, Sterligova ym. 1995, Boersma ym. 1996, Karjalainen ym. 1997, Northcote & Hammar 2006). Kuore voi kuitenkin syödä myös pohjalta (Ivanova & Volodin 1981, Evans & Loftus 1987, Lecomte & Dodson 2004) ja jokseenkin kaikkia samassa tilassa esiintyviä sopivan kokoisia saaliseläimiä (kts. Loftus & Hulsman 1986, Evans & Loftus 1987, Nellbring 1989).

Kuore suosii suurikokoista ravintoa (Kriksunov & Shatunovskiy 1979, Evans & Loftus 1987, Sandlund ym. 1987, Gliwicz ym. 2004, Johnson ym. 2004, Lecomte & Dodson 2004, 2005), ja kuoreen yksilökoon kasvaessa suurten selkärangattomien eläinten – kuten jäänehalkoisjalkaisen (*Mysis relicta*), sulkasääsken (*Chaoborus flavicans*), katkojen ja petovesikirppujen – osuus ravinnosta kasvaa, mikäli niitä on saatavilla (Belyanina 1969, Arkhiptseva 1977, Hakkari 1978, Timola 1980, Loftus & Hulsman 1986, Svärdsön ym. 1988, Jachner 1991, Lantry & Stewart 1993, Vinni ym. 2004, Lecomte & Dodson 2005, Northcote & Hammar 2006). Etenkin suuret kuoreyksilöt voivat käyttää ravintonaan kalaa (Karma 1959, Timola 1980, Enderlein 1981, Ivanova 1982, Nellbring 1989, Horppila ym. 2000a, Vinni ym. 2004). Evansin & Loftuksen (1987) mukaan kuoreella tapahtuu yksilönkasvun aikana neljä muutosta ravinnon käytössä: 0,5 g painoisena siirtyminen pienikokoisesta eläinplanktonista suurikokoiseen eläinplanktoniin ja pienikokoisiin selkärangattomiin, 2 g painoisena suuriin selkärangattomiin, 10–20 g painoisena kaloihin ja kannibalismiin sekä 50 g painoisena aikuisiin kuoreisiin. Pettersson (1991) kuitenkin havaitsi kuoreen kasvaessa ravinnon koostumuksen muuttuneen asteittain.

Kriksunov & Shatunovskiy (1979) laskivat yhden 1-vuotiaana kutevan ja sen jälkeen kuolevan kuoreen käyttävän elinikänään 20–30 g eläinplanktonia. Kuorekannan ravinnon kulutuksen ja oman biomassan välisen suhteen Lantry & Stewart (1993) arvioivat olevan Pohjois-Amerikan suurilla järvillä 6,44–7,53. Kulutuksen ja biomassan välinen suhde laskee kuoreen kasvaessa: suurilla järvillä suhde on 0+ -yksilöillä 12,61–14,64, 1+ -yksilöillä 7,53–9,00, 2+ -yksilöillä 4,64–6,48 ja 3+ -yksilöillä 4,25–5,61 (Lantry & Stewart 1993). Kitchell ym. (2000) puolestaan arvioivat Superior-järven kuorekannan ravinnon kulutuksen ja biomassan väliseksi suhteeksi 10,3.

Kuorekantojen on havaittu vaikuttavan eläinplanktonitiheyksiin ja vähentävän suurikokoisten lajien yksilömääriä (Reif & Tappa 1966, Lane 1978, Lammens ym. 1985, Boersma ym. 1996, Gliwicz ym. 2004). Myös mm. Säskylän Pyhäjärvellä vahvan kuorekannan aiheuttaman predaation on arvioitu laskeneen eläinplanktonbiomassaa (Karjalainen ym. 1997). Beisnerin ym. (2003) mukaan erityisen herkkiä kuoreen predaatiolle ovat luultavasti vertikaalisesti vaeltavat suurikokoiset eläinplanktonilajit, kuten *Daphnia*-vesikirput ja Calanoida-hankajalkaiset. Kuoreen vaikutus eläinplanktoniin riippuu kuitenkin muista vesistöissä esiintyvistä planktonisyöjälajoista (Beisner ym. 2003). Eläinplankton voi runsastua kuoreen käyttäessä ravintonaan sitä itseään määrällisesti enemmän planktonia syövän lajin, kuten muikun, poikasia (Beisner ym. 2003). Karjalainen ym. (1997) arvioivat 0+ -muikkuyksilön käyttäneen Säskylän Pyhäjärvellä 8–36 kertaa 0+ -kuoreyksilöä enemmän ravintoa. Kuore voi kilpailla eläinplanktonravinnosta mm. siika- (Belyanina 1969, Hakkari 1978, Sterligova 1979, Enderlein 1981, Marttinen 1983), särki- (Belyanina 1969, Lammens ym. 1985, Jachner 1989) ja ahvenkalojen (Belyanina 1969, Jachner 1991, Hrabik ym. 1998) kanssa. Ravintokilpailu kuoreen kanssa voi heikentää muiden kalalajien kantoja (Evans & Loftus 1987, Hrabik ym. 1998). Sammalkorven & Turusen (1995) mukaan kuore on muikkukannalle haitallinen kilpailija esim. sellaisissa rehevissä järvissä, joissa muikun kutu ei aina onnistu.

Kuore voi alkaa syödä kalanpoikasia 1-vuotiaasta alkaen (Ivanova & Polovkova 1974, Sterligova 1979, Evans & Loftus 1987, Henderson & Nepszy 1989). Kriksunovin & Shatunovskiy (1979) mukaan kuore siirtyy kalaravinnon käyttöön tyypillisesti 8–9 cm pituisena. Timolan (1980) mukaan kalat ovat tärkeää ravintoa lähinnä yli 15 cm pitkille kuoreille. Vinni ym. (2004) havaitsivat kuoreen siirtyvän pääosin kalaravintoon 12,5 cm pituisena. Kalaravinnolla on merkitystä etenkin kutuun valmistautuville yksilöille talvisin, jolloin eläinplanktonia on vähän (Ivanova 1982). Kuore voi käyttää ravintonaan sekä oman

(Karma 1959, Sterligova 1979, Timola 1980, Ivanova 1982, Evans & Loftus 1987, Nellbring 1989, Pettersson 1991) että muiden lajien saatavilla olevia poikasia, kuten mm. siikakaloja (Sterligova 1979, Loftus & Hulsman 1986, Northcote & Hammar 2006). Kuoreen predaatiolla on luultavasti suurempi vaikutus siikakalakantoihin kuin ravintokilpailulla (Crowder 1980, Loftus & Hulsman 1986, Evans & Loftus 1987, Hrabik ym. 1998). Pohjois-Amerikassa amerikankuoreen predaatio on heikentänyt alkuperäisiä siikakalakantoja (Crowder 1980, Loftus & Hulsman 1986, Evans & Loftus 1987, Crossman 1991, Hrabik ym. 1998). Hrabikin ym. (1998) mukaan kuoreen predaatio on todennäköistä, mikäli kuoreet ovat vesistöissä samassa tilassa kuin saalislajin yksilöt, joiden ruumiin läpimitta on pienempi kuin kuoreen suun läpimitta. Kuoreet voivat olla samassa tilassa muiden kalojen kanssa, mikäli niiden hakeutumislämpötilat ovat päällekkäiset (Hrabik ym. 1998).

Kannibalismi kohdistuu kuoreella lähinnä 0+- ja 1+ -yksilöihin (Loftus & Hulsman 1986, Lantry & Stewart 1993, He & Labar 1994, Vinni ym. 2004). Kuore voi syödä myös oman lajinsa mätää (Loftus & Hulsman 1986). Ivanovan & Polovkovan (1974) mukaan kuoreen kannibalismia on havaittu esiintyvän etenkin silloin, kun 0+ -yksilöiden kasvu on ollut hidasta. Evansin & Loftuksen (1987) mukaan kuoreen kannibalismia esiintyy etenkin pienissä järvissä, joissa eri ikäryhmät ovat samassa tilassa. Lantryn & Stewartin (2000) mukaan juveniilien 0+- ja 1+ -kuoreiden tilajakaumat voivat Ontario- ja Erie-järvillä olla päällekkäiset ympäri vuotta, kun taas 0+ -ikäryhmän ja sukukypsien kuoreiden tilajakaumat ovat päällekkäiset ainoastaan syksyllä kerrostuneisuuden hajottua. 1+ -kuoreet voivat siten syödä 0+ -kuoreita jatkuvasti, aikuiset sen sijaan lähinnä syksyisin. Myös Vinni ym. (2004) havaitsivat 0+ -kuoreisiin kohdistuneen kannibalismia lähinnä syksyllä.

Kuore on usein tärkeä saalislaji etenkin ulapan predaattoreille kuten kuhalle (Karma 1959, Svärdson 1976, Sterligova 1979, Lammens ym. 1990b, van Densen ym. 1996, Peltonen ym. 1996, Vehanen ym. 1998, Keskinen & Marjomäki 2004, Vesala & Ruuhijärvi 2004, Kangur ym. 2007a), ahvenelle (Svärdson 1976, van Eerden ym. 1993, van Densen 1994, van Densen ym. 1996, Horppila ym. 2000b), taimenelle (Svärdson 1976, Jämsä ym. 1993, Raitaniemi ym. 1995, Vehanen ym. 1998, Hyvärinen & Huusko 2006) ja järvilohelle (Auvinen ym. 2004), mutta myös mm. haukien (Belyanina 1969, Kivisalo 1980, Vøllestad ym. 1986, Korhonen & Hyvärinen 2004), mateiden (Nilsson 1979, Kivisalo 1980, Evans & Loftus 1987), siikojen (Sandlund ym. 1987, Sandlund ym. 1992) ja särkien (Lammens ym. 1987) on havaittu käyttäneen kuoretta ravintonaan. Kalat voivat syödä myös kuoreen mätää (Bradbury ym. 2004). Kuore voi muodostaa suuren osan myös vesilintujen ravinnosta (Piersma ym. 1988, van Eerden ym. 1993, Ewins ym. 1994).

Kuorekannan runsauden vaihtelu voi vaikuttaa predaattorien kasvuun etenkin, mikäli vaihtoehtoisia saalislajeja tai saman kokoista saalista ei ole tarjolla (Svärdson 1976, Evans & Loftus 1987, van Densen ym. 1996). Kuore voi puskurilajina vähentää muihin kaloihin kohdistuvaa predaatiota (Svärdson 1976, van Densen & Vijverberg 1982, Lammens ym. 1990b, Malinen ym. 2004). Kuore on hitaan kasvunsa vuoksi kauan sopivan kokoinen kuhan ja taimenen ravinnoksi (Vehanen ym. 1998, Krueger & Hrabik 2005). Kuorekannan koon on havaittu suurelta osin määrävän kuhavuosisiluokkien vahvuuden (van Densen 1985) ja kannan koon (Lammens ym. 1990b). Lappajärvellä 1900-luvun alkupuoliskon runsaina kuhavuosina oli myös runsas kuorekanta (Raitaniemi 1996). Kuoreella voi olla suuri merkitys kuhan kalaravintoon siirtymisen onnistumisessa (Buijse & Houthuijzen 1992, van Densen ym. 1996). Kuore voi olla tärkeä ravintokohde etenkin pienille kuhille (Peltonen ym. 1996, Kangur ym. 2007a). Hitaasti kasvaneille 0+ -kuhille kuoreen poikaset voivat kuitenkin olla liian suurikokoisia (Sutela & Hyvärinen 2002). Oulujärvellä 0+ -kuhien ravintonaan käyttämien kuoreiden pituuksien on havaittu olleen keskimäärin 50 %

ja enintään 66 % kuhan pituudesta (Sutela & Hyvärinen 2002). Runsas kuorekanta voi vahvistaa myös lohikalakantoja (Kitchell ym. 2000). Heikon muikkukannan aikana kuoreen merkitys taimenen ravintona korostuu (Jämsä ym. 1993, Raitaniemi ym. 1995, Valkeajärvi ym. 1997, Vehanen ym. 1998, Auvinen ym. 2004). Hyvärisen & Huuskon (2006) mukaan taimen valikoi ravinnokseen joko muikkua tai kuoretta sen mukaan, kumpaa lajia esiintyy runsaammin sopivan kokoisena, alle 10 cm pituisena. Lappajärvellä taimenen on havaittu käyttäneen muikkukadon aikana ravintonaan pääosin kuoretta (Raitaniemi ym. 1995). Svärdsönin ym. (1988) mukaan kuore on Vätternillä tärkeä linkki ravintoketjussa reliktiäyriäisten ja petokalojen välillä.

2.2.4. Kantoja säätelevistä tekijöistä

Kuorekantojen tiheydet järvissä vaihtelevat yleensä sadoista muutamaan kymmeneentuhanteen yksilöä/ha, ja oligotrofisissa järvissä kuoretiheydet ovat yleensä pienempiä kuin eutrofisissa. Jurvelius ym. (2005) arvioivat viiden oligotrofisen itäsuomalaisen järven kuoretiheyksien olleen noin 200–2000 yksilöä/ha. Hyvärinen & Huusko (2006) arvioivat Oulujärven kuoretiheydeksi keskimäärin noin 200 yksilöä/ha. Horppila ym. (2003) arvioivat eutrofisen Hiidenveden Kiihkelyksenselän kuoretiheydeksi 10000–30000 yksilöä/ha. Puolassa sijaitsevan eutrofisen Mikolajskie-järven kuoretiheydeksi Gliwicz ym. (2004) arvioivat keskimäärin noin 19000 yksilöä/ha. Lahden Vesijärven Enonselällä kuoretiheys tehokalastuksen alkaessa oli kohorttialyysin tulosten perusteella ($M=1,0/a$) noin 46000 yksilöä/ha (Horppila ym. 1996).

Elinolosuhteet vaikuttavat kuoreen populaatioparametreihin: mm. kuoreen kokojakauma, ikärakenne, kuolevuus, fekunditeetti, kasvunopeus ja sukukypsyysikä voivat muuttua elinympäristön muutosten seurauksena (Kriksunov & Shatunovskiy 1979, Volodin & Ivanova 1987). Sopivan ravinnon saatavuudella on suuri merkitys kuoreen kasvunopeudelle (Kriksunov & Shatunovskiy 1979, Ivanova & Volodin 1981, Ivanova 1982, 1988, Vinni ym. 2004). Kasvunopeus puolestaan vaikuttaa kuoreen elinkiertoon (Kriksunov & Shatunovskiy 1979, Ivanova 1988). Kuoreen elinkierrossa esiintyvän vaihtelun merkitystä kuorekannoille on kuvattu edellä luvussa 2.2.2.

Kuorevuosiluokkien runsauksissa on havaittu huomattavaa vaihtelua (Ivanova 1980, Borchardt 1988, Pettersson 1991, Sarvala ym. 1994, Mooij 1996, Karjalainen ym. 1997, Hoff 2004, Malinen ym. 2004, Kangur ym. 2007b). Walter & Hoagman (1975) ja Mooij (1996) havaitsivat positiivisen riippuvuussuhteen kuoreen kutukannan koon ja syntyneen vuosiluokan vahvuuden välillä, kun taas Chase & Childs (2001) eivät havainneet kudussa lasketun mätimäärän ja rekrytoituneiden kuoreiden runsauden välillä selvää riippuvuutta. Lantryn & Stewartin (1993) mukaan kuoreen rekrytoitumisen vaihtelu Pohjois-Amerikan suurilla järvillä aiheutuu luultavasti kutevien ikäryhmien vähäisestä määrästä ja säästä kutuaikana.

Ympäristöolosuhteet voivat vaikuttaa huomattavasti kuoreen poikastuotannon onnistumiseen. Saksan Elbe-joella kuorevuosiluokan vahvuuden määräävät Lillelundin (1961) mukaan suurelta osin kudun aikainen virtaama, kutuajan kesto sekä veden lämpötila neljällä ensimmäisellä viikolla poikasten kehittyessä: suuri virtaama parantaa lisääntymismenestystä kutukalojen keskittyessä pienemmälle alueelle, kun taas pitkällä kutuajalla on päinvastainen vaikutus, ja riittävän korkea vedenlämpötila takaa poikasille riittävän ravinnonsaannin. Kuorevuosiluokan koon Elbe-joella määräävät siten abioottiset tekijät kutunousun alusta poikasvaiheen päättymiseen (Borchardt 1988). Dorozhkinan (1985) mukaan Venäjän ja Viron Peipsi-järvellä vakaa vedenkorkeus, tyyni sää keväällä, riittävä kutukanta, suotuisa ravintotilanne ja heikko predaatiopaine tuottavat runsaan kuorevuosiluokan. Huomattava veden lämpötilan lasku ja myrskyisiä sää voivat puolestaan

häiritä kutua ja johtaa heikkoon rekrytoitumiseen (Dorozhkina 1985). Runsaana vesistöön tulevat huonolaatuiset sadevedet, jätevedet ja muutokset jokien hydrologisissa olosuhteissa voivat heikentää kuoreen kutualueiden laatua (Chase & Childs 2001). Kudun jälkeisten runsaiden sateiden on havaittu heikentäneen kuoreen poikastuotantoa (McKenzie 1964, Hoff 2004). Kuoreen lisääntyminen saattaa estyä, mikäli pH laskee keväällä kutupaikoilla alle kuuden (Evans & Loftus 1987). Geffen (1990) havaitsi kokeellisesti amerikan kuoreen mädin kuolleisuuden olleen pH 5,5:ssä suurempaa kuin pH 6,8:ssa. Veden pH:n lasku joko lumen sulamisen tai sateiden seurauksena voi lisätä kuoreen mädin kuolevuutta haudonta-aikana etenkin pienissä virtavesissä (Geffen 1990). Veden pH voi laskea kuoreen poikastuotannon kannalta haitalliselle tasolle myös alunamaiden kuivatuksen seurauksena (Hudd 1985). Hoffin (2004) mukaan runsaiden sateiden aiheuttama suuri virtaama voi kuljettaa kuoreen mätiä ja poikasia epäedullisille alueille ja heikentää siten niiden selviytymistä. Sutter (1980) havaitsi veden virtausnopeuden ja kuoreen mädin selviytymisen välillä positiivisen korrelaation. Belyaninan (1969) mukaan kuivuminen veden laskiessa, liiallinen lämpeneminen, predaatio (hyönteisten toukat ja useat kalat) ja vesihome (*Saprolegnia*) ovat tärkeimpiä kuoreen mätimunien kuolleisuutta lisääviä tekijöitä. Chase & Childs (2001) havaitsivat kuivumisen ja perifytonin voimakkaan kasvun lisänsen joinain vuosina mädin kuolleisuutta. Myös Lylén & Maitlandin (1997) mukaan mädin kuivilleenjäminen voi olla merkittävä kuolleisuutta aiheuttava tekijä. Rehevöityminen voi lisätä kuoreen mädin kuolleisuutta heikentämällä kutupohjien laatua (Kangur ym. 2007b). Kuoreen mädin kuolleisuus voi kasvaa myös mätitiheyden kasvaessa suureksi (Rothschild 1961, McKenzie 1964).

Sopivan ravinnon saatavuus ensimmäisten elinkuukausien aikana määrää suurelta osin syntyneen kuorevuosiluokan säilyvyyden (Lillelund 1961, Strelnikova & Ivanova 1983, Nellbring 1989). Kuoreen poikasten pääasiallisen ravinnon eli eläinplanktonin tuotanto puolestaan kasvaa veden lämpötilan kohotessa (Wetzel 1975). 0+ -kuoreet kasvavat nopeiten lämpimässä (Ivanova & Polovkova 1974, Ivanova 1980, 1982, Strelnikova & Ivanova 1983, Naesje ym. 1987, Žiliukienė 2002). Mm. Vänern-järvellä lämpimien kesien aikana on havaittu kehittyneen vahvoja kuorevuosiluokkia (Nyberg ym. 2001). Lämpimässä kuoriutuneet ja ulkoisen ravinnon käytön aloittaneet poikaset kehittyvät nopeasti (Strelnikova & Ivanova 1983). Sen sijaan ensimmäisenä kesänä hitaasti kasvaneet kuoreet voivat kuolla ensimmäisenä talvena riittämättömien energiavarojen tai vanhempien kuoreiden predaation seurauksena (Ivanova 1982). Myös kudun ja edelleen kuoriutumisen ajoittuminen vaikuttavat kuoreen poikasten kokoon: aikaisin kuoriutuneet poikaset ovat myöhemmin kuoriutuneita suurempia (Žiliukienė 2002). Runsailla vuosiluokilla ja tiheässä kannassa kuoreiden kasvu on hidasta (Belyanina 1969, Podushko 1970, van Densen & Vijverberg 1982, Frie & Spangler 1985). Kuoreiden kunnon on havaittu heikentyneen kannan runsastuessa ja lajin sisäisen ravintokilpailun lisääntyessä (Podushko 1970, Hrabik ym. 1998, Krueger & Hrabik 2005). Myös alhainen happipitoisuus voi hidastaa kuoreen kasvua (Sepúlveda 1994).

Kuorekannat voivat kestää huomattavan suurta kuolevuutta. Huron-järvellä amerikankuorepopulaatio vältti romahtamisen, vaikka vuotuinen kokonaiskuolevuus oli 90 % (Frie & Spangler 1985). Kuore voi korvata alhaista kutukannan biomassaa nopeutuneella kasvulla ja lisääntyneellä fekunditeetilla (Sarvala ym. 1999). Peltosen ym. (1996) mukaan kuoreen suuri tuotanto verrattuna biomassansa (P/B) ehkäisee kannan romahtamista. Lajit, joilla on korkea P/B-suhde, reagoivat häiriöihin ja saavuttavat uuden tasapainotilan nopeasti (Kitchell ym. 2000). Sammalkorven & Turusen (1995) mukaan kuore kestää voimakasta kalastusta nopean elinkiertoinsa ansiosta. Lammensin ym. (1992) mukaan kuore kompensoi predaatiota tuleamalla nuorempina sukukypsäksi.

Kuorekanta voi muodostua runsaaksi jo muutamassa vuodessa kannan romahduksen jälkeen tai levittyään uudelle elinalueelle. Viron ja Venäjän rajalla sijaitsevan Peipsi-järven kuorekannassa kesällä 1972 tapahtuneen massakuoleman jälkeen kuoreita ei saatu saaliiksi kolmeen vuoteen, mutta kanta palautui vuoteen 1976 mennessä (Kangur ym. 2007b). Volgalle rakennetuissa tekoaltaissa kuore runsastui 2–3 vuodessa (Volodin & Ivanova 1987). Pohjois-Amerikassa sijaitsevalla Crystal-järvellä amerikankuorepopulaatio runsastui uutena lajina eksponentiaalisesti predaattorien vähäisyyden vuoksi (Krueger & Hrabik 2005). Myös Superior-järveä koskeneiden simulaatioiden perusteella kuorekanta voi palautua hyvin nopeasti kannan romahduksen jälkeen (Kitchell ym. 2000).

Korkeat lämpötilat ovat epäedullisia aikuisille kuoreille (Ivanova 1980, 1982). Epätavallisen lämpiminä vuosina kuoreen kasvu voi hidastua (Sterligova 1979, Ivanova 1980), ja veden voimakkaan lämpenemisen seurauksena on havaittu jopa massakuolemia lähinnä matalissa järvissä (Ivanova 1980, 1982). Viron ja Venäjän Peipsi-järvellä aikuisten kuoreiden massakuolemia ovat aiheuttaneet lähinnä veden voimakas lämpeneminen yhdessä rehevöitymisen ja siitä seuranneiden sinileväkukintojen kanssa (Kangur ym. 2007b). Huomattavaa kuolleisuutta Peipsi-järvellä esiintyi etenkin veden lämpötilan oltua pitkään korkea. Ilmaston lämpötilassa tapahtuvat muutokset voivat vaikuttaa eri tavoin erityyppisissä ympäristöissä elävien kuorekantojen kokoon (Mingelbier ym. 2001). Alusveden lämpeneminen myös esim. hapetuksen vuoksi saattaa heikentää aikuisten kuoreiden elinolosuhteita (Malinen ym. 2004). Englannissa anadromisten kuorekantojen heikentymistä ovat Maitlandin (2003) mukaan aiheuttaneet lähinnä vesien saastuminen, ylikalastus, kutupaikkojen heikentyminen mm. liettymisen ja vesistöiden vuoksi sekä kutukalojen noususteet.

Predaattorit voivat huomattavasti lisätä kuoreen kuolevuutta ja säädellä siten kuorekannan kokoa (Heist & Swenson 1983, Frie & Spangler 1985, Henderson & Nepszy 1989, Krueger & Hrabik 2005). Krueger & Hrabik (2005) arvioivat valkosilmäkuhan (*Sander vitreus*) käyttäneen eräässä Wisconsinilaisessa järvessä ravinnokseen vuoden aikana 55 % amerikankuorepopulaation massasta. Valkosilmäkuhan predaatio laski todennäköisesti huomattavasti amerikankuoreen keskikokoa, populaatiotiheyttä ja ravinnon kulutusta (Krueger & Hrabik 2005). Van Eerden ym. (1993) arvioivat ahventen syöneen kuoretta osassa Ijsselmeer-järveä eri vuosina 15.7.–15.10. välisenä aikana noin 72–233 kg/ha. Kuorekannan koko laski kasvukauden lopulle etenkin vuosina, jolloin petomaisia ahvenia oli runsaasti. Predaattoreille tarjolla olevat runsaat vaihtoehdot saalisajit voivat vähentää kuoreeseen kohdistuvaa predaatiota (Hoff 2004, Hyvärinen & Huusko 2006). Petterssonin (1991) mukaan kuore on herkkä predaatiolle pienissä järvissä. Tiheän kuorekannan aikana kannibalismi voi olla runsasta ja vähentää kuoreen rekrytointia (Hoff 2004). Hen & Labarin (1994) mukaan kannibalismi on kuoreella tärkein pitkäaikaisen keskimääräisen populaatiokoon määräävä tekijä. Kannibalismin on lisäksi todettu aiheuttavan syklistyyttä kuoreen kannanvaihteluun (Henderson & Nepszy 1989, He & Labar 1994, Lantry & Stewart 2000).

Kuore- ja muikkukantojen runsauden on havaittu olevan kääntäen verrannolliset (Sterligova 1979, Svärdson ym. 1988, Sharov & Kriksunov 1991). Sama ilmiö on havaittu myös Lappajärvellä (Granberg ym. 1989). Sharovin & Kriksunovin (1991) tekemien simulaatioiden perusteella kuorekannalla on voimakkaampi vaikutus muikkukantaan kuin päinvastoin. Kuoreella on kevätkutuisena kalana paremmat mahdollisuudet ajoittaa kutunsa lisääntymisen onnistumiseksi kuin syyskutuisella muikulla (Nyberg ym. 2001). Muikku on kuitenkin kuoretta tehokkaampi planktoninsyöjä (Svärdson 1976, Enderlein 1981, Karjalainen ym. 1997, Nyberg ym. 2001, Beisner ym. 2003, Northcote & Hammar 2006). Etelä-Konnevedellä kuoreen kasvun on havaittu nopeutuneen muikkukannan

heikentyessä (Vilhunen 1987). Sterligovan (1979) mukaan kuoreen ja muikun välillä esiintyy ravintokilpailua etenkin keskisyvissä järvissä, joissa niiden ekologiset lokerot ovat ainakin osittain päällekkäiset. Kuoreen ja muikun ravinnon erilaisuus vähentää jossakin määrin lajien välistä ravintokilpailua (Hakkari 1978, Sterligova ym. 1995, Karjalainen ym. 1997, Northcote & Hammar 2006). Kuore voi käyttää hyvin monen tyyppisiä ja suurempikokoisia ravintokohteita kuin muikku (Svårdson ym. 1988, Johnson ym. 2004, Northcote & Hammar 2006).

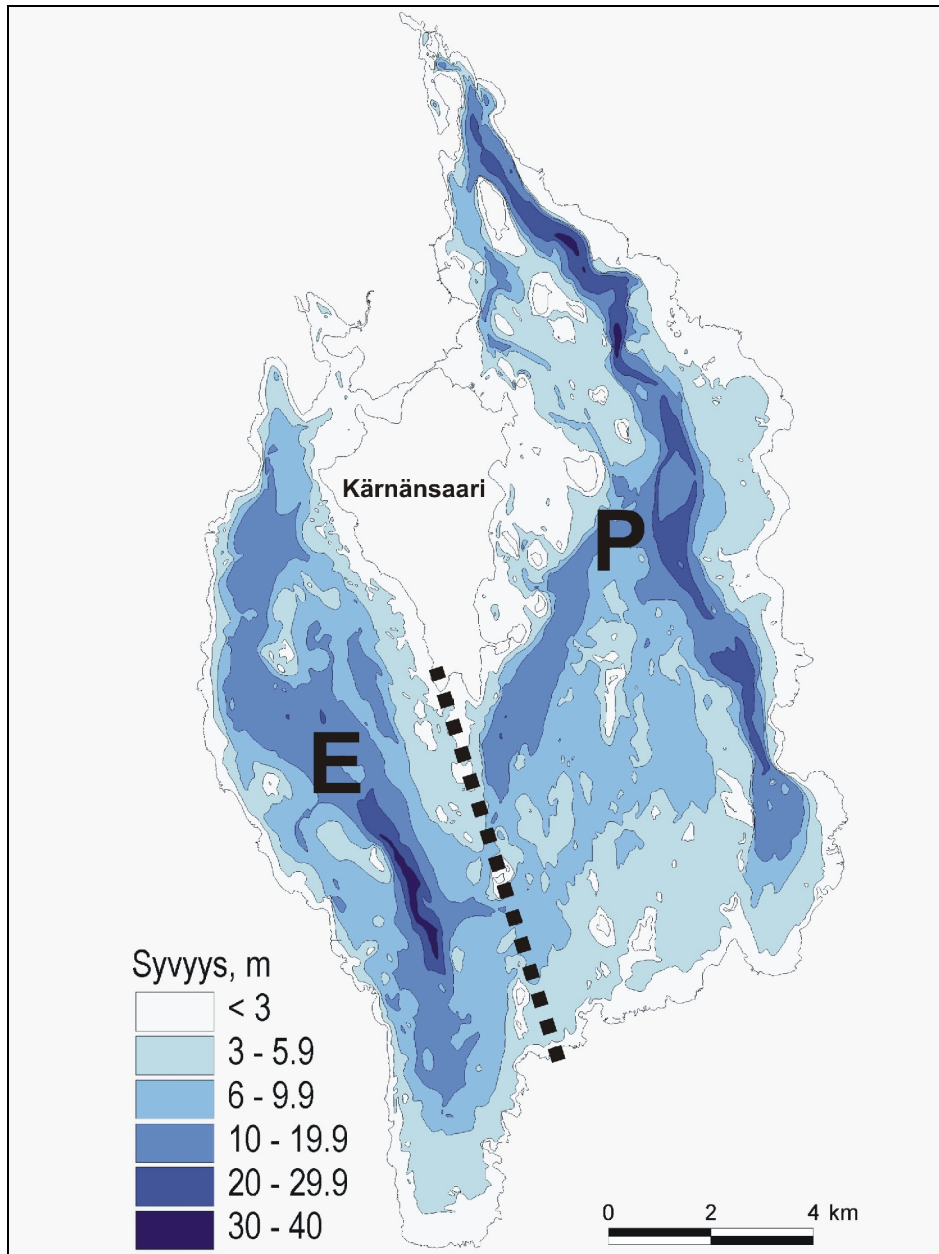
Kuoreella esiintyy loisia useista eri taksonomisista eliöryhmistä (Belyanina 1969, Nellbring 1989). *Glugea hertwigi*, *Triaenophorus nodulosus*, *Ergasilis sieboldi* ja *Argulus foliaceus* voivat aiheuttaa massakuolemia sekä *Diplostomum spathaceum* sokeutta ja kuolleisuutta (Belyanina 1969). Mm. Lahden Vesijärvellä (Horppila ym. 1996) ja Tuusulanjärvellä (Pekcan-Hekim ym. 2005) kuoreiden on havaittu olleen voimakkaasti *G. hertwigi* -loisen infektoimia. Lappajärvellä on Karman (1959) mukaan havaittu *G. hertwigi* -loisen infektoimia kuolleita kuoreita. *G. hertwigi* voi aiheuttaa kuoreiden kuolleisuutta jo 0+ -ikäryhmässä loppukesällä (Pekcan-Hekim ym. 2005) ja alentaa kuoreiden fekunditeettia (Chen & Power 1972). Sterligovan ym. (1992) mukaan Karjalan Säämäjärvellä *G. hertwigi* luultavasti säätelee kuorekannan kokoa. Rehevöityminen voi lisätä *G. hertwigi* -loisen esiintymistä (Sterligova ym. 1992). Kuorekannan harventuessa *G. hertwigi* -loisen esiintyminen voi puolestaan vähentyä (Horppila ym. 1996).

3. AINEISTO JA MENETELMÄT

3.1. Tutkimusalueen yleiskuvaus

Lappajärvi (63°02'–63°15' P, 23°32'–23°48' I) sijaitsee Etelä-Pohjanmaalla Lappajärven ja Vimpelin kuntien sekä Alajärven kaupungin alueella. Lappajärvi on Ähtävänjoen vesistön (nro 47) keskusjärvi, josta vedet laskevat Välijokea pitkin Evijärveen ja edelleen Ähtävänjokea pitkin Luodon-Öjanjärveen ja Perämereen. Lappajärven valuma-alueen pinta-ala on 1527 km² (Ekholm 1993). Metsien ja soiden osuus valuma-alueesta on noin 68 % ja peltojen 14 %. Valuma-alueen järvisyys on 11 % (Markkola & Huitu 2003).

Lappajärvi on syntynyt meteorikraateriin ja koostuu kahdesta jokseenkin saman syvyydestä altaasta, ns. pohjoisesta ja eteläisestä, jotka ovat järven eteläosassa laajalti yhteydessä toisiinsa (Kuva 1). Lappajärven rantaviiva on varsin suora ja saaria on melko vähän. Altaiden välillä Kärnänsaaresta etelään suuntautuvalla alueella veden syvyys on alle 10 m. Lappajärvi on melko matala: sen keskisyvyys on 7,4 m (Taulukko 1) ja pinta-alasta 23 % on alle 3 m syvää rantavyöhykettä ja 21 % yli 10 m syvää ulappaa (Taulukko 2). Lappajärven syvimmat kohdat sijaitsevat pohjois- (36 m) ja eteläsyvänteessä (38 m).



Kuva 1. Lappajärven syvyysvyöhykkeet (© Maanmittauslaitos 2002). Tässä tutkimuksessa eteläsyvänteellä (E) tarkoitetaan kartassa katkoviivan vasemmalla ja pohjoissyvänteellä (P) oikealla puolella olevia yli 10 m syviä alueita.

Taulukko 1. Lappajärven ominaisuuksia (Teppo ym. 2003a).

keskivedenkorkeus (m)	69,5
pinta-ala (km ²)	145
suurin pituus (km)	24
suurin leveys (km)	12
rantaviivan pituus (km)	160
keskisyvyys (m)	7,4
suurin syvyys (m)	38
tilavuus (milj. m ³)	1077
virtaama luusuassa (m ³ /s)	12,7
teoreettinen viipymä (a)	2,8

Taulukko 2. Eri syvyysvyöhykkeiden osuudet Lappajärven pinta-alasta ja tilavuudesta (Maanmittauslaitoksen aineisto).

syvyys (m)	pinta-ala (ha)	osuus kokonais-pinta-alasta (%)	tilavuus (Mm ³)	osuus kokonais-tilavuudesta (%)
<1,5	1500	10,3	11,3	1,1
1,5–2,9	1873	12,9	42,1	4,1
3,0–5,9	4448	30,6	200,1	19,4
6,0–9,9	3695	25,4	295,6	28,7
10,0–14,9	1743	12,0	217,8	21,1
15,0–19,9	731	5,0	127,9	12,4
20,0–24,9	379	2,6	85,3	8,3
25,0–29,9	127	0,9	34,9	3,4
30,0–34,9	46	0,3	15,1	1,5
>35,0	2	<0,1	0,8	0,1
yhhteensä	14544	100,0	1031,0	100,0

Lappajärvi on avoimena järvenä altis tuulille. Tuulen ja virtausten aiheuttama eroosio ulottuu 2–5 m syvyyteen (Malve ym. 1992). Lappajärvi jäätyy yleensä marraskuun lopulla, ja jäät lähtevät yleensä toukokuun puoleen väliin mennessä (Ympäristötietojärjestelmä Hertta). Suurimmat Lappajärven tulouomat ovat etelästä laskeva Kurejoki (keskivirtaama 6,4 m³/s) sekä idästä laskevat Savonjoki (4 m³/s) ja Vieriesjoki (1 m³/s) (Aaltonen & Teppo 2003).

3.2. Veden laatu

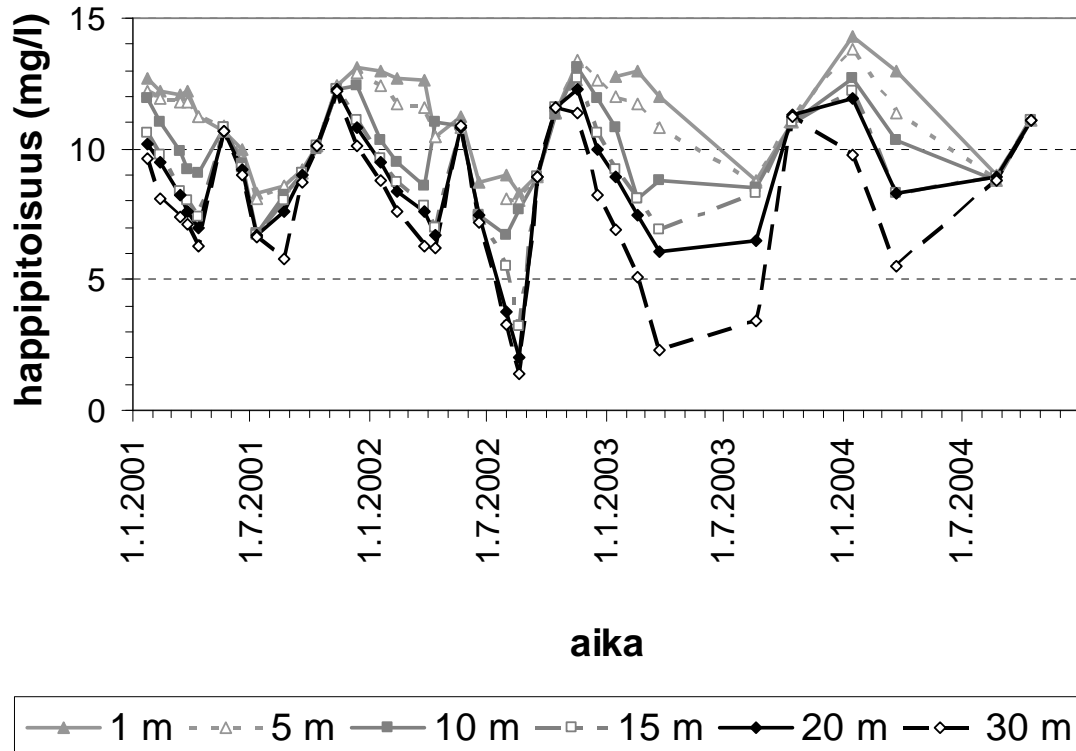
Lappajärven veden laatua seurattiin vuosina 2001–2004 sekä etelä- (YKJ-koordinaatti 7004485-3330418) että pohjoissyvänteellä (7017753-3333642). Tepon ym. (2007) mukaan Lappajärven syvänteiden veden laadussa ei havaittu merkittäviä eroja vuosina 2001–2004, joten niiden tulokset esitetään tässä yhdistettyinä.

Lappajärvi luokitellaan ravinnepitoisuuksien perusteella lähinnä mesotrofiseksi eli lievästi reheväksi järveksi (Taulukko 3). Lappajärven vesi on happamuudeltaan jokseenkin neutraalia, ruskeaa ja lievästi sameaa näkösyvyyden ollessa pääosin noin 2 m. Talvisin pintaveden happipitoisuus oli korkeampi, näkösyvyys suurempi ja sameusarvot alhaisempia kuin kesäisin.

Taulukko 3. Lappajärven pintaveden (1 m, a-klorofylli 0–2 m) laatumuuttujien keskiarvot ja vaihteluvälit kesäisin (kesä–syyskuu) ja talvisin (joulu–maaliskuu) vuosina 2001–2004 etelä- että pohjoissyvänteeltä otettujen vesinäytteiden perusteella (Ympäristötietojärjestelmä Hertta).

muuttuja	kesä		talvi	
	keskiarvo	vaihteluväli	keskiarvo	vaihteluväli
happi (mg/l)	9,1	8,1–10,6	12,9	12,0–14,3
kemiallinen hapenkulutus (COD, mg/l)	12,4	11,0–13,0	12,6	11,0–15,0
kokonaisfosfori (µg/l)	23,9	18,0–32,0	19,8	15,0–25,0
kokonaistyyppi (µg/l)	722	540–1175	670	560–780
a-klorofylli (µg/l)	8,6	2,9–19,0	-	-
pH	7,2	6,7–7,9	6,9	6,4–7,1
näkösyvyys (m)	1,9	1,5–2,7	2,6	1,9–3,4
väri (mg Pt/l)	63	50–80	56	45–70
sameus (FNU)	2,1	1,2–4,0	0,6	0,4–1,0
sähkönjohtokyky (mS/m)	6,2	6,0–6,3	6,5	5,9–6,9

Vuosina 2001–2004 veden happipitoisuuden havaittiin pohjan läheisyydessä 30 m syvyydessä laskeneen alle 5:een mg/l loppukesällä 2002 ja 2003 sekä loppupalvella 2003 (Kuva 2). Loppukesällä 2002 happipitoisuus oli alle 5 mg/l jo 15 m syvyydessä. Veden pintakerroksessa 10 m syvyyteen saakka happipitoisuus oli sen sijaan aina yli 6 mg/l.

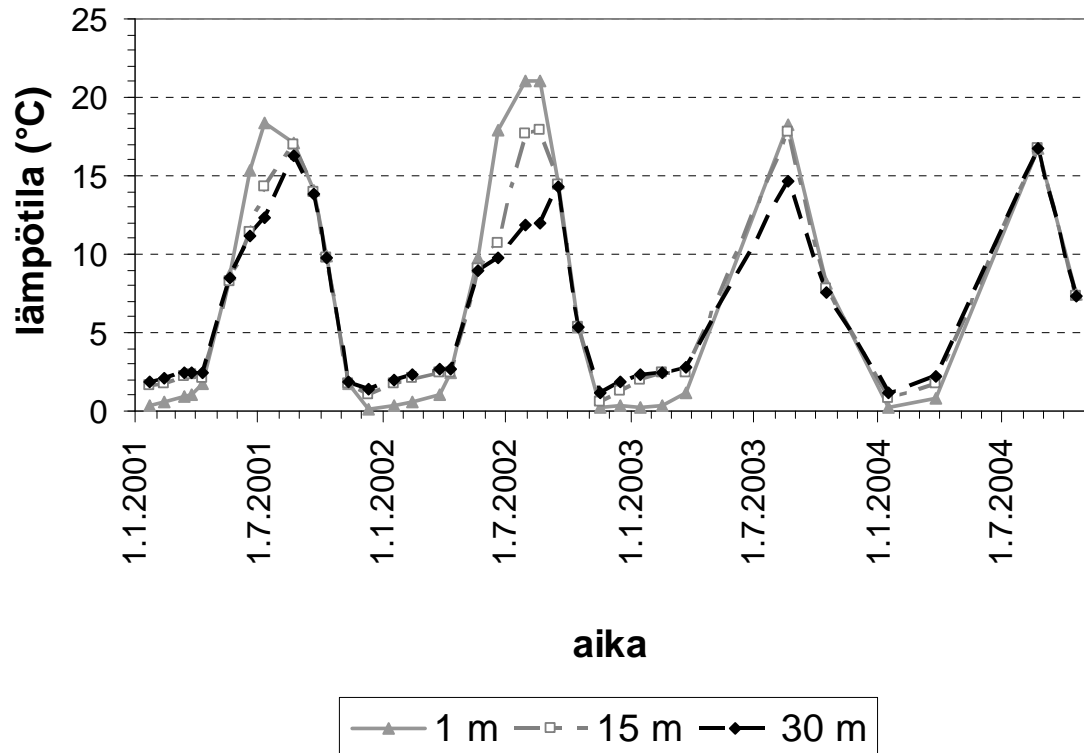


Kuva 2. Veden happipitoisuus (mg/l) eri syvyyksissä Lappajärven eteläsyvänteellä vuosina 2001–2004 (Ympäristötietojärjestelmä Hertta).

3.3. Veden lämpötila

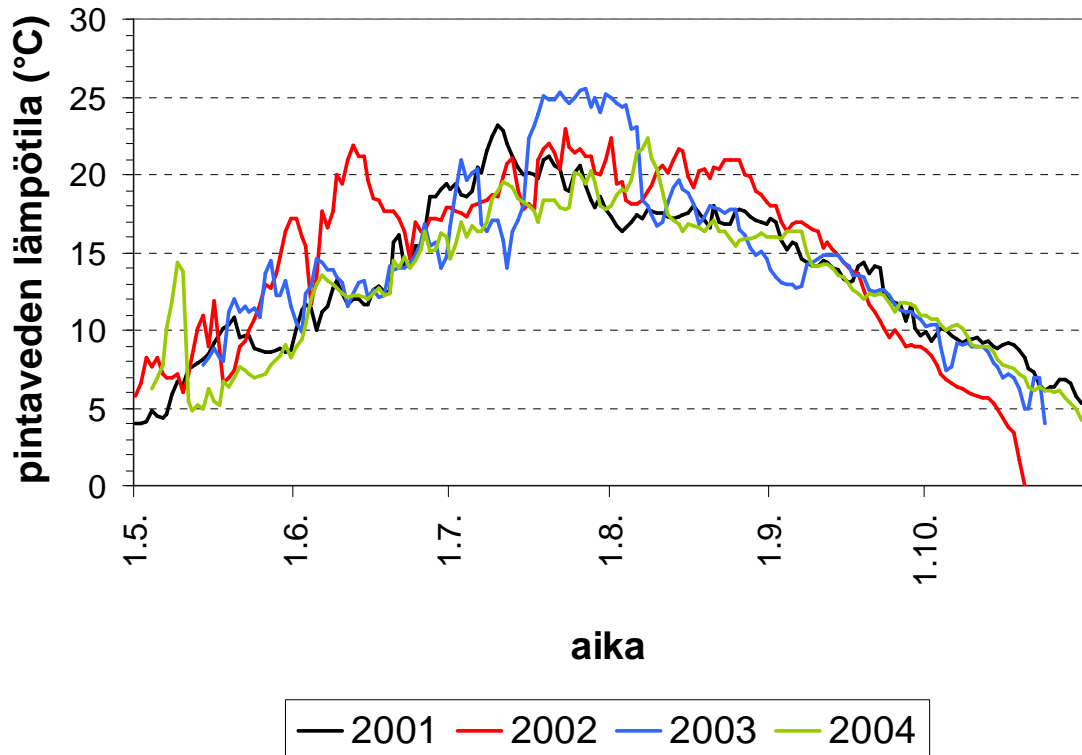
Lappajärvi kerrostuu sekä kesällä että talvella. Malven ym. (1992) mukaan harppauskerros muodostuu kesällä noin 10–12 m syvyyteen ja päällysveden osuus tilavuudesta on suuri, noin 92 %. Kovat tuulet ja viileät säät voivat toisinaan purkaa kesäkerrostuneisuuden jo heinäkuussa (Teppo ym. 2003a).

Lappajärven eri syvyyksien lämpötiloja seurattiin vesinäytteenoton yhteydessä eteläsyvänteellä. Vesimassan lämpötilajakautumisessa ei havaittu huomattavia vuosien välisiä eroja (Kuva 3). 30 m syvyydessä vesi lämpeni vuosittain 15 °C tuntumaan. Vuosina 2001 ja 2002 – joilta oli runsaasti lämpötilatietoja – kesäkerrostuneisuus alkoi muodostua toukokuun lopulla ja purkautui elo-syyskuun vaihteessa.



Kuva 3. Veden lämpötila (°C) eri syvyyksissä Lappajärven eteläsyvänteellä vuosina 2001–2004 (Ympäristötietojärjestelmä Hertta).

Lappajärven pintaveden lämpötilaa seurataan päivittäin avovesiaikana Halkosaassa lähellä järven luusua. Vuosien 2001–2004 välillä esiintyi huomattavia eroja pintaveden lämpötilan kehityksessä touko-lokakuussa (Kuva 4). Vuonna 2001 lämpötila oli vuodenaikaan nähden muutoin jokseenkin tavanomaisella tasolla, mutta nousi muita vuosia korkeammalle heinäkuun alussa. Vuonna 2002 lämpötilakehitys oli selvästi muista vuosista poikkeavaa. Vuonna 2002 vesi oli kesäkuun alkupuoliskolla selvästi, hetkellisesti jopa noin 10 °C muita vuosia lämpimämpää. Elokuun 2002 lopulta alkaen lämpötilan lasku oli muita vuosia nopeampaa ja laski nolleen jo lokakuun puolivälissä. Vuosien 2001–2004 korkeimmat lämpötilat mitattiin kesällä 2003, noin 25 °C. Toukokuun 2004 alkupuolella lämpötila nousi poikkeuksellisen korkealle, lähes 15 °C:een, mutta laski nopeasti takaisin noin 5 °C:een. Tämän jälkeen lämpötila pysyi pääosin melko alhaisena kesän loppuun saakka.



Kuva 4. Lappajärven pintaveden lämpötila (°C) lähellä järven luusuaa Halkosaaressa touko-lokakuussa vuosina 2001–2004 (Ympäristötietojärjestelmä Hertta).

3.4. Ulapan ravintoverkko

Lappajärven kasviplanktonyhteisössä vallitsevia leväryhmiä ovat keväisin piilevät (Diatomae) ja kesäisin piilevien lisäksi nielulevät (Cryptophyta), viherlevät (Chlorophyta) ja kultalevät (Chrysophyta). Myöhemmin loppukesällä ja syksyllä runsastuvat sinilevät (Cyanophyta). Voimakkaita sinileväkukintoja esiintyy Lappajärvellä yleensä vasta syys-lokakuussa. Myöhäinen sinilevien massaesiintymisten ajankohta selittyy järven muuttumisella syksyllä fosforirajoitteisesta typpirajoitteiseksi (Teppo 2003). Lappajärven kesäaikainen a-klorofyllipitoisuus 0–2 m syvyydellä vaihteli vuosina 2001–2004 yleensä noin 5–15 µg/l välillä (Ympäristötietojärjestelmä Hertta). Vuonna 2001 a-klorofyllipitoisuuden ei kuitenkaan havaittu nousseen kertaakaan yli 10 µg/l:aan. Etelä- ja pohjoissyvänteiden välillä ei esiintynyt merkittäviä eroja a-klorofyllipitoisuuksissa.

Eläinplanktonin eri ryhmien tiheyksissä havaittiin Lappajärvellä vaihtelua vuosina 2001–2004 (Taulukko 4). Rataseläinten biomassa oli selvästi alhaisin vuonna 2002, kun taas vesikirppujen ja hankajalkaisten biomassat olivat suurimmat vuonna 2003. Myös eläinplanktonin kokonaisbiomassa oli suurin vuonna 2003. Rataseläimistä (Rotatoria) yleisimpiä olivat *Conochilus unicornis*, *Kellicottia longispina*, *Keratella cochlearis*, *Polyartha* spp. ja *Synchaeta* spp. (Teppo ym. 2007). Vesikirpuista (Cladocera) yleisimpiä olivat *Daphnia cristata*, *D. hyalina* ja *Eubosmina coregoni*. Hankajalkaisista (Copepoda) yleisimpiä olivat *Eudiaptomus gracilis*, *Mesocyclops leuckarti* ja *Thermocyclops oithonoides*.

Taulukko 4. Lappajärven keskimääräiset eläinplanktonbiomassat (mg/m³) 0–10 m syvyydessä kesä–elokuussa vuosina 2001–2004 (Teppo ym. 2007).

vuosi	Rotatoria	Cladocera	Copepoda	yhteensä
2001	67	320	240	630
2002	20	550	260	840
2003	83	600	350	1030
2004	82	320	185	585

Lappajärven kalaston biomassasta valtaosan muodostavat koeverkkokalastusten tulosten perusteella ahven (*Perca fluviatilis* L.) ja särki (*Rutilus rutilus* (L.)) (Tuhkanen ym. 2002). Ulapan merkittävimmät planktoninsyöjäkalat ovat kuore ja muikku sekä petokalat kuha (*Sander lucioperca* (L.)) ja ahven. Lisäksi ulapan pintakerroksessa esiintyy etenkin salakkaa (*Alburnus alburnus* (L.)). Ulapan pohjakerroksessa esiintyy erityisesti kiiskeä (*Gymnocephalus cernuus* (L.)). Myös lahnaa (*Abramis brama* (L.)) esiintyy kalastajien saaliiden perusteella runsaasti Lappajärven pohja-alueilla. Lappajärveen istutetaan lähinnä 1-kesäisiä planktonsiikoja (*Coregonus lavaretus* (L.)) ja kuhia sekä eri ikäisiä järvitaimenia (*Salmo trutta* m. *lacustris* L.). Istutusmäärissä ei ole tapahtunut viime vuosina huomattavia muutoksia; planktonsiikoja on istutettu vuosittain yleensä noin 180000 kpl, järvitaimenia noin 1000–2000 kpl ja kuhia noin 100000–200000 kpl (Kalataloushallinnon istutusrekisteri). Kaikuluotausten tulosten perusteella Lappajärven ulapan kalatiheydet laskivat huomattavasti vuodesta 2002 vuoteen 2003 (Taulukko 5).

Taulukko 5. Kaikuluotausten keskimääräiset alle ja yli 10 cm pituisten kalojen tiheysarviot (kpl/ha) Lappajärven eteläsyvänteellä elo-syyskuun vaihteessa vuosina 2002 ja 2003 (Salo 2003, 2004).

vuosi	päiväluotaus			yöluotaus		
	<10 cm	>10 cm	yhteensä	<10 cm	>10 cm	yhteensä
2002	3192	369	3561	4849	826	5675
2003	466	105	571	1724	163	1887

3.5. Kalastus ja kalansaaliit

Lappajärvellä harjoitetaan sekä ammatti- että vapaa-ajankalastusta. Lappajärven tehokalastus alkoi vuonna 2001 ja jatkui vuoteen 2004 saakka. Vuonna 2001 aloitettiin Lappajärvelle uutena kalastusmuotona troolaus, jonka tarkoituksena oli vähentää erityisesti runsasta kuorekantaa. Troolin lisäksi ammattikalastajat pyysivät kuoretta lähinnä keväällä pääosin rysillä, joiden perän solmuväli oli yleensä 8 mm. Virkistys- ja kotitarvekalastajat eivät sen sijaan pyytäneet kuoretta Lappajärvellä vuosina 2001–2004. Troolien ja rysien lisäksi tehokalastuksessa käytettiin paunetteja, nuottia, katiskoita ja verkkoja, joilla kalastus kohdistui pääosin muihin lajeihin kuin kuoreeseen.

Lappajärven kokonaiskalansaalis vuosina 2001–2004 oli noin 1655 tonnia, eli keskimäärin noin 414 tonnia/vuosi (Taulukko 6). Järven pinta-alaan suhteutettuna saalis oli vuosina 2001–2004 kaikkiaan 114 kg/ha. Tehokalastuksen osuus kokonaiskalansaaliista oli 59 % lopun saalista jakaannuttua melko tasan muun ammattikalastuksen (20 %) ja vapaa-ajankalastuksen (21 %) kesken. Tehokalastuksen runsaimmat saalislajit olivat kuore, pienikokoinen ahven ja särki. Ammattikalastuksessa runsaimmat saalislajit olivat muikku, siika, hauki ja kuha, joista erityisesti muikun, siian ja kuhan saaliit kasvoivat huomattavasti vuosina 2001–2004. Vapaa-ajan kalastuksessa runsaimmat saalislajit olivat puolestaan ahven ja hauki.

Taulukko 6. Lappajärven kalansaaliit kalastajaryhmittäin (tonnia) ja suhteutettuna järven pinta-alaan (kg/ha) vuosina 2001–2004 (Teppo ym. 2007). Tehokalastuksen ja muun ammattikalastuksen saaliit ovat peräisin Alajärven, Lappajärven ja Vimpelin kalastusalueen saaliskirjanpidosta. Vapaa-ajan kalastuksen saaliit on arvioitu vuoden 2001 osalta kalastajien lukumäärän ja vuoden 2000 saaliin perusteella (Kokkonieniemi & Teppo 2003), vuoden 2002 osalta kalastustiedustelusta (Teppo ym. 2003b) ja vuosien 2003 ja 2004 osalta vuosien 2002 ja 2006 saaliiden perusteella olettaen, että saaliin muutos vuodesta 2002 vuoteen 2006 oli lineaarinen (Teppo ym. 2007).

vuosi	saalis (tn)				kg/ha
	tehokalastus	ammattikalastus	vapaa-ajan kalastus	yhteensä	
2001	215	27	97	339	23
2002	280	83	90	453	31
2003	284	99	85	468	32
2004	198	118	79	395	27
yhteensä	977	327	351	1655	114

3.6. Kalastuskirjanpito

Jokaisena tutkimusvuotena 2001–2004 yhden troolin pyyntitiedot kirjattiin päivittäin (vetoaika, -alue, -nopeus, -leveys ja -syvyys, koentakertojen lukumäärä, troolityyppi, veden lämpötila, tuulen suunta, kokonaissaaliin massa ja lajikoostumus). Vuonna 2001 toimintansa aloittaneelta troolilta kirjattiin pyyntitiedot elokuulle 2003 saakka, jolloin se lopetti kalastuksen Lappajärvellä. Vuonna 2002 toimintansa aloittaneelta troolilta pyyntitiedot kirjattiin vuonna 2004. Pyyntipäivät sekä kalansaaliiden massat ja lajikoostumukset toiselta troolilta kirjattiin Alajärven, Lappajärven ja Vimpelin kalastusalueen toimesta päivittäin kalasatamassa. Myös muun tehopyynnin kuin troolin päivittäisten kalansaaliiden massat ja niiden koostumukset kirjattiin Alajärven, Lappajärven ja Vimpelin kalastusalueen toimesta päivittäin kalasatamassa.

3.7. Saalisnäytteenotto

Lappajärvellä kalastaneilta trooleilta otettiin vuosina 2001–2004 kaikkiaan 41 saalisnäytettä, joiden massat vaihtelivat 1,8–11,3 kg välillä (Taulukko 7). Saalisnäytteitä otettiin yhteensä 249 kg, josta kuoreiden osuus oli 136 kg. Näytteitä otettiin sekä etelä- että pohjoissyvänteiden alueelta pyydetyistä troolisaaliista. Saalisnäytteet otettiin troolisaaliista satunnaisesti.

Saalisnäytteen kaloista määritettiin laji, sekä mitattiin kokonaispituus (RT) 1 mm:n ja punnittiin massa 1 g:n tarkkuudella. Vuosina 2002–2004 0- ja 1-vuotiaita kuoreyksilöitä erotettiin osasta saalisnäytteitä niiden suuren lukumäärän vuoksi, minkä jälkeen niiden lukumäärät laskettiin ja punnittiin kokonaismassa. Näin lasketut ja punnitut kuoreet jaettiin eri pituusluokkiin samassa suhteessa kuin mitatut kyseisten ikäryhmien yksilöt. Tämä oli mahdollista, koska 0- ja 1-vuotiaiden yksilöiden pituusjakaumilla ei ollut päällekkäisyyttä keskenään eikä myöskään muiden ikäryhmien pituusjakaumien kanssa. Kuoreet jaettiin pituusluokkiin 10 mm välein, ja jokaisesta pituusluokasta otettiin viidestä kalasta (mikäli pituusluokan kaloja oli riittävästi) suurimmat kuuloluut (sagitta) iänmäärittystä varten. Kuoreyksilöiltä otettiin molemmat sagittat. Ikänäytteitä otettiin vuonna 2002 kuudesta, vuonna 2003 yhdeksästä ja vuosina 2001 ja 2004 jokaisesta saalisnäytteestä. Lisäksi ikänäytteet otettiin kasvunmäärityksiä varten ennen tehokalastusta 18.8.2000 tehtyjen koeverkkokalastusten yhteydessä 53 kuoreelta ja 10.11.2004 otetusta troolisaalisnäytteestä 52 kuoreelta. 10.11.2004 otettu kuoresaalisnäyte oli valikoitu pituuksien mukaan, eikä siitä

saatua kuoreiden pituusjakaumaa voitu siten käyttää vuosien 2001–2004 saalismatriisin muodostuksessa.

Taulukko 7. Lappajärven troolisaalisnäytteiden ajankohdat, alueet (kts. Kuva 1) ja massat (g) sekä kuoreiden, niistä tehtyjen pituusmittausten ja ikänäytteiden lukumäärät (kpl) vuosina 2001–2004. (* saalisnäytteestä saatua kuoreiden pituusjakaumaa ei käytetty vähäisen yksilömäärän vuoksi saalismatriisin muodostuksessa).

vuosi	pvm	alue	näytteen kokonaisuudessa (g)	kuoreita näytteessä (kpl)	pituusmittauksia (kpl)	ikänäytteitä (kpl)
2001	18.6.	E-syvänne	9951	773	773	27
	26.6.	E-syvänne	11333	1286	1286	36
	5.7.	P-syvänne	8750	339	339	34
	12.7.	E-syvänne	8577	1148	514	30
	27.7.	E-syvänne	5483	681	333	26
	2.8.	E-syvänne	8293	566	156	30
	10.8.	E-syvänne	4452	434	328	25
	18.8.	E-syvänne	1797	194	194	25
	21.8.	E-syvänne	3156	363	363	26
	27.8.	E-syvänne	1910	215	215	27
2002	2.7.	E-syvänne	5213	505	214	31
	12.7.	E-syvänne	3460	475	225	-
	31.7.	P-syvänne	5501	122	122	30
	8.8.	E-syvänne	2785	183	143	-
	15.8.	E-syvänne	6151	660	160	27
	22.8.	P-syvänne	2502	778	778	-
	28.8.	E-syvänne	4830	587	144	25
	5.9.	E-syvänne	6241	647	137	-
	13.9.	P-syvänne	4318	469	152	24
	3.10.	P-syvänne	5960	232	54	28
2003	16.6.*	P-syvänne	5938	3	3	3
	22.6.	E-syvänne	2420	234	234	20
	14.7.	E-syvänne	3826	1134	1134	24
	17.7.	P-syvänne	4620	227	227	-
	7.8.*	E-syvänne	5073	31	31	18
	22.8.	P-syvänne	4813	377	377	6
	28.8.*	E-syvänne	3560	32	32	-
	2.9.	E-syvänne	3045	1449	1449	26
	4.9.	E-syvänne	4247	714	714	-
	15.9.	P-syvänne	4035	140	140	29
2004	10.10.	P-syvänne	3155	695	695	25
	30.10.	E-syvänne	3798	798	798	33
	21.6.	E-syvänne	9151	1329	1329	20
	9.7.	P-syvänne	11083	2217	212	22
	14.7.	P-syvänne	10669	2011	214	22
	23.7.	P-syvänne	10220	1963	201	13
	18.8.	P-syvänne	10489	1108	517	19
	23.8.	E-syvänne	10136	216	216	12
	16.9.	E-syvänne	9526	1614	1129	34
	21.9.*	E-syvänne	8134	37	37	16
yhteensä			249062	27560	16537	819

3.8. Aineiston käsittely

3.8.1. Iänmääritykset

Kuoreiden iät määritettiin suurimmasta kuuloluusta sagittasta. Toinen sagitta laitettiin kokonaisuena läpinäkyvälle kuoppalevyille ja peitettiin kanadabalsamilla, jota oli ohennettu käsittelyn helpottamiseksi ksyleenillä. Yli 10 cm pituisilta kuoreilla toinen sagitta halkaistiin pinseteillä läheltä keskustaa, jonka jälkeen se hiottiin keskustaan saakka vesihiomapaperilla, ensin karkeudella 600 ja lopuksi karkeudella 1200. Hiottu sagitta värjättiin kuoppalevyllä noin 15 minuutin ajan liuoksessa, jossa oli neutraalipunaa (1 %:n liuos, paino-%) ja etikkahappoa (0,5 %:n liuos, tilavuus-%). Värjäyksen jälkeen sagitta huuhdeltiin vedellä ja kuivattiin paperilla. Alle 10 cm pituisten kuoreiden toinen sagitta värjättiin, mikäli kuoppalevyille asetettu kokonainen otoliitti oli epäselvä.

Iänmääritys sagittoista tehtiin preparointimikroskoopilla 50-kertaisella suurennoksella. Kuoppalevyille asetetuista sagittoista ikä määritettiin heijastamalla mikroskoopin valo sagittan lävitse alhaaltapäin ja laskemalla vuosirenkaat. Neutraalipunalla värjäytyistä otoliiteista ikä määritettiin suuntaamalla kylmävalolähteen valo sagittan sivulle ja laskemalla vuosirenkaat. Mikäli kuoreen eri sagittoista tehdyt iänmääritykset erosivat toisistaan, kuoreen iäksi katsottiin yleensä värjäytystä sagittasta määritetty ikä.

Kuoreen eri ikäryhmien keskipituus vuosina 2001–2004 selvitettiin ikäpituusavaimella saaduista ikäryhmien pituusluokkakajakaumista (kts. luku 2.8.3.), sillä ikäryhmien keskipituuksien laskeminen suoraan valikoiduista otoksista (5 kpl/pituusluokka) lähtöisin olevista mittauksista voi antaa harhaisia kasvuarvioita. Ikäryhmän i keskipituus kussakin saalisnäytteessä laskettiin kaavalla:

$$l_i = \frac{\sum_{k=1}^n (\text{pituusluokan } k \text{ luokkakeskus} \times n_{i,k})}{n_i},$$

missä l_i on ikäryhmän i keskipituus, $n_{i,k}$ ikäryhmän i lukumäärä pituusluokassa k ja n_i ikäryhmän i kokonaislukumäärä näytteessä.

3.8.2. Pyyntiponnistukset

Pyyntitiedot kuoreen kalastuksen pyyntiponnistusten laskemista varten saatiin joka vuosi yhdeltä troolilta. Päivittäiset troolin pyyhkäisyalat tälle troolille laskettiin kaavalla:

$$\text{pyyhkäisyala (ha)} = \frac{\text{vetoleveys (m)} \times \text{vetoaika (h)} \times \text{vetonopeus (km/h)}}{10}$$

Päivittäiset pyyntiponnistukset (f_d) laskettiin suhteuttamalla troolin pyyhkäisyalat pyyntialueen eli yli 10 m syvän ulapan pinta-alaan, joka on Lappajärvellä 3028 ha:

$$f_d = \frac{\text{troolin pyyhkäisyala (ha)}}{3028 \text{ ha}}$$

Pyyntijaksojen kokonaispyyntiponnistukset troolikalastuksessa saatiin laskemalla yhteen päivittäiset pyyntiponnistukset jaksojen aikana. Troolille, jolta ei vuosilta 2002–2003 ollut saatavissa muita pyyntitietoja kuin vetopäivät, pyyhkäisyalat eri pyyntijaksoina laskettiin kertomalla kalastusalueen kirjanpidosta saadut pyyntipäivien lukumäärät vuoden 2004 keskimääräisellä päivittäisellä pyyhkäisyalalla (39 ha). Sitten tälle troolille laskettiin päivittäiset pyyntiponnistukset edellä mainitulla tavalla. Tämä menettely oli mahdollista,

sillä kyseisellä troolilla pyyntitavat pysyivät jokseenkin samoina vuosina 2002–2004 (ammattikalastaja Tapio Heikkilä, suullinen tiedonanto 9.3.2006). Troolikalastuksen kokonaispyyntiponnistukset pyyntijaksojen aikana saatiin laskemalla yhteen eri troolien pyyntiponnistukset.

Jotta pyyntiponnistusten ja kalastuskuolevuuksien perusteella lasketut pyydystettävyydet olisivat mahdollisimman totuudenmukaiset laskettiin pyyntijaksoille, jolloin oli troolipyyntiä, myös kokonaispyyntiponnistukset kaikelle kuoreenpyynnille. Muun kalastuksen, kuin troolin, kuoresaaliit oletettiin rakenteeltaan troolisaaliiden kaltaisiksi. Valtaosa muun pyynnin kuoresaaliista saatiin isorysillä, joiden perän solmuväli oli sama kuin trooleissa (8 mm). Kokonaispyyntiponnistuksia laskettaessa muulle pyynnille, kuin troolille, pyyntiponnistukset (f_{muu}) muodostettiin siten, että sen ja kalastuskuolevuuden (F_{muu}) välinen suhde, eli pyydystettävyyden (q), oli sama kuin troolikalastuksessa:

$$\frac{F_{\text{muu}}}{f_{\text{muu}}} = \frac{F_{\text{trooli}}}{f_{\text{trooli}}},$$

missä F_{muu} ja F_{trooli} ovat muun kalastuksen ja troolin aiheuttamat kuoreen kalastuskuolevuudet ja f_{muu} ja f_{trooli} vastaavasti pyyntiponnistukset. Toisin sanoen muun kalastuksen pyyntiponnistukset muodostettiin siten, että trooli- ja muun kalastuksen saaliiden oltua yhtä suuret olivat myös niiden pyyntiponnistukset yhtä suuret.

Muun kalastuksen, kuin troolin, pyyntiponnistukset eri pyyntijaksojen j aikana ($f_{\text{muu},j}$) laskettiin siten kaavalla:

$$f_{\text{muu},j} = f_{\text{trooli},j} \left(\frac{C_{\text{muu},j}}{C_{\text{trooli},j}} \right),$$

missä $f_{\text{trooli},j}$ on troolin pyyntiponnistus, $C_{\text{muu},j}$ muun pyynnin (kuin troolin) kuoresaalis (kg) ja $C_{\text{trooli},j}$ troolin kuoresaalis (kg) pyyntijakson j aikana. Kuoreen kalastuksen kokonaispyyntiponnistukset eri pyyntijaksoina j ($f_{\text{kok},j}$) saatiin laskemalla yhteen troolin ja muun kalastuksen pyyntiponnistukset:

$$f_{\text{kok},j} = f_{\text{trooli},j} + f_{\text{muu},j}$$

Koska kuorevuosiluokan 1996 terminaaliyksiköllä lokakuussa 2001 (kuukausi, jolloin kyseisen vuosiluokan katsottiin 18.6. otetun troolisaalisnäytteen perusteella esiintyneen viimeisen kerran saaliissa) ei ollut lainkaan troolipyyntiä, jouduttiin sille laskemaan ensin terminaaliyksikön pyyntiponnistus olettamalla, että terminaaliyksikön kuoresaalis saatiin muun pyynnin sijasta troolilla, ja käyttämällä saaliin ja pyyntiponnistuksen keskimääräistä suhdetta troolikalastuksessa vuonna 2001. Vuosiluokan 1996 terminaaliyksikön pyyntiponnistuksen arvioimiseksi laskettiin ensin muun pyynnin pyyntiponnistus vuodelle 2001 (f_{muu}) kaavalla:

$$f_{\text{muu}} = f_{\text{trooli}} \left(\frac{C_{\text{muu}}}{C_{\text{trooli}}} \right),$$

missä f_{trooli} on troolin pyyntiponnistus, C_{muu} muun kalastuksen kuoresaalis ja C_{trooli} troolikalastuksen kuoresaalis vuonna 2001. Näin saadusta vuotuisesta pyyntiponnistuksesta laskettiin pyyntiponnistus lokakuulle 2001 kaavalla:

$$f_{\text{loka}} = f_{\text{muu},2001} \left(\frac{C_{\text{loka}}}{C_{2001}} \right),$$

missä f_{loka} on lokakuun 2001 pyyntiponnistus, $f_{\text{muu},2001}$ muun pyynnin, kuin troolin, pyyntiponnistus vuonna 2001, C_{loka} ja C_{2001} lokakuun 2001 ja vuoden 2001 saaliit muussa pyynnissä.

3.8.3. Kuoresaaliit ja niiden ikäjakaumat

Lappajärven päivittäisten kuoresaaliiden massat vuosina 2001–2004 saatiin laskemalla yhteen kaiken tehopyynnin kuoresaaliit. Vapaa-ajankalastajat eivät pyytäneet lainkaan kuoretta Lappajärvellä vuosina 2001–2004. Kuoreen päivittäiset kappalemääräiset saaliit laskettiin jakamalla massamääräiset saaliit kuoreen keskimassoilla, jotka saatiin ajallisesti lähimmästä saalisnäytteestä jakamalla näytteen kuoreiden kokonaismassa niiden lukumäärällä.

Kuoreen ikäjakaumat saalisnäytteissä selvitettiin muodostamalla ikänäytteiden perusteella ikä-pituusavain (Ketchen 1950, Ricker 1975). Kuoreen ikäryhmään i kuuluvien yksilöiden lukumäärät saalisnäytteissä arvioitiin laskemalla yhteen eri pituusluokissa l olevien yksilöiden lukumäärät. Kussakin pituusluokassa l ikäryhmän i yksilöiden lukumäärä laskettiin kaavalla:

$$n_{l,i} = \left(\frac{o_{l,i}}{o_l} \right) n_l,$$

missä $n_{l,i}$ = ikäryhmän i yksilöiden lukumäärä pituusluokassa l , $o_{l,i}$ = ikäryhmän i otoskoko pituusluokassa l , o_l = pituusluokan l otoskoko ja n_l = pituusluokan l yksilöiden lukumäärä saalisnäytteessä.

Vuosina 2002 ja 2003 niiden saalisnäytteiden osalta, joista ei otettu kuoreen ikänäytteitä, ikäryhmien osuudet eri pituusluokissa arvioitiin laskemalla aritmeettinen keskiarvo edellisen ja seuraavan saalisnäytteen kyseisen ikäryhmän osuuksista kyseisissä pituusluokissa.

Eri päivien kuoresaaliiden ikäjakaumien katsottiin vastaavan ajallisesti lähimmän troolisaalisnäytteen kuoreiden ikäjakaumaa. Myös muun pyynnin, kuin troolin, kuoresaaliiden ikäjakaumien katsottiin vastaavan troolisaalisnäytteiden kuoreiden ikäjakaumia. Valtaosa muun pyynnin kuoresaaliista saatiin isorysillä, joiden perän silmäkoko oli 8 mm, eli sama kuin Lappajärvellä kuoreenpyynnissä käytetyissä trooleissa.

Vuodet 2001–2004 jaettiin kuukauden mittaisiin pyyntijaksoihin. Kuoreen saalismatriisi, eli eri ikäryhmien kappalemääräiset saaliit eri pyyntijaksoina saatiin laskemalla yhteen kunkin jakson päivittäiset saaliit.

3.8.4. Yksikkösaaliit troolikalastuksessa

Kuoreen massamääräiset yksikkösaaliit (YPUE, kg/pyyhkäisy-ha) troolikalastuksessa eri pyyntijaksoille j laskettiin kaavalla:

$$YPUE_j = \frac{Y_j \text{ (kg)}}{\text{pyyhkäisyala (ha) jaksolla } j},$$

missä Y_j on pyyntijakson j kuoresaalis (kg). Kuoreen kappalemääräiset yksikkösaaliit (CPUE, kpl/pyyhkäisy-ha) laskettiin kaavalla:

$$CPUE_j = \frac{YPUE_j}{w_j},$$

missä w_j on saaliskuoreen keskimassa jaksolla j . Kuoreen eri ikäryhmien i kappalemääräiset yksikkösaaliit ($CPUE_{i,j}$) laskettiin kaavalla:

$$CPUE_{i,j} = \frac{CPUE_j \times P_{i,j}}{100},$$

missä $P_{i,j}$ on ikäryhmän i osuus (%) jakson j kuoresaaliin kokonaiskappalemäärästä.

3.8.5. Kuoreen kuolevuus

Kuoreen hetkellistä kokonaiskuolevuutta (Z) arvioitiin yksikkösaaliiden muutosten perusteella. Vuosiluokan c hetkellinen kokonaiskuolevuus yhden vuoden aikana ($\bar{Z}_{c,j-j+1}$) laskettiin Paloheimon (1961) kaavalla:

$$\bar{Z}_{c,j-j+1} = -\ln \left(\frac{\overline{CPUE}_{c,j+1}}{\overline{CPUE}_{c,j}} \right),$$

missä $\overline{CPUE}_{c,j}$ ja $\overline{CPUE}_{c,j+1}$ ovat kuorevuosiluokan c yksikkösaaliit (kpl/ha) jaksoilla j ja $j+1$, tässä tapauksessa heinä-elokuussa peräkkäisinä vuosina.

Menetelmässä oletetaan, että vuosiluokkien yksikkösaaliit ovat suoraan verrannolliset niiden runsauteen. Kokonaiskuolevuuksia ei laskettu ensimmäiselle elinvuodelle, koska kuoreet eivät olleet täysin rekrytoituneet troolipyyntiin 1-kesäisinä, eivätkä ensimmäisen kesän yksikkösaaliit siten kuvaa samassa suhteessa vuosiluokan vahvuutta kuin vanhempien ikäryhmien. Kokonaiskuolevuuden laskemisessa käytettiin heinä-elokuun ajalle laskettuja yksikkösaaliita, koska niiden aikana Lappajärvellä oli troolipyyntiä kaikkina tutkimusvuosina ja pidemmälle aikavälille lasketuissa keskimääräisissä yksikkösaaliissa lyhyempien aikajaksojen yksikkösaaliissa esiintyneet vaihtelut tasoittuvat. Tällä menetelmällä lasketut kokonaiskuolevuudet kuvaavat yksikkösaaliiden laskentajaksojen (heinä-elokuu) puolivälien, eli elokuun alkujen 2001–2004 välisiä kokonaiskuolevuuksia.

Kohorttianalyysin syöttötietona tarvittavaa kuoreen hetkellistä luonnollista kuolevuutta (M) selvitetiin kohorttianalyysin virityksen yhteydessä vuosiluokille 1998 ja 2000 kohorttianalyysillä laskettuja hetkellisiä kokonaiskuolevuuksia (Z_{VPA}) ja yksikkösaaliiden muutosten perusteella laskettuja hetkellisiä kokonaiskuolevuuksia (Z_{CPUE}) hyväksikäyttäen. Kohorttianalyysillä lasketun kalastuskuolevuuden ja sen syöttötietona olevan luonnollisen kuolevuuden summan tulee olla yhtä suuri kuin yksikkösaaliiden muutosten perusteella laskettu kokonaiskuolevuus samalla ajanjaksolla:

$$Z_{c,CPUE} = M_c + F_{c,VPA},$$

missä $Z_{c,CPUE}$ on vuosiluokan c yksikkösaaliiden muutosten perusteella arvioitu hetkellinen kokonaiskuolevuus, M_c hetkellinen luonnollinen kuolevuus ja $F_{c,VPA}$ kohorttianalyysillä laskettu hetkellinen kalastuskuolevuus.

Luonnollinen kuolevuus arvioitiin vuosiluokille 1998 ja 2000 minimoimalla kohorttianalyysillä ja yksikkösaaliiden muutosten perusteella laskettujen hetkellisten kokonaiskuolevuuksien erotuksen itseisarvo ($|Z_{VPA} - Z_{CPUE}|$) ajanjaksolle 1.8.2001–31.7.2004 antamalla luonnolliselle kuolevuudelle eri arvoja.

Luonnollista kuolevuutta selvitetiin vuosiluokkien 1998 ja 2000 osalta, sillä ne olivat pyynnin kohteena koko tehokalastusjakson aikana vuosina 2001–2004. Vuosiluokalle 1999 luonnollisen kuolevuuden tasoa ei selvitetty, sillä sille lasketut yksikkösaaliit nousivat vuodesta 2001 vuoteen 2002, mihin oli mahdollisesti syynä

kyseisen vuosiluokan pienuudesta johtunut saalisnäytteiden osuuksissa esiintynyt huomattava satunnaisvaihtelu.

Hetkellisen luonnollisen kuolevuuden arvon vaikutusta kanta- ja tuotantoarvioihin selvitettiin herkkyyksianalyysillä. Kohorttiansalyysin lähtötietona käytettiin kolmea eri luonnollisen kuolevuuden arvoa (0,8/a, 1,0/a ja 1,2/a).

Pyyntijaksojen hetkelliset kalastuskuolevuudet eri kuorevuosiluokille ($F_{c,j}$) laskettiin kohorttiansalyysillä saaduista kanta-arvioista kaavalla:

$$F_{c,j} = -M_j - \ln \left(\frac{N_{c,t+1}}{N_{c,t}} \right),$$

missä M_j on luonnollinen kuolevuus jakson j aikana sekä $N_{c,t+1}$ ja $N_{c,t}$ kohorttiansalyysillä lasketut vuosiluokan c kanta-arviot hetkellä $t+1$ ja t eli pyyntijakson j lopussa ja alussa.

3.8.6. Kuorepopulaation koko ja tiheys

Kuoreen populaatiokoko Lappajärvellä vuosina 2001–2004 laskettiin kohorttiansalyysillä (Pope 1972). Kohorttiansalyysi on muunnelma virtuaalipopulaatioanalyysistä (VPA), jossa kannan koko pyyntijaksojen alussa lasketaan vuosiluokittain ajassa taaksepäin edeten. Kohorttiansalyysissä populaatio jaetaan keinotekoisesti kalastettavaan ja ei-kalastettavaan osapopulaatioon. Virtuaalipopulaatiolla tarkoitetaan kalapopulaation kaikkien vuosiluokkien saaliita jonkun määrätyn hetken jälkeen (Fry 1949). Virtuaalipopulaatio on siten populaation minimiestimaatti tällä kyseisellä hetkellä. Kaloja kuitenkin kuolee myös luonnollisista syistä, kuten predaatiosta ja taudeista johtuen, joten kanta-arvioita populaatioanalyysin (VPA tai kohorttiansalyysi) avulla muodostettaessa on otettava huomioon myös luonnollisen kuolevuuden osuus kannan yksilöiden vähenemisessä.

Kohorttiansalyysin lähtötietoina olivat arviot kuoreen hetkellisestä luonnollisesta kuolevuudesta (M) eri pyyntijaksoina, saalistietojen perusteella muodostettu saalismatriisi, jossa on kuvattuna kuoreen eri ikäryhmien kappalemääräiset saaliit eri pyyntijaksoina, sekä alkuarvaus terminaali-jakson (viimeisen pyyntijakson, jolloin vuosiluokkaa saatiin saaliiksi) kalastuskuolevuudesta (F_{term}) kullekin saaliissa esiintyneelle vuosiluokalle. Terminaali-jakson kalastuskuolevuudelle annettu alkuarvaus ei vaikuta lopullisiin tuloksiin, sillä kohorttiansalyysin kanta-arviot konvergoituvat iteroimisessa kohti samaa lopputulosta alkuarvauksesta riippumatta.

Luonnollisen kuolevuuden oletettiin olleen yhtä suurta eri ikäryhmillä koko tarkastelujakson aikana. Eri pyyntijaksojen aikaiset luonnolliset kuolevuudet (M_j) laskettiin kaavalla:

$$M_j = M_a \left(\frac{\text{pyyntijakson } j \text{ pituus } (d)}{365} \right),$$

missä M_a on hetkellinen luonnollinen kuolevuus yhden vuoden aikana. Kuorekannan runsausarviot pyyntijaksojen alussa laskettiin erikseen jokaiselle vuosiluokalle ajassa taaksepäin edeten. Kohorttiansalyysi tehtiin antamalla ensin alkuarvaukset eri ikäryhmien pyydystettävyyksille ja laskemalla niiden sekä terminaali-jaksojen pyyntiponnistusten perusteella eri vuosiluokkien c terminaali-kalastuskuolevuudet ($F_{c,term}$) kaavalla:

$$F_{c,term} = f_{term} \times q_{i,term},$$

missä f_{term} on terminaali-jakson pyyntiponnistus troolikalastuksessa ja $q_{i,term}$ ikäryhmän i (johon vuosiluokka c kuului terminaali-jaksolla) pyydystettävyys terminaali-jaksolla.

Terminaali-kalastuskuolevuudet sijoitettiin kohorttianalyysiin ja laskettiin aluksi kuoreen eri vuosiluokkien c runsausarviot terminaali-jaksojen lopussa ($N_{c,t+1}$) kaavalla:

$$N_{c,t+1} = \frac{C_{term} \times (F_{term} + M_{term}) \times e^{(-F_{term} - M_{term})}}{F_{term} \times (1 - e^{(-F_{term} - M_{term})}},$$

missä C_{term} on kyseisen vuosiluokan c kappalemääräinen saalis, F_{term} hetkellinen kalastuskuolevuus ja M_{term} hetkellinen luonnollinen kuolevuus terminaali-jakson aikana. Tämän jälkeen laskettiin ajassa taaksepäin edeten eri vuosiluokkien c runsausarviot pyyntijaksojen j alussa ($N_{c,t}$) olettaen kunkin pyyntijakson saaliiden saadun hetkellisesti yhdellä kertaa pyyntijakson puolesta välissä:

$$N_{c,t} = N_{c,t+1} \times e^{M_j} + C_j \times e^{0,5 \times M_j},$$

missä $N_{c,t+1}$ on vuosiluokan c runsausarvio hetkellä $t+1$ eli pyyntijakson j lopussa sekä M_j hetkellinen luonnollinen kuolevuus ja C_j saalis pyyntijakson j aikana.

Kohorttianalyysin virittäminen eli mahdollisimman totuudenmukaisten terminaali-kalastuskuolevuuksien (F_{term}) laskeminen on tärkeää viimeisten pyyntijaksojen kanta-arvioiden luotettavuuden kannalta. Terminaali-jaksojen pyydystettävyysinä $q_{i,term}$ kohorttianalyysin virityksessä käytettiin eri kuukausille laskettuja ikäryhmäkohtaisia pyydystettävyksiä, koska pyydystettävyys havaittiin kasvaneen vuoden loppua kohti. Ikäryhmäkohtaisia pyydystettävyksiä laskettaessa ei otettu mukaan kahden viimeisen pyyntijakson kalastuskuolevuus- ja pyyntiponnistustietoja, sillä kahdelle viimeiselle pyyntijaksolle laskettujen kanta-arvioiden ja niiden perusteella laskettujen kalastuskuolevuuksien katsottiin riippuvan voimakkaasti kohorttianalyysin virityksestä. Yli 3-vuotiaille kuoreille pyydystettävydet laskettiin yhdistämällä eri ikäryhmien (4-, 5- ja 6-vuotiaat) kalastuskuolevuus- ja pyyntiponnistustiedot. Kuoreen eri ikäryhmien i kuukausittaiset pyydystettävydet ($q_{i,j}$) laskettiin kohorttianalyysin ensimmäisen ajon jälkeen kaavalla:

$$q_{i,j} = \frac{\sum_{i=2001}^{2004} F_{i,j}}{\sum_{i=2001}^{2004} f_j},$$

missä $F_{i,j}$ on ikäryhmän i kalastuskuolevuus ja f_j pyyntiponnistus vuosina 2001–2004 kuukautena j . Toukokuulle ei kuitenkaan laskettu pyydystettävyksiä, koska troolikalastuksen osuudet kuoresaaliista olivat tuolloin alhaiset ja pyyntiponnistusten arvioiminen siten epävarmaa.

Näin saatujen uusien terminaali-pyydystettävyysien perusteella laskettiin uudestaan terminaali-jaksojen kalastuskuolevuudet, jotka sijoitettiin kohorttianalyysiin. Tätä toistettiin, kunnes pyydystettävydet eivät enää muuttuneet.

Kuorekannan tiheydet laskettiin jakamalla kohorttianalyysin kanta-arviot sekä (1) koko järven (14544 ha) että (2) kuoreen pääasiallisen elinalueen eli yli 10 m syvän ulapan pinta-alalla (3028 ha).

Kuorevuosiluokkien 1995–2000 runsausarviot 0-vuotiaina heinäkuun alussa (1.7.) laskettiin kohorttianalyysillä olettaen, että kalastuskuolevuutta ei ollut lainkaan 1.7.1995–31.12.2000 ja luonnollinen kuolevuus oli 1,0/a. Näin saadut runsausarviot 0-vuotiaina ovat

siten minimiarvioita, sillä Lappajärveltä pyydettiin kuoretta vuosina 1995–2000, vuosina 1997–2000 runsaat 200 tonnia (Tuhkanen & Huovinen 2002). Eri vuosiluokkien osuuksia kuoresaaliista vuosina 1995–2000 ei kuitenkaan pystytty arvioimaan.

3.8.7. Kuorepopulaation biomassa ja tuotanto

Kuorepopulaation eri ikäryhmien biomassat pyyntijaksojen alussa laskettiin eri ikäryhmien yksilöiden keskimassoja ja kohorttianalyysillä laskettujen kanta-arvioiden perusteella. Koska saalisnäytteissä olleiden kuoreyksilöiden ikäryhmäkohtaisissa keskimassoissa esiintyi huomattavaa vuosien sisäistä satunnaisvaihtelua, tasoitettiin sitä tarvittaessa määräämällä hyvin poikkeavan keskimassan tilalle keskiarvo saman ikäryhmän kuoreiden keskimassoista edeltävässä ja seuraavassa saalisnäytteessä. Vuosiluokan 2001 yksilöiden keskimassoina ensimmäisenä kesänä käytettiin havaintojen puutteen vuoksi vuosiluokkien 2002–2004 saman ikäisten yksilöiden keskimääräisiä arvoja. Heinäkuun alun (1.7.) keskimassana käytettiin kaikilla vuosiluokilla arvoa 200 mg, joka saatiin Sterligovan (1979) Karjalassa sijaitsevan Säämäjärven kuorekanta koskeneesta tutkimuksesta. Kuoreen eri vuosiluokkien biomassat pyyntijaksojen j alussa laskettiin kaavalla:

$$B_{c,t} = w_{c,t} \times N_{c,t},$$

missä $B_{c,t}$ on vuosiluokan c biomassa, $w_{c,t}$ yksilöiden keskimassa ajallisesti läheisten saalisnäytteiden perusteella ja $N_{c,t}$ kohorttianalyysillä arvioitu yksilölukumäärä hetkellä t eli pyyntijakson j alussa.

Kuorepopulaation kokonaisbiomassat (B_{kok}) pyyntijaksojen alussa saatiin laskemalla yhteen eri vuosiluokkien biomassat ja kutukannan biomassat (SP) toukokuun alussa laskemalla yhteen 2-vuotiaiden ja sitä vanhempien ikäryhmien biomassat. Kuorepopulaation yksilöiden keskimassat pyyntijaksojen j alussa (w_t) laskettiin jakamalla kohorttianalyysillä saadut biomassat yksilömäärillä:

$$w_t = \frac{B_{t,kok}}{N_{t,kok}},$$

missä $B_{t,kok}$ on kuorekannan kokonaisbiomassa ja $N_{t,kok}$ kokonaisyksilömäärä hetkellä t eli pyyntijakson j alussa.

Kuorevuosiluokkien tuotanto pyyntijaksojen aikana ($P_{c,j}$) laskettiin Allenin (Chapman 1978) menetelmällä:

$$P_{c,j} = \frac{N_{c,t} + N_{c,t+1}}{2} (w_{c,t} - w_{c,t+1}),$$

missä $N_{c,t}$ ja $N_{c,t+1}$ ovat kuorevuosiluokan c kanta-arviot (kpl) ja $w_{c,t}$ ja $w_{c,t+1}$ keskimassat (g) hetkillä t ja t+1 eli pyyntijakson j alussa ja lopussa. 0-vuotiaiden kuoreiden osalta tuotanto laskettiin heinäkuun alusta alkaen. Koko kuorepopulaation tuotanto saatiin laskemalla yhteen eri vuosiluokkien tuotannot.

3.8.8. P/B-suhde

Kuorevuosiluokkien c vuosittainen tuotannon suhde omaan biomassaan ($P/B_{c,j}$) laskettiin kaavalla:

$$P/B_{c,j} = \frac{P_{c,j}}{(B_{c,t1} + B_{c,t2})/2},$$

missä $P_{c,j}$ on kuorevuosiluokan c tuotanto vuonna j ja $B_{c,t1}$ ja $B_{c,t2}$ biomassat hetkillä $t1$ ja $t2$ eli tässä tapauksessa tammikuun ja joulukuun 1. päivinä vuonna j . Joulukuun lopun arvoja ei otettu mukaan, koska kohorttianalyysi loppui vuoden 2004 joulukuun alkuun. Kuorevuosiluokkien P/B-suhde 0-vuotiaana laskettiin muista ikäryhmistä poiketen 1.7.–1.12. väliseltä ajalta. Koko kuorekannan vuosittaiset P/B-suhteet laskettiin sijoittamalla edelliseen kaavaan eri ikäryhmien biomassojen ja tuotantojen summat.

3.8.9. Kutukanta–rekryytti -riippuvuus

Kutukanta–rekryytti -riippuvuutta tarkasteltiin kohorttianalyysillä ($M=1,0/a$) vuosille 2001–2004 laskettujen kutukannan biomassojen (kg/ha kutuaikana 1.5.) ja kuorekantaan samoina vuosina rekrytoituneiden vuosiluokkien runsausarvioiden (kpl/ha poikasvaiheen loputtua 1.7.) perusteella.

3.8.10. Kuntokerroin

1–4 -vuotiaille kuoreille, joilta oli määritetty ikä, laskettiin Fultonin kuntokerroin (K) kaavalla:

$$K = \frac{100 w}{l^3},$$

missä w on kuoreen massa (g) ja l pituus (cm). Kuntokerroin kuvastaa etenkin kalojen kasvuolosuhteita. Fultonin kuntokertoimen katsottiin soveltuvan riittävän hyvin 1–4 -vuotiaiden kuoreiden kunnon vertailuun, sillä niiden väliset kokoerot olivat etenkin ikäryhmien sisällä varsin pieniä, jolloin kasvun mahdollinen allometrisuus eli kuntokertoimen muuttuminen kalan pituuden funktiona ei huomattavasti vaikuta tuloksiin. Lisäksi Fultonin kuntokertoimen käyttö mahdollisti kuoreiden kuntokertoimien vertailun Lappajärven ja muiden järvien välillä, sillä Fultonin kuntokertoiminta on käytetty myös mm. Karjalan Säämäjärvellä (Sterligova 1979), Ruotsin suurilla järvillä (Pettersson 1991) ja Lahden Vesijärvellä (Horppila ym. 1996). Kuntokertoimia ei laskettu 0-vuotiaille kuoreille niiden yksilökohtaisen massan suuren mittausepävarmuuden vuoksi (1 g tarkkuudella).

4. TULOKSET

4.1. Kuoreen pyyntiponnistukset

Kuoretta pyydettiin Lappajärvellä vuosina 2001–2004 lähes yksinomaan avovesiaikana. Vuonna 2001 ja 2004 Lappajärvellä kuoretta pyysi yksi ja vuosina 2002–2003 kaksi troolia. Troolin lisäksi kuoretta pyydettiin lähinnä keväisin rysillä.

Troolipyynti tehtiin paritroolaamalla yli 10 m syvillä ulappa-alueilla, jotka muodostavat noin viidesosan Lappajärven pinta-alasta. Troolausalueet, -syvyydet ja -nopeudet sekä troolien rakenne vaihtelivat tehokalastuksen aikana, mutta troolien perän solmuväli oli käytännössä aina 8 mm. Pyynnin alussa kesäkuussa 2001 kokeiltiin myös 10 mm perää, mutta se havaittiin liian harvaksi kuoreen pyyntiin. Troolia vedettiin yleensä pinnassa, harvemmin 2–5 m etäisyydellä pinnasta. Vuonna 2001 elokuun puolenvälin jälkeen troolia vedettiin kuitenkin ainoastaan 2 m pinnasta tarkoituksena välttää muikkujen jääminen trooliin (ammattikalastaja Tarmo Tolvanen, suullinen tiedonanto 14.3.2006). Vuonna 2001 kuoretta troolattiin pääosin eteläsyvänteellä, kun taas myöhemmin vuosina pyynti jakautui tasaisemmin sekä etelä- että pohjoissyvänteelle. Keskimääräinen vetonopeus troolipyynnissä oli 3,5 km/h, pyyntileveys 30–80 m ja -korkeus 6–13 m. Vuonna 2002 pyynnin aloittaneella troolilla pyyntikorkeus oli yleensä 8–10 m ja vuonna

2002 pyynnin aloittaneella 12–13 m. Yksittäinen trooliveto kesti keskimäärin 2–2,5 tuntia ja vetoja oli pyyntipäivän aikana yleensä 1–3, enintään viisi. Vuonna 2001 pyynnin aloittanut trooli pyysi kuoretta pääosin öisin tai iltaisin, vuonna 2002 pyynnin aloittanut pääosin aamuisin.

Pyyntiponnistus kuoreen kalastuksessa Lappajärvellä oli suurin vuosina 2002 ja 2003, jolloin kuoretta pyysi kaksi troolia (Taulukko 8). Kaikkiaan vuosina 2001–2004 troolikalastuksen yhteenlaskettu pyyhkäisyala oli noin 20000 ha ja troolien pyyntialueen eli yli 10 m syvän ulapan pinta-alaan suhteutettu pyyntiponnistus (f) siten noin 6,7.

Taulukko 8. Troolikalastuksen pyyntipäivien lukumäärät, pyyhkäisyalat (ha) ja pyyntiponnistukset (f_{trooli} = pyyhkäisyala/ulapan (> 10 m) pinta-ala) vuosina 2001–2004 Lappajärvellä.

vuosi	kuukausi	pyyntipäiviä	pyyhkäisyala (ha)	f_{trooli}
2001	kesäkuu	8	503	0,17
	heinäkuu	17	1799	0,59
	elokuu	21	2117	0,70
	yhteensä	46	4419	1,46
2002	kesäkuu	8	312	0,10
	heinäkuu	35	2065	0,68
	elokuu	33	1353	0,45
	syyskuu	41	2037	0,67
	lokakuu	24	888	0,29
	marraskuu	1	36	0,01
	yhteensä	142	6691	2,21
2003	toukokuu	3	130	0,04
	kesäkuu	9	390	0,13
	heinäkuu	31	2065	0,68
	elokuu	20	1161	0,38
	syyskuu	17	737	0,24
	lokakuu	20	867	0,29
	marraskuu	17	737	0,24
	joulukuu	3	130	0,04
	yhteensä	120	6217	2,05
2004	toukokuu	2	30	0,01
	kesäkuu	4	132	0,04
	heinäkuu	11	402	0,13
	elokuu	12	366	0,12
	syyskuu	16	710	0,23
	lokakuu	17	894	0,30
	marraskuu	9	489	0,16
	yhteensä	71	3023	1,00
2001-2004	yhteensä	379	20350	6,72

4.2. Kuoresaaliit

4.2.1. Massa- ja kappalemääräiset saaliit

Massamääräiset kuoresaaliit laskivat Lappajärvellä tehokalastuksen aikana vuosina 2001–2004 (Taulukko 9). Kaikkiaan kuoretta pyydettiin vuosina 2001–2004 noin 323 tonnia. Selvästi suurin kappalemääräinen saalis saatiin kuitenkin vuonna 2003. Suurimmat massamääräiset kuukausisaaliit saatiin heinä-elokuussa 2001. Saaliskuoreen keskimassa

laski noin seitsemästä grammasta vuonna 2001 noin kahteen grammaan vuonna 2003. Vuonna 2004 keskimassa nousi hieman ja oli noin kolme grammaa.

Taulukko 9. Kuoresaaliit (kg ja 1000 kpl) sekä saaliskuoreiden keskimassat (g) Lappajärvellä vuosina 2001–2004.

vuosi	kuukausi	kg	1000 kpl	keskimassa (g)
2001	toukokuu	19 651	2 997	6,6
	kesäkuu	4 809	747	6,4
	heinäkuu	35 320	4 966	7,1
	elokuu	51 316	6 836	7,5
	syyskuu	251	32	7,7
	lokakuu	9	1	7,7
	yhteensä	111 356	15 579	7,1
2002	huhtikuu	3 380	558	6,1
	toukokuu	12 004	1 981	6,1
	kesäkuu	4 378	722	6,1
	heinäkuu	25 774	4 272	6,0
	elokuu	12 985	2 795	4,6
	syyskuu	22 530	3 366	6,7
	lokakuu	10 165	1 822	5,6
	marraskuu	60	11	5,6
yhteensä	91 275	15 528	5,9	
2003	maaliskuu	810	128	6,3
	toukokuu	1 243	197	6,3
	kesäkuu	1 948	308	6,3
	heinäkuu	12 681	4 080	3,1
	elokuu	6 867	7 857	0,9
	syyskuu	6 581	2 803	2,3
	lokakuu	19 103	8 318	2,3
	marraskuu	17 640	7 727	2,3
	joulukuu	2 606	1 141	2,3
yhteensä	69 477	32 559	2,1	
2004	toukokuu	1 122	300	3,7
	kesäkuu	4 013	1 071	3,7
	heinäkuu	15 712	3 166	5,0
	elokuu	8 232	5 714	1,4
	syyskuu	11 262	3 945	2,9
	lokakuu	5 995	1 144	5,2
	marraskuu	4 242	809	5,2
yhteensä	50 578	16 150	3,1	
2001–2004	yhteensä	322 686	79 816	4,0

Lappajärveltä pyydettiin vuosina 2001–2004 kuoretta kaikkiaan noin 22 kg/ha laskettuna koko järven alueelle (Taulukko 10). Kun saalis suhteutetaan kuoreen pääasiallisen elinalueen, yli 10 m syvän ulapan pinta-alaan, pyydettiin kuoretta noin 107 kg/ulappa-ha. Kappalemäärissä mitattuna kuoretta pyydettiin vastaavasti noin 5500 kpl/ha eli 26000 kpl/ulappa-ha.

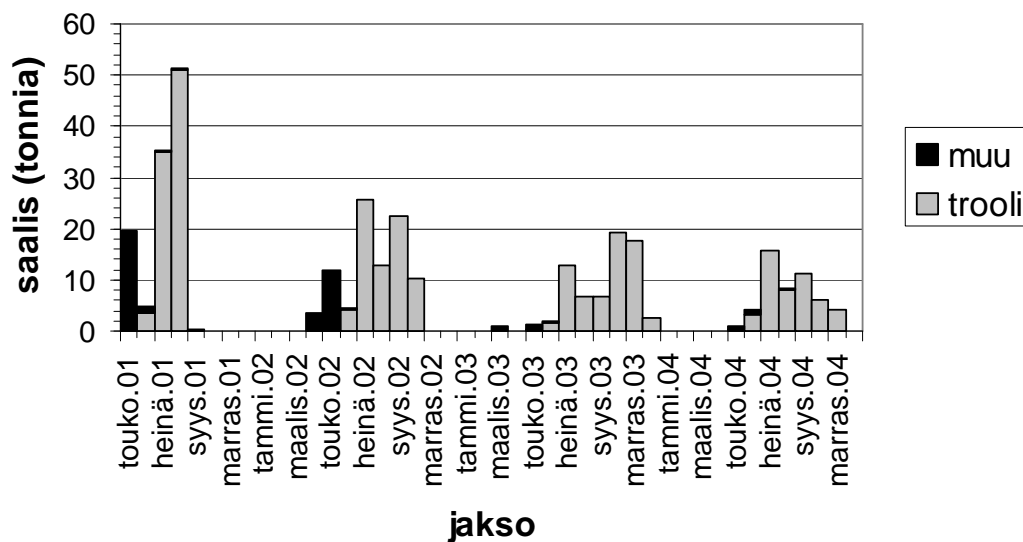
Taulukko 10. Lappajärven kuoresaaliit vuosina 2001–2004 laskettuna koko järven sekä yli 10 m syvän ulapan pinta-alayksikköä kohden (kg ja kpl/ha).

vuosi	koko järvi		> 10 m ulappa	
	kg/ha	kpl/ha	kg/ha	kpl/ha
2001	7,7	1 071	36,8	5 145
2002	6,3	1 068	30,1	5 128
2003	4,8	2 239	22,9	10 753
2004	3,5	1 110	16,7	5 333
yhteensä	22,2	5 488	106,6	26 359

Kuoresaaliin osuus Lappajärven kokonaiskalansaaliista laski huomattavasti tehokalastuksen aikana (Taulukko 11). Kaikkiaan kuore muodosti noin viidesosan Lappajärven kokonaiskalansaaliista vuosina 2001–2004. Troolit pyysivät kaikkina vuosina valtaosan kuoresaaliista ja troolikalastuksen saalisosuus nousi vuosiksi 2003 ja 2004 96–97 %:iin. Muun pyynnin kuoresaaliit olivat huomattavat ainoastaan toukokuussa 2001 ja 2002 (Kuva 5). Erityisesti vuosina 2001 ja 2002 pyynti jakautui keväiseen kutupyyntiin lähinnä rysillä ja sen jälkeiseen troolipyyntiin.

Taulukko 11. Kuoreen osuus kokonaiskalansaaliista ja troolin osuus kuoresaaliista (% massasta) Lappajärvellä vuosina 2001–2004.

vuosi	kuoreen osuus Lappajärven kalansaaliista (%)	troolin osuus kuoresaaliista (%)
2001	33	81
2002	20	83
2003	15	97
2004	13	96
yhteensä	20	87



Kuva 5. Trooli- ja muun kalastuksen kuoresaaliit (tonnia) eri pyyntijaksoina Lappajärvellä vuosina 2001–2004.

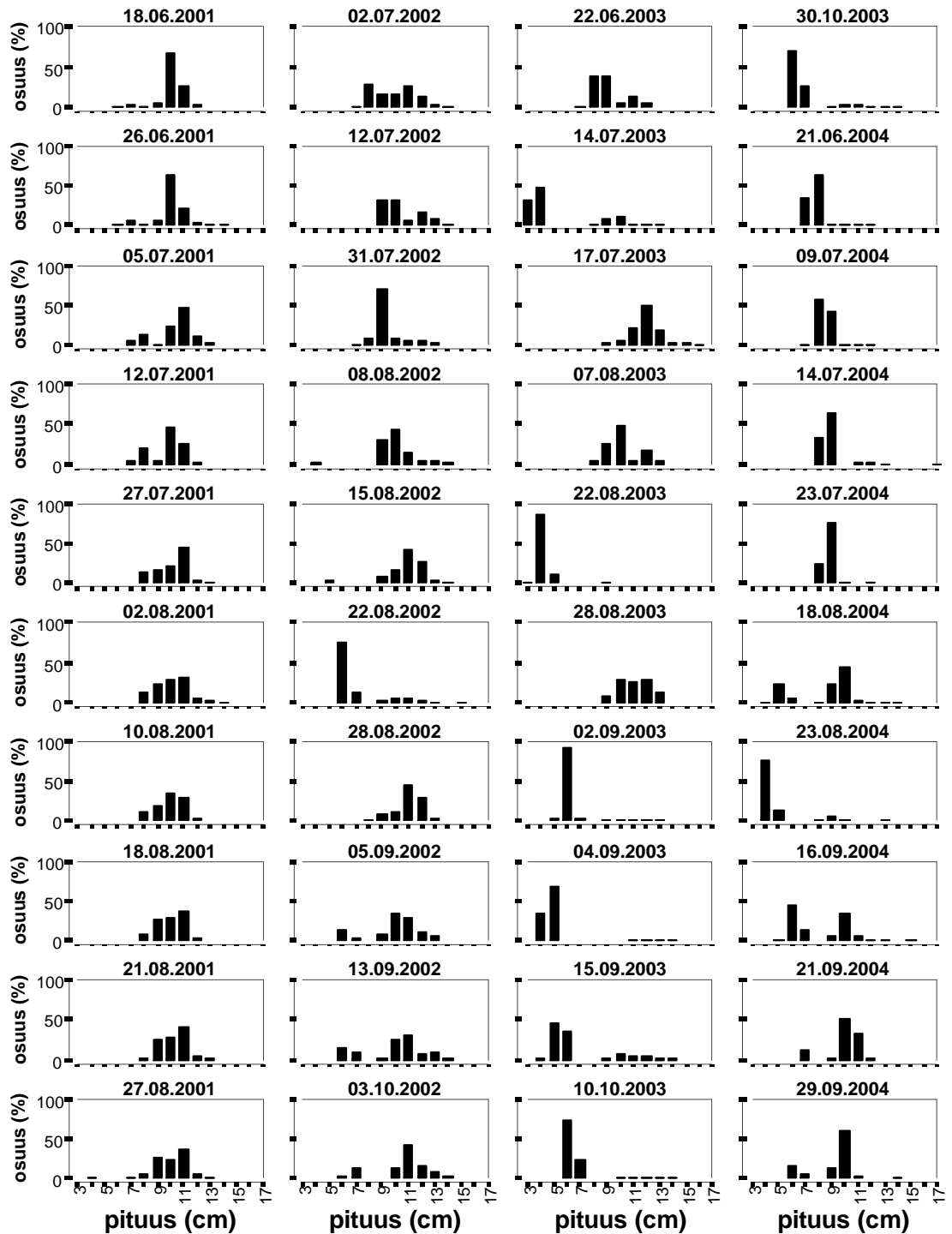
Kuore muodosti valtaosan, noin 87 %, Lappajärven tehokalastuksen troolisaaliista vuosina 2001–2004 (Taulukko 12). Kuoreen jälkeen runsaimmat saalisajat olivat muikku (7 %), lahna (3 %) ja ahven (2 %). Kuoreen osuus troolisaaliista oli suurin vuonna 2001 ja alhaisin vuosina 2003 ja 2004. Muikun saalisuus kasvoi selvästi vuoteen 2004, jolloin sen saalisuus oli noin 12 %. Ahvenen saalisuus oli suurin vuonna 2003 ja lahnan vuosina 2003 ja 2004.

Taulukko 12. Eri kalalajien osuudet troolisaaliista (% massasta) Lappajärvellä vuosina 2001-2004.

vuosi	kuore	muikku	lahna	ahven	muut
2001	96,7	2,3	0,6	0,4	0,0
2002	88,0	9,3	1,3	1,5	0,0
2003	80,3	7,1	6,4	5,5	0,8
2004	81,7	12,4	4,9	0,9	0,1
yhteensä	87,3	7,3	3,1	2,1	0,2

4.2.2. Troolisaaliin pituusjakaumat

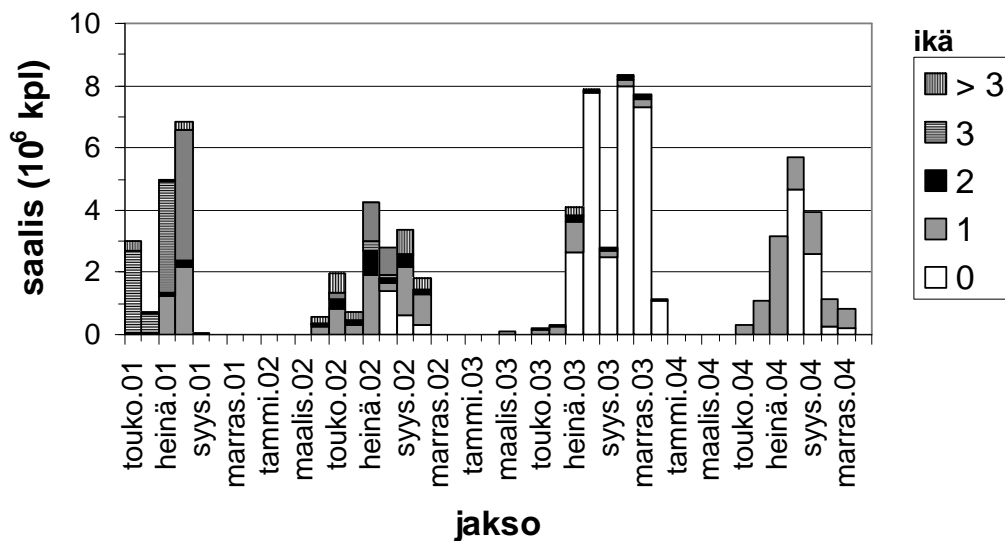
Kuoreiden pituudet troolisaalisnäytteissä vaihtelivat 3,3–17,7 cm välillä. Troolikalastuksen kuoresaaliit koostuivat vuonna 2001 pääosin 8–11 cm pituisista yksilöistä (Kuva 6). Kuoreen pituusjakaumissa ei alkukauden jälkeen erottunut selkeitä eri ikäryhmien muodostamia huippuja. Vuonna 2002 runsaimmat pituusluokat olivat 9–12 cm ja loppukesällä saaliissa alkoi esiintyä kohtalaisesti myös 6–7 cm pituisia yksilöitä. Vuonna 2003 kuoreen pituusjakauma troolisaaliissa vaihteli huomattavasti. Pyyntikauden alkupuolella saaliissa vallitsivat 8–13 cm pituiset yksilöt, kun taas loppupuolella eniten oli 4–7 cm pituisia yksilöitä. Vuonna 2004 pyyntikauden alkupuolella eniten saatiin 7–9 cm pituisia ja loppupuolella 4–7 sekä 9–11 cm pituisia yksilöitä.



Kuva 6. Kuoreiden pituusluokkajakaumat troolisaalisnäytteissä Lappajärvellä vuosina 2001–2004 (kuvassa ei pituusluokkajakaumaa 16.6.2003 otetusta näytteestä, jossa ainoastaan kolme kuoreyksilöä; 7, 13 ja 15 cm). Kaikissa paneeleissa on sama mittakaava.

4.2.3. Ikäjakaumat

Troolisaalisnäytteissä esiintyi enintään 6-vuotiaita kuoreita. Vuonna 2001 kuoresaaliit koostuivat pääosin 3- ja 1-vuotiaista yksilöistä (Kuva 7). Vuonna 2002 saaliit koostuivat pääosin 1- ja yli 3-vuotiaista yksilöistä, joskin 0-vuotiaiden osuus oli suuri loppukesällä. Vuoden 2002 jälkeen vanhempien, yli 1-vuotiaiden ikäryhmien saaliit romahtivat. Vuonna 2003 saaliit koostuivat lähes täysin 0-vuotiaista yksilöistä ja vuonna 2004 0- ja 1-vuotiaista yksilöistä. 0-vuotiaita yksilöitä alkoi vuonna 2003 esiintyä saaliissa jo heinäkuussa, muina vuosina vasta elokuussa. Suurimmat kappalemääräiset kuukausisaaliit saatiin vuosina 2001 ja 2003. Kuoreen ikäjakaumat troolisaalisnäytteissä on esitettyinä liitteessä 1 ja kuoreen saalismatriisi liitteessä 2.



Kuva 7. Kuoreen eri ikäryhmien saaliit (miljoonaa kpl) eri pyyntijaksoina Lappajärvellä vuosina 2001–2004.

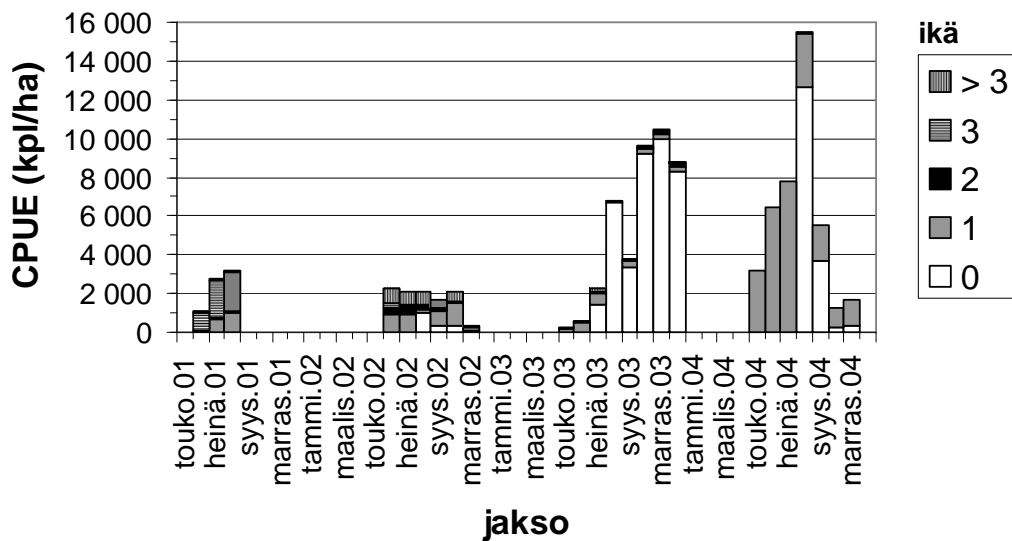
4.2.4. Troolikalastuksen yksikkösaaliit

Suurin vuosittainen massamääräinen kuoreen yksikkösaalis troolikalastuksessa Lappajärvellä saatiin vuonna 2001, noin 20 kg/pyyhkäisy-ha, ja pienimmät, noin 11 kg/pyyhkäisy-ha, vuosina 2002 ja 2003 (Taulukko 13). Massamääräinen yksikkösaalis laski siten vuodesta 2001 noin puoleen vuosiksi 2002–2003. Selvästi suurimmat kappalemääräiset yksikkösaaliit, yli 5000 kpl/pyyhkäisy-ha, saatiin vuosina 2003 ja 2004.

Kuukausittaiset yksikkösaaliit vaihtelivat huomattavasti pyyntikausien aikana. Vuonna 2003 yksikkösaaliit nousivat huomattavasti vahvan vuosiluokan 2003 rekrytoiduttua troolipynttiin (Kuva 8). Massamääräinen yksikkösaalis oli toukokuuta 2004 lukuunottamatta yli 20 kg/pyyhkäisy-ha lokakuulta 2003 elokuulle 2004 saakka. Vuonna 2004 yksikkösaaliit laskivat huomattavasti syyskuun jälkeen.

Taulukko 13. Kuoreen keskimääräiset yksikkösaaliit (kg ja kpl/pyyhkäisy-ha) troolikalastuksessa Lappajärvellä vuosina 2001–2004.

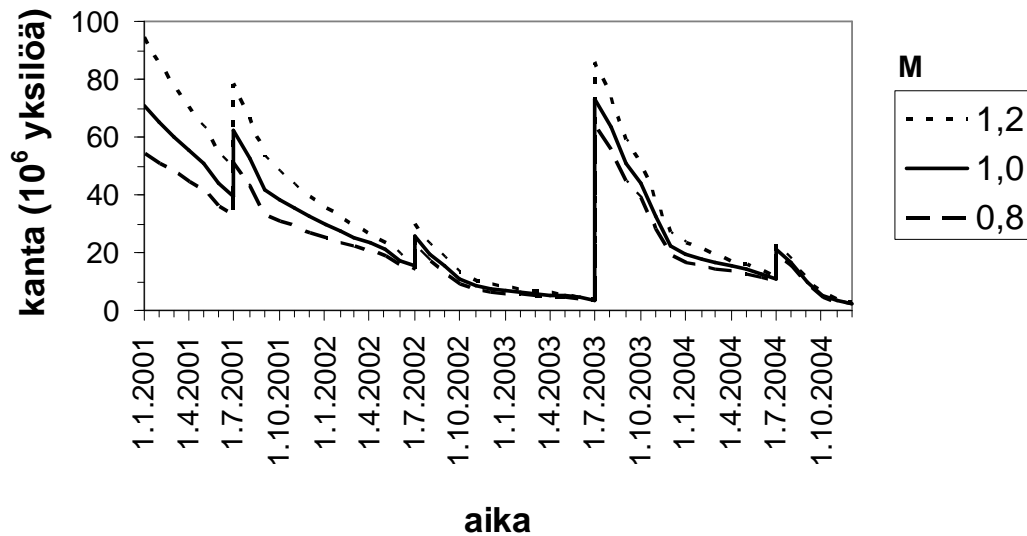
vuosi	kuukausi	YPUE (kg/pyyhkäisy-ha)	CPUE (kpl/pyyhkäisy-ha)
2001	kesäkuu	7,0	1 088
	heinäkuu	19,5	2 745
	elokuu	24,2	3 220
	kaikki	20,3	2 784
2002	kesäkuu	13,5	2 232
	heinäkuu	12,5	2 068
	elokuu	9,6	2 065
	syyskuu	11,1	1 653
	lokakuu	11,5	2 053
	marraskuu	1,7	298
	kaikki	11,3	1 937
2003	toukokuu	1,7	262
	kesäkuu	3,7	593
	heinäkuu	6,1	2 244
	elokuu	5,9	6 766
	syyskuu	8,9	3 805
	lokakuu	22,0	9 597
	marraskuu	23,9	10 488
	joulukuu	20,0	8 779
kaikki	10,8	5 267	
2004	toukokuu	12,0	3 203
	kesäkuu	24,2	6 466
	heinäkuu	38,8	7 823
	elokuu	22,3	15 480
	syyskuu	15,7	5 516
	lokakuu	6,7	1 273
	marraskuu	8,7	1 656
kaikki	16,1	5 167	
2001–2004	kaikki	13,8	3 618



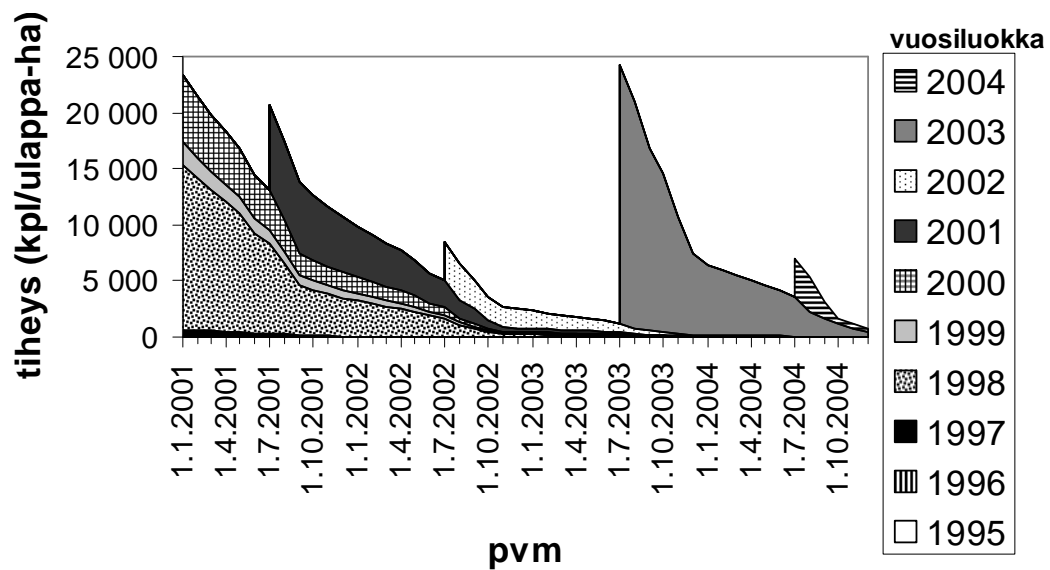
Kuva 8. Kuoreen eri ikäryhmien yksikkösaaliit (CPUE, kpl/pyyhkäisy-ha) troolipyynnissä Lappajärvellä vuosina 2001–2004.

4.3. Populaation koko ja tiheys

Kuorepopulaation koko laski 1.5.2001–1.5.2003 välisenä aikana noin 51 miljoonasta 5 miljoonaan yksilöön ($M=1,0/a$; Kuva 9 ja liite 3). Kuorepopulaation tiheys Lappajärven yli 10 m syvälle ulappa-alueelle laskettuna laski tällöin noin 17000:sta 1600:aan kpl/ha (Kuva 10). Kannan lasku oli siten noin 90 %. Hetkellisen luonnollisen kuolevuuden arvoilla 0,8 ja 1,2/a laskettuna muutos oli vastaavasti noin -89 % ja -91 % (liitteet 4 ja 5). Vuonna 2003 syntyi kuitenkin runsas kuorevuosiluokka, minkä vuoksi kanta kasvoi vuoden 2001 alun tasolle. Heinäkuun alussa 2003 tiheys ulapalla oli runsaan vuosiluokan 2003 ansiosta noin 24000 kpl/ha ($M=1,0/a$). Vuoteen 2004 kannan koko oli kuitenkin laskenut lähelle vuoden 2002 tasoa. Runsa vuosiluokka 1998 muodosti huomattavan osan populaatiosta vielä vuonna 2002. Sen sijaan vuosiluokka 2002 oli heikko ja muodosti hyvin vähäisen osan populaatiosta jo vuoden 2003 lopulla. Myös vuosiluokka 2004 vaikuttaa olleen heikko. Kohorttianalyysin lähtötietona käytetty luonnollisen kuolevuuden arvo vaikutti huomattavasti ainoastaan vuoden 2001 ja vuoden 2002 alun kanta-arvioihin. Kohorttianalyysin virittämisellä ei ollut huomattavaa vaikutusta kanta-arvioihin.



Kuva 9. Kuorekannan koko (miljoonaa yksilöä) Lappajärvellä vuosina 2001–2004 hetkellisen luonnollisen kuolevuuden (M) arvoilla 0,8, 1,0 ja 1,2/a kohorttianalysillä laskettuna (0-vuotiaiden kanta-arviot 1.7. alkaen).

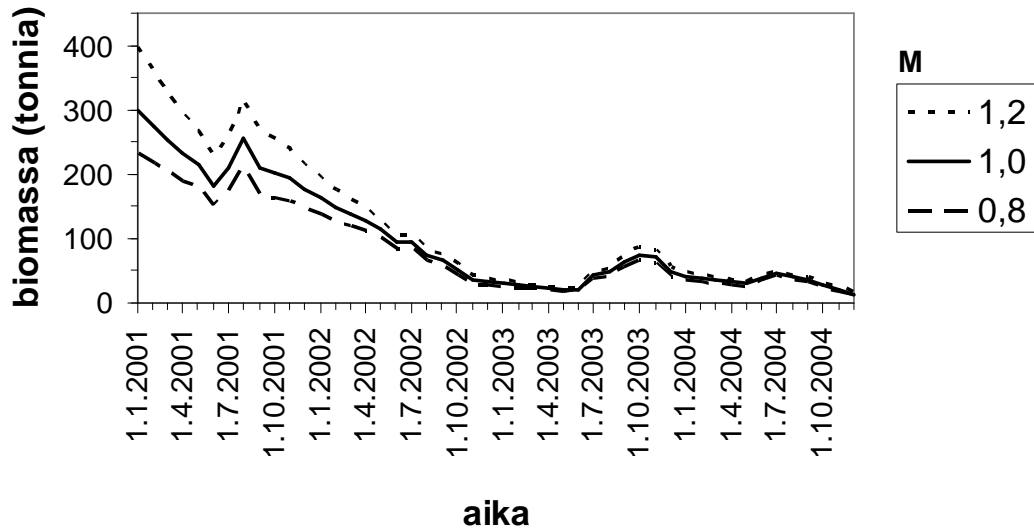


Kuva 10. Kuorevuosiluokkien tiheys (kpl/ha > 10 m syvää ulappaa) Lappajärvellä vuosina 2001–2004 (M=1,0/a) (0-vuotiaiden tiheysarviot 1.7. alkaen).

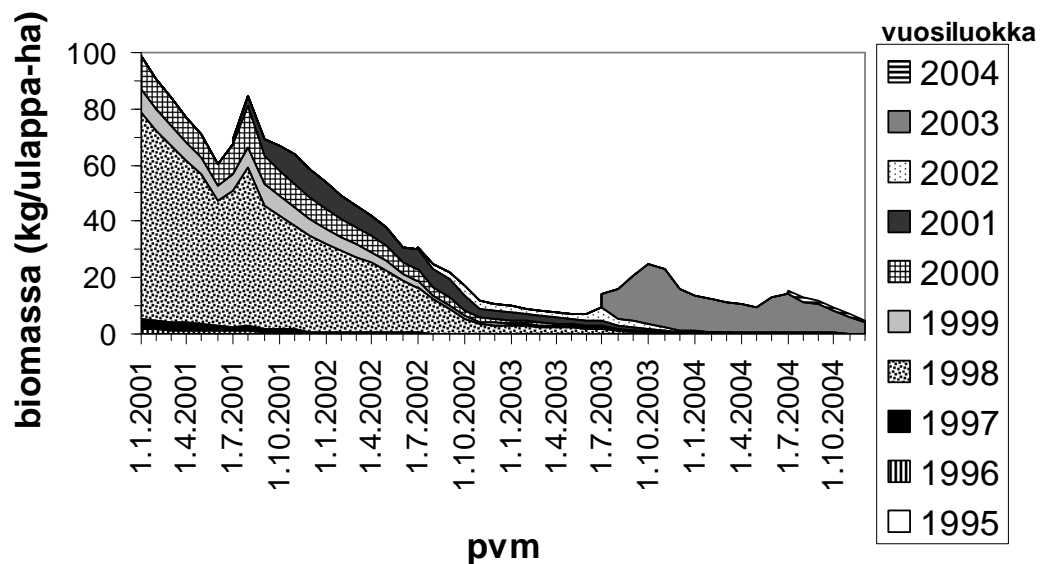
4.4. Populaation biomassa

Kuorepopulaation biomassa laski 1.5.2001–1.5.2003 välisenä aikana noin 215 tonnista 21 tonniin (M=1,0/a; Kuva 11 ja liite 6). Suhteutettuna yli 10 m syvän ulapan pinta-alaan biomassa väheni noin 71:stä seitsemään kg/ha (Kuva 12 ja liite 9). Biomassa laski siten noin 90 %. Hetkellisen luonnollisen kuolevuuden arvoilla 0,8 ja 1,2/a biomassan muutos oli vastaavasti noin -89 % ja -91 % (liitteet 7 ja 8). Vuonna 2003 syntyneen runsaan vuosiluokan ansiosta biomassa kasvoi hieman loppukesällä-syksyllä 2003. Vuonna 2004 syntyneen vuosiluokan vaikutus populaation biomassaan jäi sen sijaan hyvin

vähäiseksi. Kutukannan (≥ 2 -vuotiaat) biomassa laski 1.5.2001–1.5.2003 välisenä aikana noin 92 % ($M=1,0/a$). 1.5.2001–1.5.2004 välisenä aikana lasku oli tätäkin suurempi, noin 99 %. Kuten lukumääräisiin kanta-arvioihin, kohorttianalyysin lähtötietona käytetty luonnollisen kuolevuuden arvo vaikutti huomattavasti ainoastaan vuoden 2001 ja vuoden 2002 alun biomassa-arvioihin.



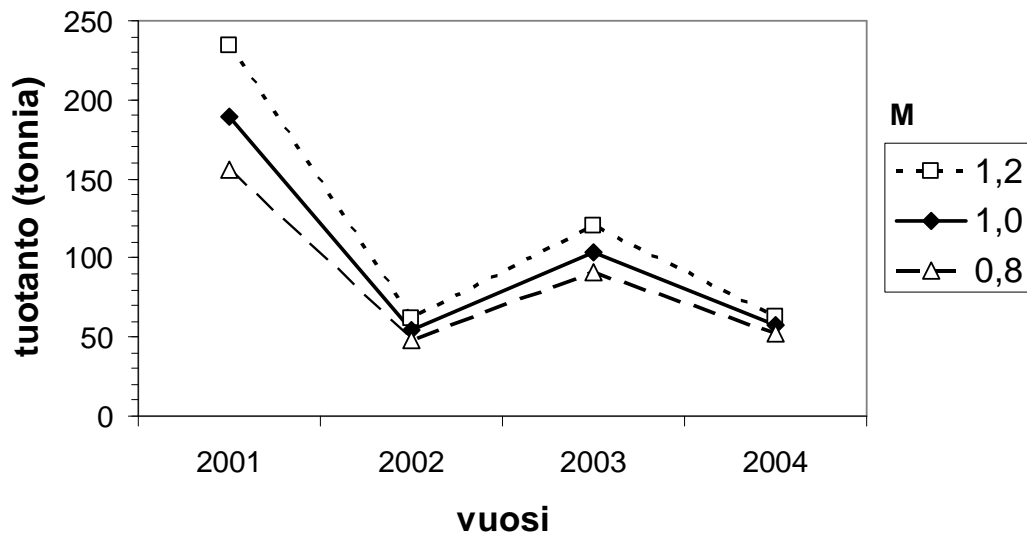
Kuva 11. Kuorekannan biomassa (tonnia) Lappajärvellä vuosina 2001–2004 hetkellisen luonnollisen kuolevuuden (M) arvoilla 0,8, 1,0 ja 1,2/a kohorttianalyysillä laskettuna (0-vuotiaiden biomassa-arviot 1.7. alkaen).



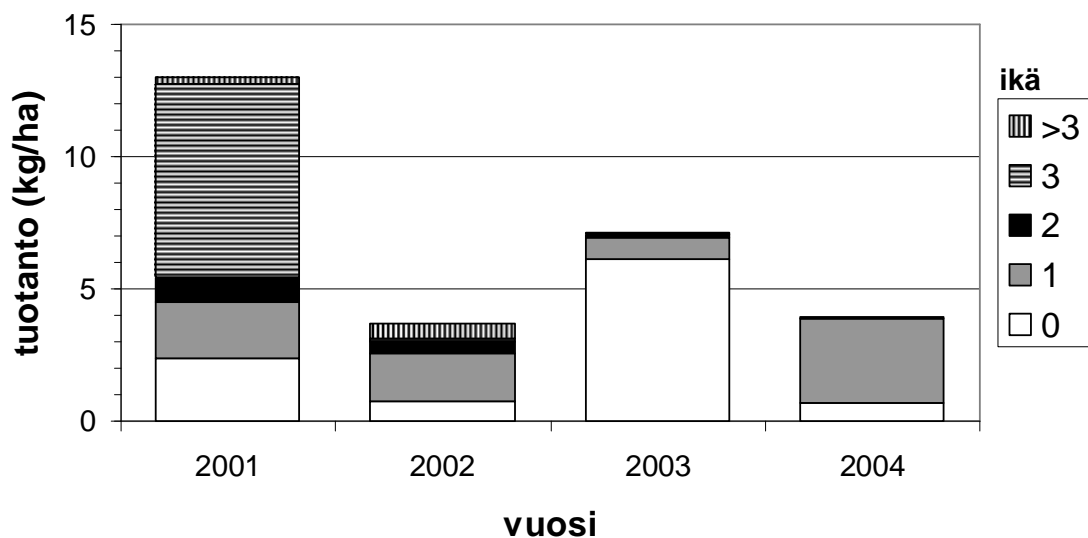
Kuva 12. Kuorevuosiluokkien biomassa (kg/ha > 10 m syvää ulappaa) Lappajärvellä vuosina 2001–2004 ($M=1,0/a$) (0-vuotiaiden biomassa-arviot 1.7. alkaen).

4.5. Populaation tuotanto

Kuoreen tuotanto Lappajärvellä oli suurimmillaan vuonna 2001, jolloin se oli noin 189 tonnia (M=1,0/a; Kuva 13 ja liite 10). Hetkellisen luonnollisen kuolevuuden arvoilla 0,8 ja 1,2/a vuoden 2001 tuotantoarviot ovat vastaavasti 156 ja 235 tonnia. Alhaisimmillaan tuotanto oli puolestaan vuosina 2002 ja 2004, jolloin se oli 54–57 tonnia (M=1,0/a). Vuonna 2003 tuotanto oli 104 tonnia eli 7,1 kg/ha (M=1,0/a). Tuotanto laski vuodesta 2001 vuoteen 2002 noin 71 % (M=1,0/a). Hetkellisen luonnollisen kuolevuuden arvoilla 0,8 ja 1,2/a tuotannon lasku oli vastaavasti 69 % ja 74 %. Suhteutettuna koko lappajärven pinta-alaan kuorekannan tuotanto vaihteli vuosina 2001–2004 noin 3,7–13,0 kg/ha välillä (M=1,0/a; Kuva 14). Vuonna 2001 suurimman osan tuotannosta muodostivat 3-vuotiaat, vuosina 2002 ja 2004 1-vuotiaat ja vuonna 2003 0-vuotiaat kuoreet.



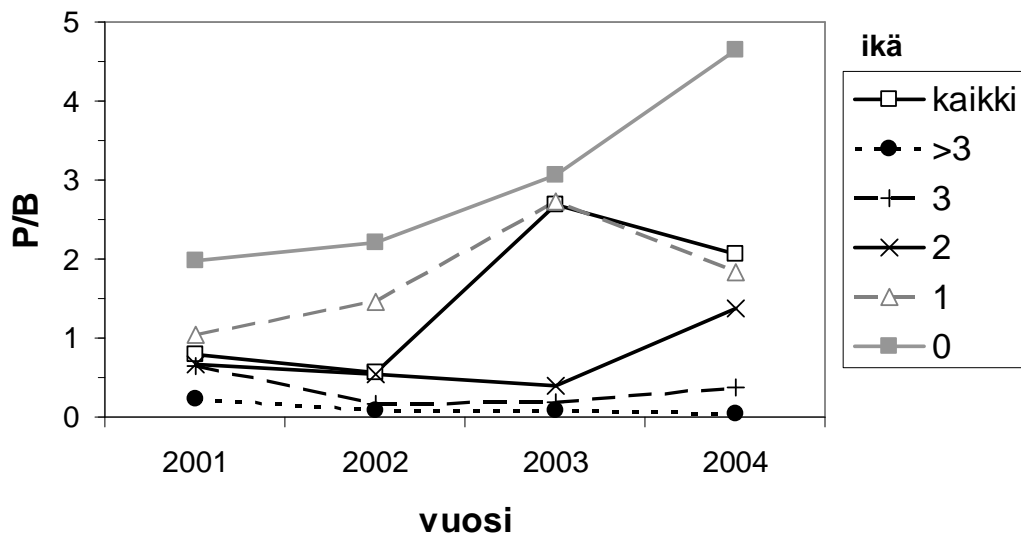
Kuva 13. Kuorekannan tuotanto (tonnia) Lappajärvellä vuosina 2001–2004 hetkellisen luonnollisen kuolevuuden (M) arvoilla 0,8, 1,0 ja 1,2/a laskettuna (0-vuotiaiden tuotantoarviot 1.7. alkaen).



Kuva 14. Kuoreen eri ikäryhmien tuotanto (kg/ha (koko Lappajärven pinta-ala)) Lappajärvellä vuosina 2001–2004 (M=1,0/a) (0-vuotiaiden tuotantoarviot 1.7. alkaen).

4.6. P/B-suhde

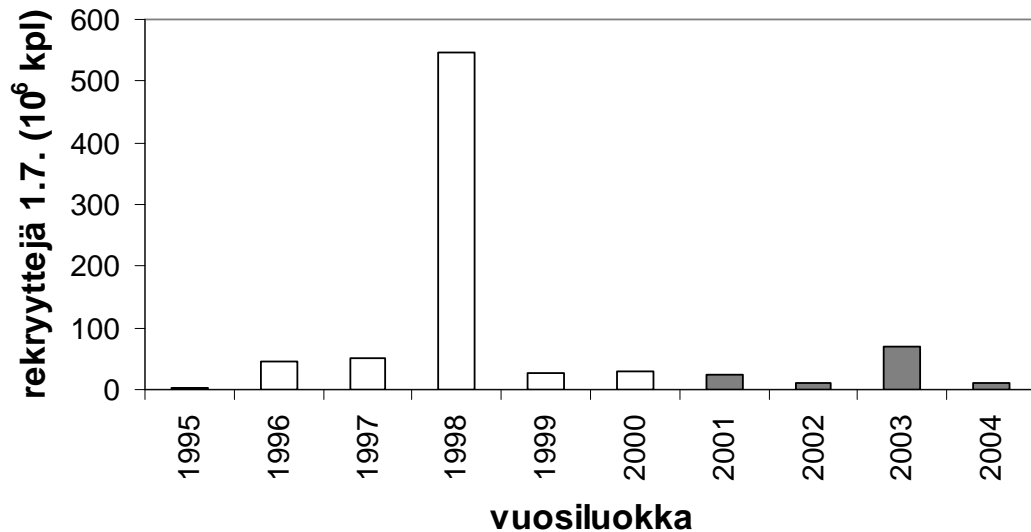
Koko kuorekannan tuotannon suhde biomassaan (P/B) kasvoi huomattavasti vuoden 2002 jälkeen: se oli vuosina 2001 ja 2002 alle yhden, vuosina 2003 ja 2004 puolestaan yli kaksi ($M=1,0/a$; Kuva 15). P/B-suhde kasvoi vuodesta 2002 vuoteen 2003 noin 390 %. Kohorttianalyysissä käytetyllä luonnollisen kuolevuuden arvolla ei ollut huomattavaa vaikutusta P/B-suhdearvioihin. Kuorekannan keskimääräinen P/B-suhde oli luonnollisen kuolevuuden arvoilla 0,8–1,2/a laskettuna 1,4–1,6 (liite 11). 0-vuotiaiden kuoreiden P/B-suhde kasvoi vuosina 2001–2004 noin 2,0:sta 4,7:ään eli 135 %. 1-vuotiaiden P/B-suhde kasvoi vuoteen 2003 saakka, mutta laski sen jälkeen. 2-vuotiailla ja vanhemmilla kuoreilla P/B-suhde laski vuoden 2001 jälkeen. 2- ja 3-vuotiaiden P/B-suhde oli alimmillaan vuosina 2002–2003 ja nousi uudelleen vuonna 2004. Yli 3-vuotiaiden kuoreiden P/B-suhde oli hyvin alhainen, vaihdellen 0,05–0,23 välillä.



Kuva 15. Kuoreen eri ikäryhmien (0-, 1-, 2-, 3- ja >3-vuotta) sekä koko kuorekannan P/B-suhde Lappajärvellä vuosina 2001–2004 ($M=1,0/a$) (0-vuotiaiden P/B-suhde 1.7. alkaen).

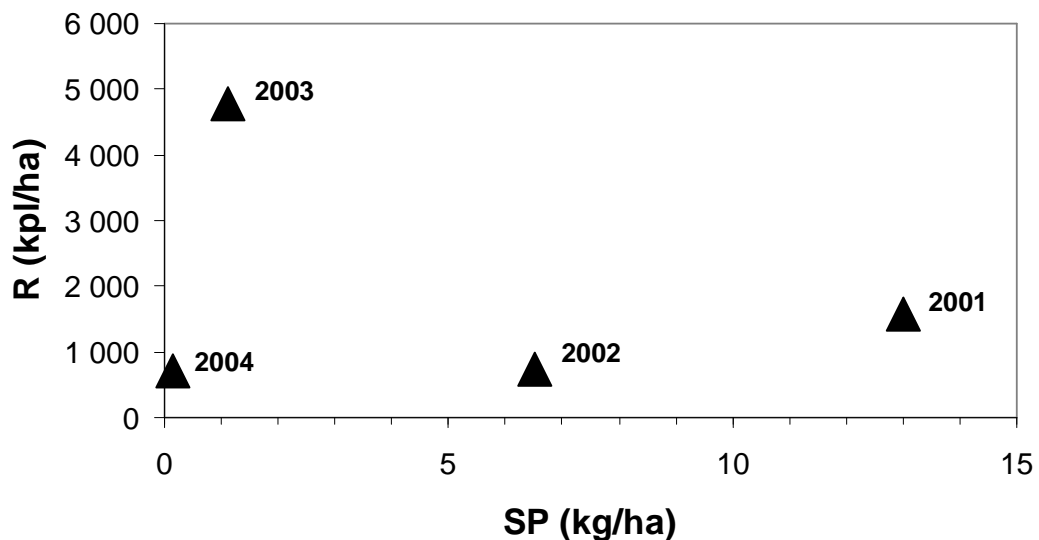
4.7. Vuosiluokkien runsauden vaihtelu ja kutukanta–rekryytti -riippuvuus

Tehokalastuksen aikana syntyneistä kuorevuosiluokista 2003 oli kohorttianalyysin tulosten perusteella huomattavasti vahvempi kuin vuosiluokat 2001, 2002 ja 2004. Ennen tehokalastuksen alkua syntyneistä vuosiluokista erityisen runsas oli vuosiluokka 1998 (Kuva 16). Vuosiluokkien 1995–2000 runsausarviot ovat aliarvioita, sillä niissä ei otettu huomioon kalastuskuolevuutta. Vuosiluokka 1998 oli arviolta keskimäärin noin 60-kertaisesti niin runsas kuin muut vuosina 1995–2000 syntyneet vuosiluokat. Vuosiluokalle 1998 kohorttianalyysillä ilman kalastuskuolevuutta laskettu runsausarvio 0-vuotiaana heinäkuun alussa on noin 550 miljoonaa yksilöä, kun muiden vuosiluokkien runsausarviot vaihtelivat 2–70 miljoonan yksilön välillä.



Kuva 16. Kuorevuosiluokkien 1995–2004 runsaus ensimmäisenä elinvuotena heinäkuun alussa (milj. rekryyttiä 1.7.) kohorttianalyysillä laskettuna ($M=1,0/a$). Vuosiluokkien 1995–2000 runsausarviot on laskettu olettaen, että vuosina 1995–2000 ei ollut lainkaan kalastuskuolevuutta, joten ne ovat minimiarvioita.

Kuoreen kutukannan koon ja syntyneen vuosiluokan runsauden välillä ei havaittu riippuvuutta (Kuva 17). Vuonna 2003 syntyi runsas vuosiluokka siitä huolimatta, että kutukannan biomassa oli ainoastaan noin 16 tonnia eli 1,1 kg/ha ($M=1,0/a$).



Kuva 17. Kuoriutuneen kuorevuosiluokan runsauden (R , kpl/ha 1.7.) riippuvuus kutukannan biomassasta (SP , kg/ha 1.5.) Lappajärvellä vuosina 2001–2004 ($M=1,0/a$).

4.8. Kuolevuus

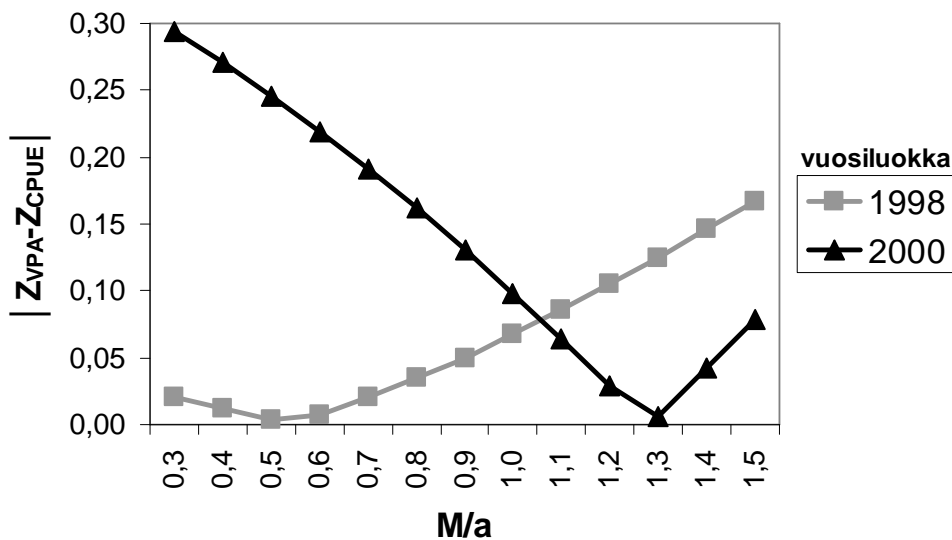
Kuoreen hetkellinen kokonaiskuolevuus Lappajärvellä oli yksikkösaaliiden muutosten perusteella arvioituna voimakkainta ajanjaksolla 1.8.2003–31.7.2004 (Taulukko 14). 1.8.2001–31.7.2002 kuolevuus oli alle puolet ajanjaksojen 1.8.2002–31.7.2003 ja 1.8.2003–31.7.2004 tasosta. Ajanjaksolle 1.8.2001–31.7.2002 yksikkösaaliiden muutosten

perusteella laskettujen kokonaiskuolevuuksien arvot vuosiluokilla 1997–2000 vaihtelivat 1,1–1,3 välillä. Hetkellisen luonnollisen kuolevuuden tulisi siten olla ollut alle 1/a, koska kuoreen kalastuskuolevuus 1.8.2001–31.7.2002 välisenä aikana oli troolikalastuksen alettua melko voimakasta.

Taulukko 14. Kuorevuosiluokkien hetkellinen kokonaiskuolevuus (Z/a) Lappajärvellä vuosien 2001–2004 heinä-elokuun keskimääräisten yksikkösaaliiden muutosten perusteella arvioituna (* oletuksena, että hetkellinen kokonaiskuolevuus 1.8.2001–31.7.2002 vastasi vuosiluokkien 1998 ja 2000 keskimääräistä kokonaiskuolevuutta kyseisen ajanjakson aikana).

ajanjakso	vuosiluokka					
	1997	1998	1999	2000	2001	2002
1.8.2001–31.7.2002	1,3	1,1	-	1,1		
1.8.2002–31.7.2003		2,2	2,2	2,6	2,7	
1.8.2003–31.7.2004		3,8	3,3	4,2	3,1	1,9
yht.	1,3	7,1	*6,6	8,0	5,8	1,9

Kohorttianalyysin lähtötietona tarvittavan kuoreen luonnollisen kuolevuuden selvittämiseksi vertailtiin vuosiluokille 1998 ja 2000 yksikkösaaliiden muutosten ja kohorttianalyysin tulosten perusteella laskettuja kokonaiskuolevuuksia. Vuosiluokalla 1998 kokonaiskuolevuusarviot erosivat vähiten toisistaan luonnollisen kuolevuuden arvolla 0,5/a, kun taas vuosiluokalla 2000 ero oli pienin arvolla 1,3/a (Kuva 18). Luonnollisen kuolevuuden arvo, jolla kokonaiskuolevuusarvioiden erot olivat pienimmät, oli siten keskimäärin 0,9/a.



Kuva 18. Kohorttianalyysillä ja yksikkösaaliiden muutosten perusteella ajanjaksolle 1.8.2001–31.7.2004 laskettujen kokonaiskuolevuuksien erotusten itseisarvot ($|Z_{VPA} - Z_{CPUE}|$) vuosiluokille 1998 ja 2000 hetkellisen luonnollisen kuolevuuden (M/a) funktiona.

Kohorttianalyysin kanta-arvioiden perusteella ikäryhmien 1–3 ja 5 kalastuskuolevuus oli voimakkainta vuonna 2003 (Taulukko 15). 0-vuotiailla kalastuskuolevuus oli puolestaan voimakkainta vuonna 2004, 4-vuotiailla vuonna 2002 ja 6-vuotiailla vuonna 2001.

Taulukko 15. Kuoreen eri ikäryhmien vuosittaiset kalastuskuolevuudet (F) Lappajärvellä vuosina 2001–2004 kohorttianalyysin tulosten perusteella (M=1,0, 0,8 ja 1,2/a).

M/a	vuosi	ikäryhmä (vuotta)						
		0	1	2	3	4	5	6
1,0	2001	0,00	0,43	0,12	0,54	1,07	0,36	0,37
	2002	0,30	1,66	1,47	1,26	1,62	1,50	0,00
	2003	0,78	1,91	3,16	2,81	0,70	2,22	0,00
	2004	2,03	1,66	0,54	1,63	0,29	0,15	0,09
0,8	2001	0,00	0,52	0,15	0,66	1,24	0,42	0,41
	2002	0,36	1,84	1,66	1,52	1,82	1,63	0,00
	2003	0,90	2,15	3,39	3,05	0,89	2,52	0,00
	2004	2,21	1,85	0,59	1,74	0,32	0,17	0,11
1,2	2001	0,00	0,35	0,09	0,44	0,91	0,30	0,32
	2002	0,24	1,48	1,29	0,99	1,42	1,35	0,00
	2003	0,67	1,67	2,92	2,56	0,54	1,91	0,00
	2004	1,83	1,47	0,48	1,50	0,25	0,13	0,08

4.9. Pyydystettävyys

Kuoreen pyydystettävyys kasvoi huomattavasti syksyisin etenkin 2- ja 3-vuotiailla yksilöillä, mutta vähemmässä määrin myös muilla ikäryhmillä (Taulukko 16). Pyydystettävyys oli yli 1,0 1- ja 2-vuotiailla loka–joulukuussa ja 0-vuotiailla sekä 3-vuotiailla ja vanhemmilla marras–joulukuussa. 0- ja 1-vuotiailla pyydystettävyys kasvoi vuodesta 2001 vuoteen 2004 (Taulukko 17). Vanhemmilla ikäryhmillä pyydystettävyys kasvoi vuoteen 2003 saakka, minkä jälkeen se laski selvästi.

Taulukko 16. Kuoreen eri ikäryhmien kuukausittaiset keskimääräiset pyydystettävyydet troolikalastuksessa Lappajärvellä vuosina 2001–2004 (M=1,0/a).

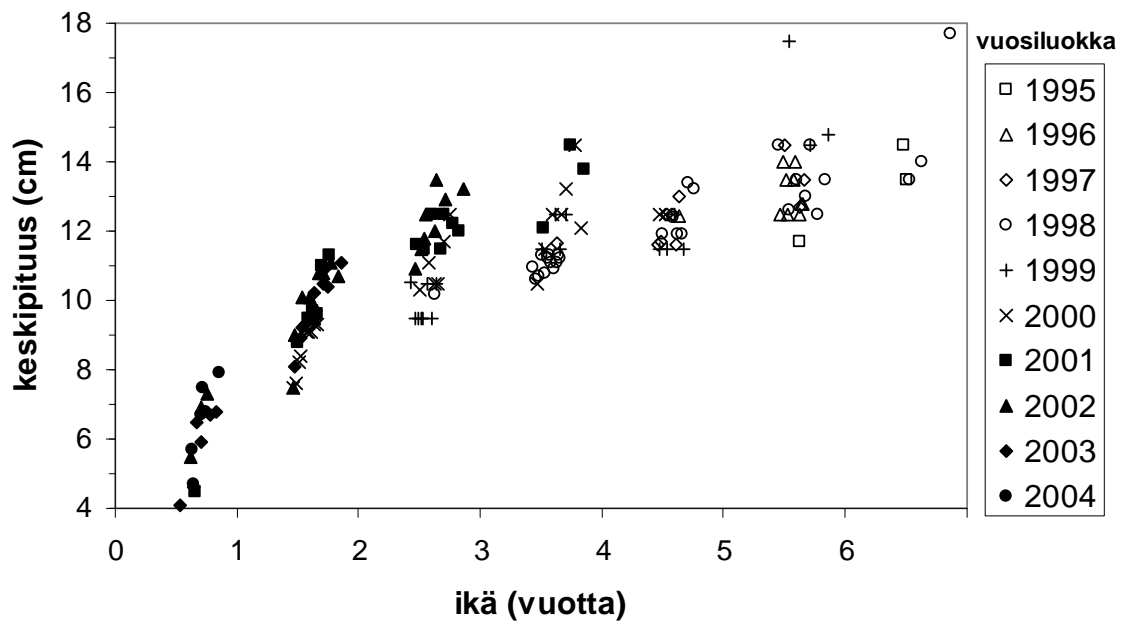
kuukausi	ikäryhmä (vuotta)				
	0	1	2	3	> 3
kesäkuu	0,00	0,38	0,42	0,77	0,35
heinäkuu	0,02	0,66	0,43	0,55	0,49
elokuu	0,61	0,34	0,16	0,33	0,53
syyskuu	0,96	0,90	0,69	0,70	0,57
lokakuu	0,46	1,58	1,17	0,55	0,69
marraskuu	1,08	2,13	5,37	4,70	1,46
joulukuu	1,22	2,84	14,82	10,83	2,19

Taulukko 17. Kuoreen eri ikäryhmien vuosittaiset keskimääräiset pyydystettävyydet troolikalastuksessa Lappajärvellä vuosina 2001–2004 (M=1,0/a).

vuosi	ikäryhmä (vuotta)				
	0	1	2	3	> 3
2001	0,00	0,32	0,08	0,33	0,34
2002	0,21	0,70	0,61	0,47	0,59
2003	0,42	0,93	1,58	1,47	0,74
2004	4,64	1,79	0,65	0,69	0,08

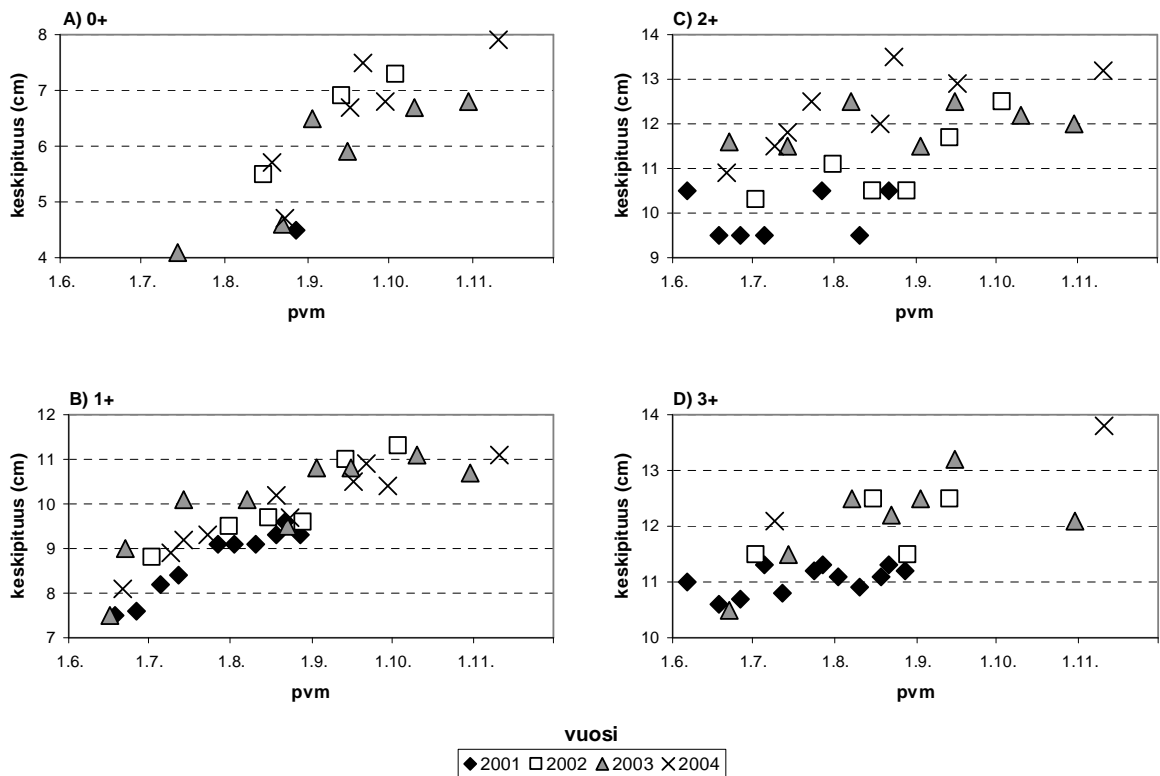
4.10. Kasvu

Vuosiluokkien 2001–2004 yksilöiden havaittiin olleen ensimmäisen kasvukauden jälkeen keskimäärin 7–8 cm, toisen noin 11 cm ja kolmannen 12–13 cm pituisia (Kuva 19). Vuosiluokan 2001 yksilöt olivat noin 14 cm pituisia neljännen kasvukauden jälkeen. Ennen tehokalastuksen alkua vuotta 2001 syntyneiden kuorevuosiluokkien yksilöt olivat kasvaneet hitaammin kuin vuosiluokkien 2001–2004 yksilöt. Vuosiluokkien 2001 ja 2002 yksilöt olivat kolmannen kasvukauden loppuun mennessä kasvaneet jokseenkin yhtä suuriksi (12–13 cm pituisiksi) kuin vuosiluokkien 1997 ja 1998 yksilöt viidennen kasvukauden loppuun mennessä.



Kuva 19. Kuorevuosiluokkien 1995–2004 keskipituuksien kehitys Lappajärvellä saalisnäytteiden perusteella (x-akseli alkaa tammikuun 1. päivästä).

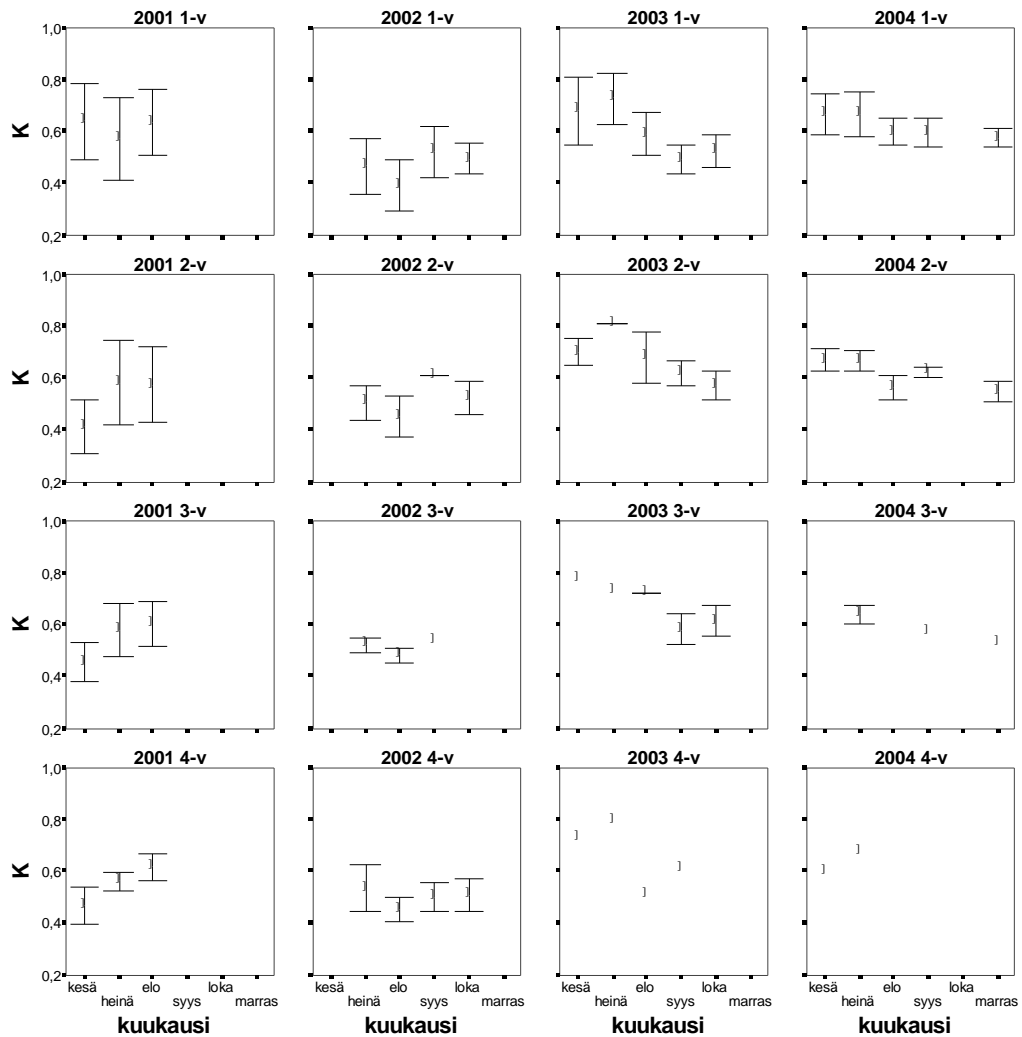
0+ – 3+ -kuoreiden kasvussa oli huomattavia vuosien välisiä eroja (Kuva 20). Vuonna 2001 kasvu oli hidasta syyskuulle saakka, mutta ilmeisesti nopeutui sen jälkeen, sillä seuraavan kasvukauden alussa 1+ – 3+ -yksilöiden pituudet olivat jokseenkin keskimääräisellä tasolla. Vuonna 2002 kasvu oli 0+ -kuoreita vanhemmilla yksilöillä hidasta syyskuun alkuun saakka, jolloin se nopeutui ainakin 1+ ja 2+ -kuoreilla huomattavasti. Vuonna 2003 1+ -kuoreiden kasvu vaikuttaa olleen hyvin nopeaa kesäkuussa, kun taas 0+ -kuoreiden kasvu oli suhteellisen hidasta syksyyn saakka. Vuonna 2004 0+ -kuoreet vaikuttavat kasvaneen keskimääräistä suuremmiksi.



Kuva 20. Kuoreen ikäryhmien 0+ – 3+ keskipituuksien (cm) kehitys Lappajärvellä saalisnäytteiden perusteella vuosina 2001–2004.

4.11. Kuntokerroin

1–4 -vuotiaiden kuoreiden keskimääräiset kuntokerroimet vaihtelivat noin 0,4–0,8 välillä (Kuva 21). Keskimääräisissä kuntokertoimissa oli huomattavia kuukausien ja vuosien välisiä eroja. 1-vuotiailla kuntokerroimet olivat yleisesti ottaen alimmillaan vuonna 2002, 2–4 -vuotiailla vuosina 2001 ja 2002. Vuonna 2001 2–4 -vuotiaiden kuntokerroimet olivat alhaiset (0,4–0,5) kesäkuussa. Muutoin kesä–elokuussa 2001 kuntokerroimet olivat noin 0,6. Vuonna 2002 kuntokerroimet olivat alhaiset (0,4–0,5) heinä–elokuussa, minkä jälkeen ne nousivat 1- ja 2-vuotiailla kuoreilla 0,5–0,6:een. Vuonna 2003 kuntokerroimet olivat 1–3 -vuotiailla hyvin korkeat (0,6–0,8) kesä–elokuussa, mutta laskivat syys–lokakuulle 0,5–0,6:een. Myös 4-vuotiailla kuntokerroimet olivat kesä–heinäkuussa 2003 korkeat, mutta laskivat yksittäisen havainnon perusteella jo elokuussa. Vuonna 2004 kuntokertoimissa ei esiintynyt huomattavaa vaihtelua niiden oltua 0,5–0,7 välillä. Kuntokertoimien yksilöiden välinen vaihtelu väheni vuosien 2001–2004 välillä.



Kuva 21. 1–4 -vuotiaiden kuoreiden Fultonin kuntokertoimien (K) kuukausittaiset keskiarvot (\pm keskihajonta) Lappajärvellä vuosina 2001–2004. Kaikissa paneeleissa on sama mittakaava.

5. TULOSTEN TARKASTELU

5.1. Menetelmän tarkastelu

5.1.1. Kohorttianalyysi Lappajärven kuorekannan seurannassa

Populaatioanalyysiä (VPA ja sen muunneltu kohorttianalyysi) voidaan käyttää luotettavasti lähinnä voimakkaan kalastuksen kohteena olevien kalakantojen runsauden arvioinnissa, sillä tällöin huonosti tunnetulla luonnollisella kuolevuudella ei ole liian keskeinen merkitys kanta-arvioiden laskennassa. Populaatioanalyysissä käytetyn virheellisen luonnollisen kuolevuuden arvon vaikutus kanta-arvioihin on suuri alhaisilla kalastuskuolevuuksilla (Sims 1984, Sampson 1988, Mertz & Myers 1997). Populaatioanalyysi soveltuu siten erityisen hyvin tehokalastuksen kohteena olevien kalakantojen runsauden arvioimiseen (Peltonen & Horppila 1992). Kuoreen

keskimääräinen kalastuskuolevuus Lappajärvellä vuosina 2001–2004 ylitti valtaosin selvästi kuoreen luonnollisesta kuolevuudesta tässä tutkimuksessa ja muissa vesistöissä tehdyt arviot (kts. Frie & Spangler 1985).

Pyyntijaksojen pituudet olivat tässä tutkimuksessa varsin lyhyet (yksi kuukausi), joten kohorttianalyysin käyttö tarkan VPA:n sijasta aiheutti tuloksiin todennäköisesti ainoastaan vähäistä epätarkkuutta, jolla ei ole merkitystä tutkimuksen johtopäätösten kannalta. Hilbornin & Waltersin (1992) mukaan kohorttianalyysi antaa riittävän tarkkoja tuloksia, mikäli kokonaiskuolevuus on enintään 1,0/pyyntijakso. Kohorttianalyysin tulosten perusteella kuoreen kokonaiskuolevuus Lappajärvellä oli suurempi kuin 1,0/pyyntijakso ainoastaan 2- ja 3-vuotiailla marraskuussa 2003 ja 0-vuotiailla syyskuussa 2004.

Tarkastelun kohteena olevan lajin immigraatio ja emigraatio voivat aiheuttaa virheitä populaatioanalyysin tuloksiin. Immigraation seurauksena kannan koko voidaan yliarvioida, kun taas emigraation vaikutus kohorttianalyysin tuloksiin on vähäisempi, sillä se voidaan rinnastaa osaksi luonnollista kuolevuutta (Hilborn & Walters 1992). Lappajärven kuorekannassa sekä immigraation että emigraation esiintyminen on todennäköisesti hyvin vähäistä, sillä Lappajärvi on varsin eristyksissä muista järvistä. Immigraation puuttumiseen viittaa myös sukukypsien kuoreiden huomattava vähentyminen tehokalastuksen aikana.

Lappajärven kuorekannan oletettiin muodostuvan yhdestä populaatiosta. Viitteitä useamman kuorepopulaation olemassaolosta Lappajärvellä ei esiinny. Järven yksinkertaisen ja avoimen rakenteen vuoksi eri kutupaikoilla syntyneet kuoreyksilöt sekoittuvat todennäköisesti nopeasti keskenään. Myös etelä- että pohjoissyvänteeltä otettujen troolisaalisnäytteiden kuoreiden ikäjakaumien samanlaisuus viittaa kuoreiden kuuluvan ainoastaan yhteen populaatioon, sillä troolikalastuksen pyyntiponnistus jakautui epätasaisesti syvänteiden kesken etenkin vuonna 2001.

5.1.2. Saalismatriisin muodostus

Saalismatriisin todenmukaisuudella on keskeinen merkitys tässä tutkimuksessa tehtyjen kuorekannan koko-, tuotanto-, kuolevuus- ja pyydystettävyyssarvioiden luotettavuuden kannalta. Saalismatriisiin virheitä voi syntyä lähinnä puutteista saaliskirjanpidossa (saaliin kokonaismassan ja lajiosuuksien seuranta) ja kuoresaaliiden ikäjakaumien seurannassa.

Tehokalastuksen saaliskirjanpidossa eri lajien kokonaissaaliiden osalta merkittävien virheiden mahdollisuus on vähäinen, sillä massamääräisiä saaliita seurattiin päivittäin eikä kuoretta muutoin kuin tehokalastuksessa pyydetty. Lähinnä 0-vuotiaita kuoreita kuitenkin kuoli troolipyynnin seurauksena todennäköisesti enemmän, kuin mitä niiden saaliit olivat, sillä troolin perän läpi menevien kuoreiden kuolevuus on suurta (Suuronen ym. 1995). Kuoreet eivät Lappajärvellä olleet 0-vuotiaina vielä täysin rekrytoituneet troolilla (8 mm perä) tapahtuneeseen pyyntiin. Troolin läpi menneiden 0-vuotiaiden kuoreiden kuolevuus oli luultavasti runsasta etenkin vuonna 2003, jolloin kuoresaaliit koostuivat pääosin 0-vuotiaista yksilöistä. Tämän tyyppisen troolin aiheuttaman kuolevuuden kohorttianalyysistä puuttumisen seurauksena kuoreiden kanta-arviot 0-vuotiaina on luultavasti jossain määrin aliarvioitu, mutta virheen merkittävyyttä ei tässä tutkimuksessa pystytty arvioimaan. Lahden Vesijärven ulapalla havaittiin tehokalastusten aikana runsaasti troolauksessa vahingoittuneita kuoreita (Horppila ym. 1996), joten trooli voi olla merkittävä kuolevuutta lisäävä tekijä troolin perän läpi menneillä kuoreilla.

Kuoreen saalisosuuden seurantaan sisältyy todennäköisesti epätarkkuutta esim. saaliin mahdollisesta lajittuneisuudesta ja osuuden silmämääräisestä arvioinnista johtuen,

mutta niiden merkitys tulosten luotettavuudelle ei kuitenkaan liene huomattava, sillä kuore oli troolipyynnin valtalaji muodostettuaan 80–97 % vuosittaisista troolisaaliista. Kuoreen saalisosuuksien arvioinnissa merkittävien virheiden vaara olisi todennäköisesti ollut suurempi, mikäli kuore olisi muodostanut ainoastaan vähäisen osan troolisaaliista, jolloin kuoreyksilöiden sisältyminen saalisnäytteisiin olisi ollut satunnaisempaa.

Saalisnäytteiden edustavuus kuoresaaliiden ikäjakauman suhteen on troolisaaliiden osalta luultavasti kohtalaisen hyvä, sillä ikäjakaumissa ei ajallisesti läheisten saalisnäytteiden välillä yleensä ollut havaittavissa huomattavaa satunnaisvaihtelua (kts. liite 1). Kuorekannan koostuessa pääosin muutamasta ikäryhmästä ei kuoresaaliiden ikäjakaumissa ole odotettavissa huomattavaa vaihtelua. Kuoresaaliiden ikäjakaumissa saattaa kuitenkin olla ollut troolien välisiä eroja niiden pyynnin ajoituttua osin eri vuorokauden aikoihin. Vuosina 2001–2003 Lappajärvellä toiminut trooli pyysi kuoretta pääosin iltaisin–öisin, kun taas vuosina 2002–2004 järvellä toiminut trooli ajoitti pyynnin pääosin aamuun–aamupäivään. Vuosina 2002–2004 pyytäneellä troolilla kuoresaaliit saattoivat siten painottua enemmän nuoriin kuoreyksilöihin kuin vuosina 2001–2003 pyytäneellä troolilla, sillä valoisaan vuorokauden aikaan matalalla kulkeva trooli tavoittaa todennäköisesti lähinnä nuoria kuoreita, jotka ovat tuolloin matalammalla kuin vanhat kuoret (Arkhiptseva 1977, Brandt ym. 1980, Evans & Loftus 1987, Appenzeller & Leggett 1995, Rudstam ym. 2003, Malinen ym. 2005). Mahdollista troolien välistä eroa saalisosuuksien ikäjakaumien suhteen kuitenkin luultavasti vähensi vuosina 2002–2004 pyytäneen troolin suurempi vetosyvyys. Koska saalisnäytteitä otettiin kummaltakin troolilta eikä niiden välillä yleensä ollut huomattavia eroja kuoreiden ikäjakaumissa, ei kuoresaaliidenkaan ikäjakaumien erot troolien välillä luultavasti olleet kovin merkittäviä.

Muun pyynnin kuin troolikalastuksen kuoresaaliiden ikäjakaumien oletettiin vastaavaan kuoreiden ikäjakaumia ajallisesti lähimmissä troolisaalisnäytteissä, sillä ainoastaan troolisaaliista otettiin näytteitä. Kuoretta pyydettiin troolin lisäksi lähinnä rysillä kutuaikana, joten niiden kuoresaaliit koostuivat todennäköisesti pääosin sukukypsistä eli vähintään 2-vuotiaista yksilöistä. Muun pyynnin kuoresaaliiden ikäjakauma on siten voitu arvioida virheellisesti lähinnä keväällä 2002, jolloin noin 15 tonnin kuoresaaliista noin 40 % kuoreyksilöistä katsottiin troolinäytteen perusteella olleen 1-vuotiaita. Tämän mahdollisen virhelähteen eli vuosiluokan 2001 liian suureksi arvioidun saaliin vaikutus kyseisen vuosiluokan kokoarvioon on kuitenkin suhteellisen vähäinen, noin +10 %:n luokkaa, sillä 1-vuotiaiden saaliiksi keväällä 2002 arvioitiin runsaat 1 milj. yksilöä, kun kohorttianalyysin tulosten perusteella vuosiluokan 2001 koko oli tuolloin noin 10 milj. yksilöä. Kuorevuosiluokkien, jotka olivat sukukypsiä keväällä 2002, kokoarvioihin em. mahdollisella virhelähteellä on vieläkin vähäisempi vaikutus, sillä 15 tonnin saaliin mahdollinen lisäys niiden kappalemääräisiin saaliisiin on pienempi sukukypsien kuoreiden suuremman keskimassan vuoksi.

Iänmääritystulosten luotettavuudella on erittäin suuri merkitys saalismatriisin muodostuksessa. Tässä tutkimuksessa kuoreen iänmäärityksessä tehtyjen virheiden todennäköisyys on kahden rinnakkaisen määritysmenetelmän – kokonaisten otoliittien ja neutraalipunavärjättyjen otoliittien poikkileikkauspinnan tarkastelu – käytön ansiosta suhteellisen vähäinen. Myös vuosiluokkiin 1998 ja 2003 kuuluneiksi määritettyjen yksilöiden runsaat osuudet näytteiden kuoreista eri ikäisinä eri vuosina viittaavat iänmääritysten luotettavuuteen. Iänmäärityksissä tehdyt virheet voivat tasoittaa vuosiluokkien koossa havaittua vaihtelua (Hilborn & Walters 1992). Tässä tutkimuksessa kuorevuosiluokkien vahvuudessa havaittiin huomattavia eroja, mikä saattaa osaltaan viitata iänmääritysten luotettavuuteen.

5.1.3. Luonnollinen kuolevuus

Kohorttianalyysissä lähtötietona käytetyn luonnollisen kuolevuuden arvon vaikutus kanta-arvioihin kasvaa kohorttianalyysin edetessä ajassa taaksepäin. Tässä tutkimuksessa luonnollisen kuolevuuden vaikutusta kanta-arvioihin selvitettiin käyttämällä kolmea eri arvoa; 0,8/a, 1,0/a ja 1,2/a. Käytetyn luonnollisen kuolevuuden arvon suuruus vaikutti huomattavasti ainoastaan vuoden 2001 ja vuoden 2002 alun kanta-arvioihin. Kuorekannan koon ja tuotannon prosentuaalinen muutos Lappajärvellä oli jokseenkin yhtä suuri käytetyn luonnollisen kuolevuuden suuruudesta riippumatta, joten luonnollisen kuolevuuden arvolla ei ole huomattavaa merkitystä tämän tutkimuksen johtopäätösten kannalta. Myös mm. Ulltang (1977) havaitsi kohorttianalyysissä käytetyn luonnollisen kuolevuuden arvon vaikutuksen kannan koon suhteellisten muutosten arvioihin olevan vähäinen.

Kalojen luonnollista kuolevuutta on vaikeaa arvioida luotettavasti. Lisäksi se saattaa vaihdella huomattavasti esim. predaatiosta, ravintotilanteesta, taudeista tai elottomista tekijöistä riippuen. Tässä tutkimuksessa kuoreen luonnollista kuolevuutta arvioitiin vuosiluokkien 1998 ja 2000 osalta minimoimalla kohorttianalyysillä ja yksikkösaaliiden muutosten perusteella laskettujen hetkellisten kokonaiskuolevuuksien erotuksen itseisarvo. Toisin sanoen testattiin millä luonnollisen kuolevuuden arvolla kohorttianalyysillä laskettu kokonaiskuolevuus oli lähimpänä yksikkösaaliiden muutosten perusteella laskettua kokonaiskuolevuutta. Tulos viittaa siihen, että luonnollinen kuolevuus oli vuosiluokalla 1998 vähäisempää (0,5/a) kuin vuosiluokalla 2000 (1,3/a). Syynä vuosiluokan 1998 alhaisempaan kuolevuuteen saattoi olla luonnollisen kuolevuuden pieneneminen kuoreen vanhetessa, sillä vuosiluokan 1998 yksilöt olivat laskentajaksolla (1.8.2001–31.7.2004) 3–6 -vuotiaita ja vuosiluokan 2000 yksilöt 1–4 -vuotiaita. Nuoriin kuoreisiin kohdistuva predaatiopaine saattaa olla voimakkaampaa niiden vanhempia yksilöitä pienemmän koon vuoksi, sillä vanhat kuoreyksilöt voivat olla kokonsa puolesta liian suuria pienikokoisille petokaloille. Kuorekannan harveneminen tehokalastuksen seurauksena on saattanut aiheuttaa erityisesti pienempiin kuoreyksilöihin kohdistuneen predaation voimistumista. Kuoreen keskimääräinen luonnollinen kuolevuus Lappajärvellä vuosina 2001–2004 oli vuosiluokille 1998 ja 2000 tehtyjen arvioiden perusteella lähellä 1,0/a, mikä vastaa varsin hyvin arvioita muiden kuorekantojen luonnollisesta kuolevuudesta (kts. Frie & Spangler 1985). Luonnollisen kuolevuuden arvioiden ero vuosiluokkien 1998 ja 2000 välillä kuitenkin viittaa luonnollisen kuolevuuden suureen vaihteluun. Lisäksi luonnollisen kuolevuuden arvioihin on saattanut aiheuttaa virhettä vuosiluokkien 1998 ja 2000 pyydystettävyyksien erot vuosien 2001 ja 2004 välillä, mistä johtuen vuosille 2001 ja 2004 lasketut yksikkösaaliit eivät välttämättä kuvaa vuosiluokkien runsautta täysin samalla tavalla: pyydystettävyyden kasvaessa kannan koon suhde yksikkösaaliiseen laskee eli samaa kannan kokoa kuvaa aiempaa suurempi yksikkösaalis. Koska vuosiluokkien 1998 ja 2000 yksilöitä oli vuonna 2004 jäljellä hyvin vähän, kohorttianalyysin tulosten perusteella ainoastaan joitain tuhansia yksilöitä (kts. liitteet 3-5), ei pyydystettävyydellä ollut kovin huomattavaa vaikutusta vuoden 2004 yksikkösaaliisiin; ne olivat joka tapauksessa lähellä nollaa. Vuonna 2001 puolestaan vuosiluokkien 1998 ja 2000 pyydystettävyydet olivat jokseenkin yhtä suuret, joten yksikkösaaliit kuvasivat niiden runsautta jokseenkin samalla tavalla.

5.1.4. Terminaalikalastuskuolevuudet

Päinvastoin kuin kohorttianalyysissä käytetyn luonnollisen kuolevuuden arvolla, terminaalikalastuskuolevuuksilla on vaikutusta lähinnä ajallisesti viimeisten pyyntijaksojen kanta-arvioihin. Terminaalikalastuskuolevuuksilla on vaikutusta kanta-arvioihin etenkin silloin, kun kalastuskuolevuus on alhainen suhteessa luonnolliseen kuolevuuteen (Pope

1972, Jones 1981, Sampson 1988). Lappajärven kuorekannalla kalastuskuolevuus oli vuosina 2001–2004 yleensä suurempaa kuin luonnollinen kuolevuus, minkä vuoksi kohorttianalyysin virittämällä ei nähtävästi ollut huomattavaa vaikutusta kanta-arvioihin. Peltonen & Horppila (1992) havaitsivat virittämällä olleen ainoastaan vähäisen vaikutuksen Lahden Vesijärven särjelle tehtyihin kanta-arvioihin. Lappajärvellä terminaalikalastuskuolevuuksien virittämisessä käytettiin kuukausittaisia ikäryhmäkohtaisia pyydystettävyyksiä, koska pyydystettävyyksien havaittiin kasvaneen huomattavasti vuoden loppua kohti (kts. luku 4.9). Viritysmenetelmät, jotka sallivat pyydystettävyyden vaihtelun ovat luotettavampia kuin menetelmät, jotka olettavat sen pysyvän muuttumattomana (Pope & Shepherd 1985). Kuoreen eri ikäryhmien pyydystettävyyksissä havaitut vuosien väliset erot vääristävät hieman lähinnä vuosiluokkien viimeisiä kanta-arvioita, sillä virittämisessä käytettiin pyydystettävyyksiä, jotka oli laskettu vuosien 2001–2004 yhdistetystä aineistosta (kts. luku 5.6). Vuosien väliset erot eri ikäryhmien pyydystettävyyksissä olivat kuitenkin vähäisemmät kuin vuoden sisäiset erot.

5.2. Tehokalastuksen ja muiden tekijöiden vaikutukset kuorekantaan

5.2.1. Kannan koko

Lappajärven kuorekannan koossa esiintyi kohorttianalyysin tulosten perusteella huomattavaa vaihtelua vuosina 2001–2004. Kannan tiheys ja biomassa laskivat kahdessa vuodessa (1.5.2001–1.5.2003) noin 90 %, mutta keväällä 2003 syntynyt runsas kuorevuosiluokka kasvatti hetkellisesti kannan tiheyden vuoden 2001 alun lukemiin biomassan pysyttyä kuitenkin lähtötilannetta selvästi alemmalla tasolla.

Tehokalastus oli selvästikin merkittävin yksittäinen Lappajärven kuorekantaan pienentänyt tekijä vuosina 2001–2004. Myös Lahden Vesijärvellä havaittiin huomattava lasku kuorekannan koossa tehokalastuksen seurauksena (Horppila ym. 1996, Peltonen ym. 1999). Kuoretta pyydettiin Lappajärvellä vuosina 2001–2004 kaikkiaan noin 22 kg/ha (107 kg/ulappa-ha). Kuoresaaliista valtaosa (87 %) pyydettiin troolilla. Trooli pyysi tehokkaasti 1-vuotiaita ja vanhempia kuoreita 0-vuotiaiden kuoreiden rekrytoituttua troolipyyntiin (perän solmuväli 8 mm) yleensä elokuulta alkaen. Lappajärvellä kuoretta pyytäneiden kahden troolin pyyhkäisyala oli vuosina 2001–2004 kaikkiaan noin 20000 ha eli lähes seitsemän kertaa yli 10 m syvän ulapan pinta-ala. Troolin lisäksi kuoretta pyydettiin vähäisemmissä määrin lähinnä vuosina 2001 ja 2002 kutuaikana rysillä. Lappajärven kuorekannan runsastumiseen tehokalastuksen jälkeen viittaavat mm. kuhilta otetut ravintönäytteet: kuoreen osuus kuhan ravinnosta kasvoi selvästi vuoteen 2006 (Teppo ym. 2007).

Vaikka tehokalastus harvensi kuorekantaan merkittävästi, olisi se luultavasti heikentynyt jossain määrin ilman tehokalastustakin poikkeuksellisen runsaan kuorevuosiluokan 1998 poistuttua kannasta luonnollisen kuolevuuden kautta. Lappajärven troolisaalisnäytteissä ei esiintynyt yli 6-vuotiaita kuoreita, joten vuosiluokka 1998 olisi luultavasti ilman kalastustakin hävinnyt jokseenkin kokonaan vuoden 2004 loppuun mennessä.

Kuorekannan kokoon Lappajärvellä vuosina 2001–2004 ovat voineet vaikuttaa myös abioottisissa tekijöissä, ravintokilpailussa, predaatiossa sekä tautien ja loisten esiintymisessä tapahtuneet muutokset. Kuoreen kuolevuutta lisänneitä abioottisia tekijöitä voivat olla olleet lähinnä veden ajoittainen voimakas lämpeneminen ja happipitoisuuden lasku. Lappajärven veden voimakas lämpeneminen ja alusveden happipitoisuuden laskeminen ovat saattaneet lisätä lähinnä sukukypsien kuoreiden kuolevuutta vuosina 2002

ja 2003. Veden voimakkaan lämpenemisen seurauksena on havaittu kuoreen massakuolemia lähinnä matalissa järvisissä (Ivanova 1980, 1982, Kangur ym. 2007b). Planktonsyöjäkalojen ravintokilpailu heikentyi todennäköisesti selvästi Lappajärvellä tehokalastuksen aikana, joten ravintokilpailussa tapahtuneet muutokset eivät aiheuttaneet kuorekannan pienenemistä. Sen sijaan kuoreeseen kohdistunut predaatio saattoi voimistua lähinnä kuhakannan runsastumisen seurauksena, sillä kuhavuosisluokat 1999 ja 2002–2004 olivat Lappajärvellä runsaat (Teppo ym. 2007). Koska kuoreen on havaittu olevan tärkeä ravintokohde etenkin pienille kuhille (Peltonen ym. 1996, Kangur ym. 2007a), on todennäköistä, että runsaiden kuhavuosisluokkien kuoriuduttua kuoreisiin kohdistunut predaatio voimistui vuosina 2001–2004. Muiden lajien predaation ohella myös kuoreen kannibalismissa saattoi tapahtua muutoksia. Sukukypsien yksilöiden huomattava vähentyminen tehokalastuksen seurauksena todennäköisesti heikensi osaltaan kannibalismia. 1+ -kuoreiden 0+ -kuoreisiin kohdistama predaatio sen sijaan saattoi vaihdella Lappajärvellä huomattavasti vuosiluokkien vahvuuden mukaisesti. Runsaan vuosiluokan 2003 syntymistä saattoi edesauttaa edeltävän vuosiluokan 2002 pienuudesta johtunut alhainen kannibalismi. Vuosisluokan 2004 pienuuteen puolestaan saattoi osaltaan olla syynä vuosiluokan 2003 kannibalismi. 1+ -kuoreiden 0+ -kuoreisiin kohdistama predaatio voi olla niiden tilajakaumien päällekkäisyyden vuoksi merkittävämpää kuin sukukypsien kuoreiden, jotka oleskelevat selvemmin erillään 0+ -kuoreista (Lantry & Stewart 2000). Kuorekannoissa yleisesti esiintyvän ja kuolevuutta aiheuttavan *Glugea hertwigi* -loisen esiintymistä Lappajärvellä ei selvitetty, mutta saalisnäytteissä olleissa kuoreissa ei niiden käsittelyn aikana havaittu ulkoisia merkkejä infektiosta.

5.2.2. Ikärakenne

Tehokalastus harvensi huomattavasti etenkin vanhempia ikäryhmiä, ja kutukannan (2-vuotiaat ja vanhemmat yksilöt) biomassassa toukokuun alussa laski vuodesta 2001 vuoteen 2003 noin 92 % ja vuoteen 2004 99 %. Sukukypsien kuoreiden vähenemisen seurauksena kuorekanta nuoreni, ja vuosina 2003 ja 2004 kuorekanta koostui pääosin 0- ja 1-vuotiaista yksilöistä, kun taas tehokalastuksen alkaessa 3-vuotiaat yksilöt muodostivat valtaosan kuorekannasta. Kuorekannan vanhimpien ikäryhmien yksilöiden vähenemistä Lappajärvellä kuvaavat osaltaan myös kuoresaaliiden romahtaminen koeverkkokalastuksissa vuoden 2001 jälkeen ja kuoreen osuuden kuhan ravinnosta pieneneminen huomattavasti vuosiksi 2003 ja 2004 (Teppo ym. 2007) sekä kutupyntisaaliiden romahtaminen vuoden 2002 jälkeen. Tehokkaan kalastuksen kuorekantaan nuorentava vaikutus on havaittu myös Lahden Vesijärvellä (Horppila ym. 1996, Peltonen ym. 1999) ja Pohjois-Amerikan Huron-järvellä (Frie & Spangler 1985).

Kuorekannan ikärakenteen muuttumisella oli vaikutusta kuoreen eri pyyntimuotojen suhteelliseen merkitykseen Lappajärvellä vuosina 2001–2004. Kesällä ja syksyllä ulapalla tapahtuvan troolipyynnin merkitys kuoreen pyynnissä kasvoi kannan nuorennuttua, sillä lähinnä rysillä tehdyn keväisen kutupyynnin merkitys laski huomattavasti sukukypsien yksilöiden vähentymisen seurauksena.

5.2.3. Kasvu ja kunto

Kuoreen kasvu Lappajärvellä nopeutui tehokalastuksen alettua. Vuosisluokkien 2001 ja 2002 yksilöt olivat kolmannen kasvukauden loppuun mennessä kasvaneet jokseenkin yhtä suuriksi kuin vuosiluokkien 1997 ja 1998 yksilöt viidennen kasvukauden loppuun mennessä. Syynä kasvun nopeutumiseen oli ilmeisesti etenkin kuoreen lajinsisäisen ravintokilpailun heikentyminen kannan harventumisen seurauksena. Runsailla

kuorevuosiluokilla ja tiheässä kuorekannassa yksilöiden kasvun on havaittu olleen hidasta (Belyanina 1969, Podushko 1970, van Densen & Vijverberg 1982, Frie & Spangler 1985).

Kuoreiden kasvunopeudessa tehokalastuksen aikana esiintyi kuitenkin huomattavaa vuosien välistä vaihtelua, mihin vaikuttivat ilmeisesti lähinnä veden lämpötila ja happipitoisuus sekä ravintokilpailun voimakkuus. Kuoreen kasvu voi hidastua epätavallisen lämpiminä vuosina (Sterligova 1979, Ivanova 1980) ja alhaisessa happipitoisuudessa (Sepúlveda 1994). 1-vuotiaiden ja vanhempien kuoreiden keskimääräisten kuntokerrointen havaittiin vuonna 2002 olleen suhteellisen alhaiset etenkin elokuussa (0,4–0,5) ja kasvun hidasta syyskuulle saakka. Syynä kuoreiden heikkoon kuntoon ja kasvuun oli ilmeisesti korkea veden lämpötila ja alhainen happipitoisuus. Veden lämpötila oli vuonna 2002 korkea elokuun lopulle saakka, mutta aleni sen jälkeen nopeasti. Elokuussa 2002 happipitoisuuden havaittiin olleen 15 m syvyydessä noin 3 mg/l ja veden lämpötilan noin 18 °C, minkä vuoksi 1-vuotiaiden ja etenkin sukukypsien kuoreiden elinolosuhteet olivat hyvin epäedulliset ja kasvu hidasta. Lappajärven alusveden tilavuus on hyvin pieni, minkä vuoksi sukukypsien kuoreiden elinolosuhteet saattavat lämpiminä kesinä heikentyä huomattavasti päällysveden voimakkaan lämpenemisen ja syvemmälle laajenemisen sekä hapen kulumisen seurauksena. 0-vuotiailla kuoreilla kasvu oli sen sijaan nopeaa vuonna 2002. 0-vuotiaat kuoreet puolestaan kasvavat nopeiten lämpimässä (Ivanova & Polovkova 1974, Ivanova 1980, 1982, Strelnikova & Ivanova 1983, Naesje ym. 1987, Žiliukienė 2002).

Vuonna 2003 keskimääräiset kuntokertoimet olivat Lappajärvellä etenkin kesä–heinäkuussa varsin korkeat 1–4 -vuotiailla kuoreilla (0,6–0,8). Pettersson (1991) havaitsi Ruotsin suurilla järvilla ja Horppila ym. (1996) Lahden Vesijärvellä kuoreiden kuntokerrointen vaihdelleen 0,5:n lähellä. Sterligova (1979) sen sijaan havaitsi Karjalan Säämäjärvellä sukukypsien kuoreiden kuntokertoimien olleen kesäkuussa–lokakuussa noin 0,7–0,8. Syynä 1-vuotiaiden kuoreiden poikkeuksellisen hyvään kuntoon Lappajärvellä kesällä 2003 oli nähtävästi vähäinen ravintokilpailu. Lappajärvellä oli tuolloin hyvin harva ulappakalasto ja runsaasti eläinplanktonia, etenkin *Daphnia*-vesikirppuja (Teppo ym. 2007), joiden on usein havaittu muodostaneen huomattavan osan kuoreen ravinnosta (Reif & Tappa 1966, Sandlund ym. 1987, Jachner 1991, Sterligova ym. 1992, 1995, Horppila 1997, Karjalainen ym. 1997, Hrabik ym. 1998, Vinni ym. 2004). Lisäksi on mahdollista, että 1-vuotiaat ja vanhemmat kuoreet käyttivät ravintonaan keväällä kuoriutuneen runsaan kuorevuosiluokan poikasia. Kuoreet voivat käyttää kalanpoikasia ravintonaan 1-vuotiaasta lähtien (Ivanova & Polovkova 1974, Sterligova 1979, Evans & Loftus 1987, Henderson & Nepszy 1989) ja kannibalismi kohdistuu lähinnä 0+ ja 1+ -yksilöihin (Loftus & Hulsman 1986, Lantry & Stewart 1993, He & Labar 1994, Vinni ym. 2004). Toisin kuin vanhemmilla kuoreilla, 0-vuotiaiden yksilöiden kasvu oli vuonna 2003 suhteellisen hidasta syksyyn saakka, mihin oli syynä luultavasti lähinnä voimakas kohortin sisäinen ravintokilpailu. Kuoreen lisäksi vuonna 2003 kuoriutui vahva vuosiluokka myös muikulla ja särjellä (Teppo ym. 2007), jotka luultavasti kilpailivat samasta ravinnosta kuoreen poikasten kanssa. Kuoreen lisäksi myös särjen poikasten kasvun havaittiin olleen hidasta vuonna 2003 (Teppo ym. 2007). Sen sijaan ahvenen poikasten kasvu oli ollut nopeaa. Myös Jachner (1989) havaitsi kuoreen ja särjen poikasten kasvun olleen hidasta runsaan kuorevuosiluokan aikana ahvenen poikasten kasvun oltua kuitenkin samaan aikaan normaalia. Kuoreen ja särjen poikasten välillä ravintokilpailu on ilmeisesti voimakkaampaa kuin ahvenen ja kuoreen tai särjen poikasten välillä.

5.2.4. Tuotanto

Tehokalastuksen alussa vuonna 2001 kuoreen tuotanto oli noin 13 kg/ha ($M=1,0/a$). Kannan harvennuttua tuotanto laski noin 70 % vuoteen 2002, jolloin se oli vajaat 4 kg/ha. Keväällä 2003 syntyneen runsaan vuosiluokan ansiosta tuotanto kuitenkin likimain kaksinkertaistui vuodesta 2002 vuoteen 2003, mutta laski vuonna 2004 uudelleen vuoden 2002 tasolle. Tehokalastuksen alussa vuonna 2001 pääosan tuotannosta muodostivat 3-vuotiaat yksilöt, jotka kuuluivat runsaaseen vuosiluokkaan 1998, mutta jo vuodesta 2002 lähtien pääosan tuotannosta muodostivat 0- ja 1-vuotiaat yksilöt. Kuorekannan tuotanto vaikuttaa olevan Lappajärvellä selvästi suurempaa kuin oligotrofisella Etelä-Konnevedellä, jonka kuorekannan tuotannoksi Vilhunen (1987) arvioi noin 1 kg/ha/a. Ilmeisesti korkeampi rehevyystaso ja sitä kautta suurempi kuorekannan tiheys mahdollistaa suuremman tuotannon Lappajärvellä. Arviot kuorekannan tuotannosta Lappajärvellä vuosina 2001–2004 (noin 4–13 kg/ha/a, $M=1,0/a$) sen sijaan osuvat Lantryn & Stewartin (1993) esittämään amerikankuoreen tuotannon vaihteluväliin Pohjois-Amerikan suurilla järvilla (<1–52 kg/ha/a).

5.2.5. P/B-suhde

Lappajärven kuorekannan tuotannon ja oman biomassan välinen P/B-suhde oli vuosina 2001 ja 2002 alle yhden, mutta kasvoi vuosiksi 2003 ja 2004 yli kahteen etenkin sukukypsien yksilöiden määrän romahtamisen seurauksena. Vuosien 2002 ja 2003 välillä kuorekannan P/B-suhde kasvoi lähes 400 %. Osaltaan P/B-suhteen kasvuun vaikutti myös lähinnä 0- ja 1-vuotiaiden yksilöiden P/B-suhteen kasvaminen kuoreiden nopeutuneen kasvun ansiosta. Sukukypsien kuoreiden P/B-suhdetta vuosina 2002 ja 2003 laski ilmeisesti korkea veden lämpötila ja alhainen happipitoisuus ainakin vuonna 2002.

Lappajärven kuorekannan P/B-suhde vuosina 2001–2004 oli keskimäärin noin 1,44–1,62 ($M=0,8-1,2/a$), mikä vastaa varsin hyvin arvioita Pohjois-Amerikan suurten järvien kuorekantojen P/B-suhteista; Lantry & Stewart (1993) arvioivat kuoreen P/B-suhteen olleen Pohjois-Amerikan suurilla järvilla 1,10–1,54 ja Kitchell ym. (2000) Superior-järvellä 2,20. Myös arviot eri ikäryhmien keskimääräisistä P/B-suhteista Lappajärvellä vastaavat varsin hyvin Lantryn & Stewartin (1993) esittämiä. Lappajärvellä havaittu alhainen P/B-suhde vuosina 2001 ja 2002 kuvastaa hitaasti kasvavien sukukypsien kuoreiden epätavallisen suurta osuutta kannasta tehokalastuksen alkuvaiheessa.

5.2.6. Kuolevuus

Tehokalastus kasvatti huomattavasti kuoreen kokonaiskuolevuutta. Vuosina 2001–2003 kalastuskuolevuus oli voimakkainta 1–5 -vuotiailla yksilöillä. 0-vuotiaiden kuoreiden kalastuskuolevuus nousi huomattavasti vuoteen 2004, jolloin se oli suurempi kuin vanhemmilla ikäryhmillä. 1–3 -vuotiailla kuoreilla kalastuskuolevuus nousi vuoteen 2003 saakka. Troolipyynnin vuodenaikaisella ajoittumisella oli vaikutusta 0-vuotiaiden kuoreiden saaliisiin, sillä ne alkoivat rekrytoitua troolipyyntiin (perän solmuväli 8 mm) aikaisintaan heinäkuussa. 0-vuotiaiden kuoreiden saaliit olivat siten hyvin vähäiset vuonna 2001, jolloin troolipyynti loppui jo elokuussa. Sen sijaan vuosina 2002–2004 troolipyynti jatkui marras-joulukuulle saakka, minkä vuoksi keväällä kuoriutuneet kuoreet ehtivät olla troolipyynnin kohteina pidempään. Kalastuskuolevuusarvioihin tulee suhtautua varauksella, sillä niihin on voinut aiheuttaa virheitä mm. luonnollisen kuolevuuden vaihtelu, sillä sen oletettiin pysyneen kaikilla ikäryhmillä samalla tasolla vuosina 2001–2004. Kalastuskuolevuudet laskettiin vähentämällä kohorttianalyysillä lasketuista kokonaiskuolevuuksista luonnollinen kuolevuus. Ajallinen trendi luonnollisessa

kuolevuudessa aiheuttaa trendin kohorttialyysillä laskettuihin kalastuskuolevuuksiin (Ulltang 1977).

5.2.7. Pyydystettävyys

Kuoreen eri ikäryhmien yksikkösaaliit troolipyynnissä eivät vuosina 2001–2004 vaihdelleet täysin samalla tavalla kuin kohorttialyysillä lasketut ikäryhmien kokoarviot. Kuoreen pyydystettävyudessa esiintyi siten vaihtelua tehokalastuksen aikana. Pyydystettävyys on kalan koosta riippumattoman pyyntitehokkuuden ja kalan koosta riippuvan pyydyksen selektiivisyyden tulo (Mous ym. 2002). Troolipyynnin osalta pyyntitehokkuuteen vaikuttaa mm. kalastajan taito saada trooli kulkemaan kalaparvien kohdalta (pyyntialue ja -syvyys) ja selektiivisyys riippuu etenkin troolin silmäkoosta. Kalojen pyydystettävyys troolipyynnissä on tasan 1 esim. mikäli ne ovat jakautuneet tasaisesti vesimassaan ja kaikki troolin pyyhkäisyalueen kalat kulkeutuvat troolin perään läpäisemättä sitä (selektiivisyys on 1). Troolin selektiivisyys on kuitenkin alle yhden eli osa troolin pyyhkäisyalueella olevista kaloista joko ui pois troolista (suuret kalat) tai kulkeutuu sen läpi (pienet kalat). Pyydystettävyuden selektiivisyyttä suuremmat arvot viittaavat troolin kulkeneen kalaparvien kohdalta.

Koska troolin perän silmäkoko pysyi samana (8 mm) eikä vetonopeuskaan vaihdellut huomattavasti tehokalastuksen aikana, saattoi kuoreen eri ikäryhmien pyydystettävyys aiheuttaa vaihtelua lähinnä troolin vetoalueissa ja -syvyudessa, pyynnin vuorokautisessa ja vuodenaikaisessa ajoittumisessa, veden lämpötilassa ja happipitoisuudessa sekä kuoreen kasvunopeudessa tapahtuneet muutokset. Myös käytössä olleiden troolien mahdolliset rakenteelliset erot ovat saattaneet vaikuttaa pyydystettävyys. Troolin pyyntitehoon kuoreen eri ikäryhmien osalta vaikuttaa huomattavasti se, kulkeeko trooli niiden esiintymisalueella ja -syvyudessa. Vuorokauden- ja vuodenaika sekä veden lämpötila ja happipitoisuus puolestaan säätelevät kuoreen esiintymissyvyyttä ja siten myös mahdollisen esiintymisalueen laajuutta. Pintaveden lämpeneminen saattaa rajoittaa etenkin sukukypsien kuoreiden esiintymissyvyyden ylärajaa ja alusveden happipitoisuuden laskeminen alarajaa. Kuoreen kasvunopeuden vaihtelu voi aiheuttaa troolin selektiivisyyden vaihtelua etenkin nuorten ikäryhmien osalta. Hitaasti kasvavat vuosiluokat rekrytoituvat kalastukseen nopeasti kasvavia myöhemmin (Belyanina 1969).

0- ja 1-vuotiaiden kuoreiden pyydystettävyys kasvoi vuoteen 2004 ja vanhempien vuoteen 2003 saakka. Kalojen pyydystettävyys saattaa kasvaa populaatiokoon laskiessa, mikäli kalastusalukset pystyvät paikantamaan kalaparvet populaatiokoosta riippumatta (Ulltang 1980). Lappajärvellä pyytäneet troolit käyttivät kaikuluotausta kuoreparvien etsinnässä, joten populaatiokoosta riippumaton kuoreparvien tehokas paikantaminen selittää luultavasti ainakin osittain pyydystettävyuden nousun. Pyydystettävyuden kasvua saattaa etenkin nuorten yksilöiden osalta selittää myös kuoreiden kasvun nopeutuminen tehokalastuksen alettua. Etenkin sukukypsien eli vähintään 2-vuotiaiden kuoreiden pyydystettävyuden laskuun vuonna 2004 saattoi vaikuttaa pyynnin vuorokautisen ajoittumisen muuttuminen; vuosina 2002–2004 järvellä ollut trooli pyysi kuoretta pääosin aamulla–aamupäivällä, jolloin sukukypsät yksilöt ovat syvällä kylmässä vedessä. Vuosina 2001–2003 pyynnin lopettanut trooli pyysi sen sijaan kuoretta lähinnä iltaisin–öisin, jolloin sukukypsät yksilöt nousevat lähemmäksi pintaa syömään ja ovat siten helpommin pääosin pintavedessä kulkeneen troolin tavoitettavissa. Vuosina 2002–2004 kuoretta pyytäneellä troolilla sukukypsien kuoreiden pyydystettävyksiä nosti luultavasti jossain määrin kuitenkin toista troolia suurempi pyyntisyvyys.

Kuoreen pyydystettävyys Lappajärvellä kasvoi huomattavasti syksyisin syyskuulta alkaen etenkin 2- ja 3-vuotiailla yksilöillä. Pyydystettävyuden kasvu syksyisin johtui

luultavasti lähinnä kuoreen vertikaalijakautumisen muuttumisesta. Jurveliuksen & Sammalkorven (1995) mukaan kuoreen yksikkösaaliit troolikalastuksessa Lahden Vesijärven Enonselällä voivat olla syksyllä korkeammat kuin keväällä ja kesällä, koska kuoreet ovat syksyllä vesipatsaassa ylempänä kuin keväällä ja kesällä. Sterligovan (1979) mukaan kuore tulee Karjalan Säämäjärvellä syksyllä rannan läheisyyteen ja sen saaliit ovat tuolloin runsaita.

5.3. Kuorevuosiluokkien runsauden vaihtelu

Kuorevuosiluokkien vahvuuksissa Lappajärvellä esiintyi huomattavaa vaihtelua. Vuosiluokat 1998 ja 2003 olivat vahvat, kun taas vuosiluokka 2002 oli heikko. Vuosiluokka 1998 oli erittäin runsas, sillä tehokalastuksen alkaessa vuonna 2001 siihen kuuluvat yksilöt muodostivat vielä 3-vuotiaina valtaosan sekä kannan yksilöistä että biomassasta.

Kuoreen kutukannan biomassan ja kuoriutuneen vuosiluokan vahvuuden välillä ei havaittu riippuvuutta Lappajärvellä. Silmämääräisesti arvioituna Lappajärven kuoreen kutukanta–rekryytti -riippuvuus vaikuttaa kompensatoriselta eli kutukannan koon kasvaessa rekryyttien määrä suhteessa kutukannan kokoon laskee. Aineistoon voisi siten sopia joko Rickerin (1954, 1958) rekryyttimalli, jossa rekryyttimäärä on suurin jollain tietynsuuruusella kutukannalla ja laskee kutukannan kasvaessa suuremmaksi, tai Beverton & Holtin (1957) rekryyttimalli, jossa rekryyttimäärä lähestyy asymptoottisesti maksimiarvoa kutukannan kasvaessa. Rekryyttimallien sovittamisella vuosien 2001–2004 aineistoon ei kuitenkaan ollut mahdollista saada selville todenmukaista kutukanta–rekryytti -riippuvuutta, sillä havaintoja oli vähän ja rekryyttien lukumäärä Lappajärvellä voi joinakin vuosina, kuten vuonna 1998, olla huomattavasti suurempi kuin vuosina 2001–2004. Vuoden 1998 kutukannan kokoa ei pystytty luotettavasti arvioimaan, sillä yli 3-vuotiaiden kuoreiden määrä vuonna 1998 oli tuntematon ja 2–3 -vuotiaiden määrästä voitiin laskea ainoastaan minimiarviot. Lappajärveltä pyydettiin vuosina 1998–2000 kaikkiaan yli 100 tonnia kuoretta, mutta niiden ikärakenteesta ja tarkasta ajoittumisesta ei ole tietoa.

Vaikka riittävän suuri kutukanta on edellytys runsaalle poikastuotannolle, ei se kuitenkaan nähtävästi yksin takaa poikastuotannon onnistumista Lappajärvellä. Luultavasti etenkin sääolot kuoreen kutuaikana ja poikasten kuoriutumisen jälkeen sekä poikasten ravintotilanne ja niihin kohdistuva predaatio vaikuttavat kuorevuosiluokkien vahvuuteen. Vahvat kuorevuosiluokat 1998 ja 2003 syntyivät voimakkaasta pyynnistä johtuneen kannan heikkenemisen aikana, sillä myös vuosina 1996–1999 toteutettiin tehokalastusprojekti, jossa kuoretta pyydettiin kuitenkin vielä ilman troolia. Kalojen kasvunopeus ja fekunditeetti voivat nousta ja yksilön koko ensimmäisellä kutukerralla laskea kannan harventuessa (Tyler & Calluggi 1980). Lappajärven kuoreen osalta ei selvitetty fekunditeettia eikä sukukypsyyttä, mutta kasvun havaittiin nopeutuneen tehokalastuksen alettua. Nopeutuneesta kasvusta mahdollisesti seurannut sukukypsyyksiän laskeminen saattoi lisätä poikastuotantoa ja kompensoida tehokalastuksesta aiheutunutta suurta kuolevuutta. Nopeasti kasvaneet kuoreet tulevat aiemmin sukukypsiksi (Ivanova 1980, 1982, Ivanova & Volodin 1981, Buckley 1989). On myös esitetty kuoreen tulevan sukukypsäksi pääosin jo 1-vuotiaana, mikäli ensimmäisen elinkuukauden aikainen lämpösumma on yli 600 päiväastetta (Ivanova & Volodin 1981, Ivanova 1982). Vuonna 2002 pintaveden lämpösumma Lappajärvellä kesäkuussa oli kuitenkin 527 päiväastetta ja vuonna 1997 473 päiväastetta (Ympäristötietojärjestelmä Hertta) eli alle esitetyn 600 päiväasteen rajan, mikä viittaa siihen, ettei kutukantaan vuosina 1998 ja 2003 ollut rekrytoitunut 1-vuotiaita yksilöitä. Kuoreen runsas poikastuotanto vuonna 2003 ei

todennäköisesti johtunut myöskään keskimääräistä runsaammasta ja laadukkaammasta mädintuotannosta, sillä kuoreiden kunto oli melko heikko vuonna 2002 (kts. luku 5.2.3.).

Runsaat ravintovarot todennäköisesti edesauttoivat vahvojen kuorevuosiluokkien muodostumista vuosina 1998 ja 2003, sillä Lappajärvellä oli kumpanakin vuotena runsaasti eläinplanktonia, etenkin *Daphnia*-vesikirppuja (Teppo ym. 2007), joiden on usein havaittu muodostaneen huomattavan osan kuoreen ravinnosta (Reif & Tappa 1966, Sandlund ym. 1987, Jachner 1991, Sterligova ym. 1992, 1995, Horppila 1997, Karjalainen ym. 1997, Hrabik ym. 1998, Vinni ym. 2004). Vuonna 2003 eläinplanktonin runsauteen vaikutti luultavasti ulappakalaston harvuus (Teppo ym. 2007). Vuonna 1998 eläinplanktonin biomassassa oli selvästi suurempi kuin vuosina 1999–2006. Poikkeuksellisen vahvan vuosiluokan 1998 muodostumisen mahdollisti runsaiden ravintovarojen lisäksi todennäköisesti myös kutukannan suuruus ja alhainen poikasiin kohdistunut predaatio. Kesä 1998 oli varsin kylmä, minkä vuoksi etenkin ahvenkalojen – kuhan ja ahvenen – kuoreeseen kohdistama predaatio oli todennäköisesti vähäistä. 2+ -kuhien kasvun havaittiin olleen Lappajärvellä vuonna 1998 selvästi hitaampaa kuin muina vuosina 1996–2000 (Teppo ym. 2007), joten niiden ravinnonkulutus oli ilmeisesti vähäistä. Koska sekä kuhan (Buijse & Houthuijzen 1992, Ruuhijärvi ym. 1996, Kjellman ym. 2001, Lappalainen ym. 2005) että ahvenen (van Densen ym. 1996, Kjellman ym. 2001, Tolonen ym. 2003) kasvu nopeutuu lämpötilan kasvaessa, kasvaa samalla myös niiden ravinnonkulutus.

Heikon vuosiluokan 2002 muodostumiseen saattoivat vaikuttaa heikko ravintotilanne ja voimakas predaatio. Rataseläinten biomassassa oli vuonna 2002 selvästi muita vuosia 1998–2006 alhaisempi (Teppo ym. 2007). Strelnikova & Ivanova (1983) havaitsivat rataseläinten olleen tärkeä ravintokohde Rybinskin tekoaltaalla kuoreelle ulkoisen ravinnonkäytön alkuvaiheessa. Poikkeuksellisen korkea veden lämpötila kesäkuussa puolestaan saattoi lisätä kuoreen poikasiin kohdistunutta predaatiota lisäämällä etenkin ahvenen ja kuhan ravinnonkulutusta.

Kannibalismin voimakkuuden vaihtelu saattaa osaltaan vaikuttaa vuosiluokkien vahvuuteen ja olla siten merkittävä kompensatiomekanismi kuoreella Lappajärvellä. Tiheän kuorekannan aikana kannibalismi voi olla runsasta ja vähentää kuoreen rekrytointia (Hoff 2004). Sukukypsien yksilöiden huomattava vähentyminen Lappajärvellä tehokalastuksen seurauksena todennäköisesti heikensi niiden juveniileihin kohdistamaa kannibalismia ja kompensoi tehokalastuksen aiheuttamaa kuolevuutta. Hen & Labarin (1994) mukaan kannibalismi on kuoreella tärkein pitkäaikaisen keskimääräisen populaatiokoon määräävä tekijä. 1+ -kuoreiden 0+ -kuoreisiin kohdistamalla kannibalismilla saattoi kuitenkin olla jopa suurempi vaikutus vuosiluokkien vahvuuteen kuin sukukypsien yksilöiden kannibalismilla. Lantryn & Stewartin (2000) mukaan 1+ -kuoreiden 0+ -kuoreisiin kohdistama predaatio voi olla niiden tilajakaumien päällekkäisyyden vuoksi merkittävämpää kuin sukukypsien kuoreiden, jotka oleskelevat selvemmin erillään 0+ -kuoreista. 1+ -kuoreiden kannibalismi saattoi lisäksi aiheuttaa syklisyyttä kuoreen rekrytoitumiseen. Kaikuluotaustulosten perusteella Lappajärvellä kuoriutui vuonna 2005 luultavasti hyvin runsas kuorevuosiluokka (Teppo ym. 2007). Vuosina 2001–2005 joka toinen vuosiluokka (2002 ja 2004) vaikuttaa siten olleen pieni, mikä saattaa olla 1+ -kuoreiden 0+ -kuoreisiin kohdistaman kannibalismin aiheuttamaa kannanvaihtelun syklisyyttä. Kannibalismin aiheuttamasta syklisyydestä kuoreen kannanvaihteluun ovat raportoineet mm. Henderson & Nepszy (1989), He & Labar (1994) sekä Lantry & Stewart (2000).

5.4. Kuoreen runsauden merkitys Lappajärvellä

Runsaankaan kuorekannan predaatio ei vaikuta aiheuttavan huomattavaa laskua eläinplanktonin määrässä Lappajärvellä. Vuosina 1998 ja 2003, jolloin Lappajärvellä kuoriutui runsas kuorevuosiluokka, oli myös runsaasti eläinplanktonia (kts. Teppo ym. 2007), joten eläinplanktonin määrä ei laskenut alhaiseksi runsaana esiintyneiden 0+ -kuoreiden predaation seurauksena. Erittäin runsas kuorevuosiluokka 1998 ei vaikuta merkittävästi vähentäneen eläinplanktonin määrää myöskään vuosina 1999 ja 2000, sillä eläinplanktonia oli tuolloin enemmän kuin vuosina 2001 ja 2002 (kts. Teppo ym. 2007), jolloin kuorekanta oli harventunut huomattavasti tehokalastuksen seurauksena. Beisnerin ym. (2003) mukaan erityisen herkkiä kuoreen predaatiolle ovat luultavasti vertikaalisesti vaeltavat suurikokoiset eläinplanktonilajit, kuten *Daphnia*-vesikirput. Lappajärvellä oli vuosina 1998 ja 2003 kuitenkin runsaasti *Daphnia*-vesikirppuja (Teppo ym. 2007), joten 0+ -kuoreiden predaatiolla ei luultavasti ollut huomattavaa vaikutusta *Daphnia*-vesikirppujen määrään. Runsas kuorekanta saattoi epäsuorasti jopa lisätä eläinplanktonin määrää Lappajärvellä, sillä vuosina 1998–2006 eläinplanktonbiomassa oli suurimmillaan vuosina 1998–2000 ja 2003 (Teppo ym. 2007), jolloin kuorekanta oli runsaimmillaan. Runsas kuorekanta voi epäsuorasti lisätä eläinplanktonin määrää käyttäessään ravintonaan vahvemman planktoninsyöjän, kuten muikun, poikasia (Beisner ym. 2003). Muikulla on kuoretta tehokkaampana planktoninsyöjänä suurempi vaikutus eläinplanktonin määrään. Karjalainen ym. (1997) arvioivat yhden 0-vuotiaan muikun käyttäneen vuosina Säskylän Pyhäjärvellä ravintoa 8–36 kertaa enemmän kuin yksi 0-vuotias kuore. Eläinplanktonin määrää Lappajärvellä vuosina 2001 ja 2002 vähensi ilmeisesti etenkin runsaan muikkuvuosiluokan 2001 predaatio (Teppo ym. 2007). Eläinplanktoniin kohdistuvaa predaatiota onkin luultavasti mahdollista vähentää Lappajärvellä tehokkaammin muikun kuin kuoreen tehokkaalla pyynnillä.

Vaikka kuorekannan harveneminen Lappajärvellä vuosina 2001–2004 ei vaikuta lisänneen eläinplanktonin määrää ja siten kasviplanktonin laidunnusta, saattoi sillä olla positiivisia vaikutuksia järven muikkukannalle vähentämällä kuoreiden muikunpoikasiin kohdistunutta predaatiota. Puskurilajina toimivan kuoreen vähentyminen saattaa kuitenkin lisätä muiden petokalojen muikkuun kohdistamaa predaatiota (kts. Svärdsön 1976, van Densen & Vijverberg 1982, Lammens ym. 1990b, Malinen ym. 2004). Lappajärvellä kuhan pääravintokohde vaihtui kuorekannan romahtuttua kuitenkin kiiskeksi eikä muikuksi (Teppo ym. 2007). Kuoreen predaatiolla on arvioitu olevan suurempi vaikutus siikakalakantoihin kuin ravintokilpailulla (Crowder 1980, Loftus & Hulsman 1986, Evans & Loftus 1987, Hrabik ym. 1998). Muikku on kuoretta tehokkaampi planktoninsyöjä (Svärdsön 1976, Enderlein 1981, Karjalainen ym. 1997, Nyberg ym. 2001, Beisner ym. 2003, Northcote & Hammar 2006), joten kuorekanta kärsii lajien välisestä ravintokilpailusta todennäköisesti muikkua enemmän. Kuoreiden muikunpoikasiin kohdistama predaatio todennäköisesti heikkeni Lappajärvellä etenkin sukukypsien kuoreiden määrän romahtamisen ansiosta. Vanhojen kuoreiden vähetessä kuorekannan kalaravinnonkulutuksen voidaan odottaa vähenenevän (Lantry & Stewart 1993). Kuorekannan harvenemisen vaikutusta Lappajärven muikkukannan vahvuuteen vuosina 2001–2004 ei kuitenkaan pystytä luotettavasti arvioimaan, sillä kuoreen ravinnonkäyttöä ei tutkittu. Lappajärven muikkukanta pysyi tehokalastuksen aikana runsaana, joskin vuosiluokkien vahvuudessa esiintyi huomattavaa vaihtelua (Teppo ym. 2007). Vuosina 2003–2005 Lappajärvellä syntyivät peräkkäiset vahvat muikkuvuosiluokat, kun edeltävinä vuosina heikot ja vahvat vuosiluokat vuorottelivat.

Riittävän runsaalla kuorekannalla on Lappajärvellä ilmeisen tärkeä merkitys erityisesti kuhan, harvan muikkukannan aikana myös taimenen, ravintona. Kuhan

pääravintokohde Lappajärvellä on kuore, mikäli sitä on runsaasti saatavilla (Teppo ym. 2007). Lisäksi taimenen on Lappajärvellä havaittu käyttäneen muikkukadon aikana ravintonaan pääosin kuoretta (Raitaniemi ym. 1995). Kuorekannan heikentyminen voi hidastaa erityisesti kuhan kasvua sen joutuessa turvautumaan muihin saaliskaloihin. Myös kuhien kalaravintoon siirtyminen voi olla vaikeaa etenkin vuosina, jolloin kuoriutuu heikko kuorevuosiluokka (Buijse & Houthuijzen 1992, van Densen ym. 1996). Kuhan kasvu nopeutuu kalaravintoon siirtymisen ansiosta (Buijse & Houthuijzen 1992, van Densen ym. 1996, Frankiewicz ym. 1996, Mehner ym. 1996, Mooij & van Nes 1998), ja kasvun nopeutuessa kuhanpoikasten kuolleisuus vähentyy (Buijse & Houthuijzen 1992, Frankiewicz ym. 1996, Mehner ym. 1996, Kirjasniemi & Valtonen 1997, Lappalainen ym. 2006). Kuoreen vähennyttä Lappajärvellä vuosina 2001–2004 kuhan pääravintokohde vaihtui kuoreesta kiiskeksi ja samalla kuhan kasvun havaittiin hidastuneen (Teppo ym. 2007), joten kuorekannan heikentyminen todennäköisesti laskee kuhakannan tuotantoa. Kuorekanta vaikuttaa siten laskeneen kuhakannan ravintovarojen kannalta liian pieneksi vuoden 2002 jälkeen: kuorekannan koko vuosina 2003–2004 vaihteli noin 1–5 kg/ha välillä.

Lappajärvestä vuosittain pyydettävissä oleva kestävä kuoresaalis vaihtelee kuorekannan vahvuuden huomattavan luontaisen vaihtelun vuoksi: runsas kuorekanta mahdollistaa suuremmat saaliit rekrytoitumista vaarantamatta kuin pieni kanta. Lappajärven kuorekanta vaikuttaa kuitenkin kestävänsä hyvinkin voimakasta kalastusta ja kompensoivan lisääntyntä kuolevuutta nopeutuneella kasvulla, joten melko tehokaskaan kalastus ei vaikuta vaarantavan kuoreen poikastuotantoa. Lappajärvellä vaikuttaa olevan mahdollista pyytää kuoretta keskirunsaan kannan aikana noin 5 kg/ha, runsaiden vuosiluokkien rekrytoituttua pyyntikokoisiksi enemmänkin, jopa yli 10 kg/ha. Vuosisaaliit voisivat siten olla luokkaa 50–150 tonnia. Jurveliuksen ym. (2005) mukaan vuosittainen kestävä kuoresaalis monissa oligotrofisissa järvissä voisi olla noin 5 kg/ha. Mesotrofisella Lappajärvellä kuorekannan keskimääräinen tuotanto on suurempi kuin oligotrofisissa järvissä, joten Lappajärvi mahdollistaa keskimäärin suuremmat kuoresaaliit. Kuoreen ja muikun pyynnin vuorottelu Lappajärvellä – ja muissakin järvissä – niiden kannanvahvuuksien mukaisesti voi tasata kalastajien saaliiden vuosien välistä vaihtelua ja mahdollistaa mm. troolin jatkuvan käytön. Runsaiden kuore- ja muikkukantojen tehokkaalla pyynnillä on mahdollista poistaa järvestä ravinteita ja työllistää ammattikalastajia. Troolin tehokas käyttö kuitenkin laskee kuoreen keskikokoa ja kutukannan pienentyessä rysäkalastajien kuoresaaliita kutuaikana. Kuoreen tehokas pyynti saattaa lisäksi pienentää kuhasaaliita heikentämällä kuhien ravinnonsaantia ja kuhakannan tuotantoa.

KIITOKSET

Erityisen kiitoksen ansaitsevat Lappajärven kuoreen pyytäjät ja Kalastus elinkeinoksi Lappajärvellä -hankkeen vetäjä Olli Ikonen, jotka mahdollistivat tämän tutkimuksen. Kiitokset myös muille kuoreaineiston hankinnassa ja käsittelyssä mukana olleille, Hannu Huuskoselle, Timo Turuselle ja Juha Karjalaiselle kuorekirjallisuudesta sekä vaimolleni Svetlanalle ja tutkielman ohjaajille Timo Marjomäelle ja Anssi Tepolle kärsivällisyydestä pitkittyneen projektin aikana.

KIRJALLISUUS

Aaltonen E.-K. & Teppo A. 2003. Laaja valuma-alue. Teoksessa: Rautio L.-M. (toim.), *Lappajärvi, Yhteistyöllä vesistöt kuntoon!*, Lappajärvi Life, Länsi-Suomen ympäristökeskus, s. 18-29.

- Anon. 2006. *Ajankohtaista ammattikalastuksesta, tammikuu 2006*. <http://www.sakl.fi/fin/ajankohtaista/tammikuu2006.pdf>. Hakupäivä 9.4.2006.
- Anon. 2007. *Hoitokalastus kestävän kalatalouden turvaajana (KOR 2002-2006)*. <http://www.pyhajarvensuojelu.net/page.asp?id=284>. Hakupäivä 3.11.2007.
- Appenzeller A.R. & Leggett W.C. 1995. An evaluation of light mediated vertical migration of fish based on hydroacoustic analysis of the diel vertical movements of rainbow smelt (*Osmerus mordax*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 52: 504-511.
- Arkhitektseva N.T. 1977. The food of the Ladoga smelt. *Izvestija Gosudarstvennogo nauchno-issledovatel'skogo instituta ozernogo i rechnogo rybnogo khozjajstva* 125: 80-90.
- Auvinen H., Kolari I., Pesonen A. & Jurvelius J. 2004. Mortality of 0+ vendace (*Coregonus albula*) caused by predation and trawling. *Ann. Zool. Fennici* 41: 339-350.
- Beisner B.E., Ives A.R. & Carpenter S.R. 2003. The effects of an exotic fish invasion on the prey communities of two lakes. *J. Anim. Ecol.* 72: 331-342.
- Belyanina T.N. 1969. *Synopsis of biological data on smelt Osmerus eperlanus (Linnaeus) 1758*. FAO Fisheries Synopsis No. 78: 1-80.
- Beverton R.J.H. & Holt S.J. 1957. On the dynamics of exploited fish populations. U.K. Min. Agric. Fish., *Fish. Invest. (Ser. 2)* 19: 1-533.
- Boersma M., van Tongeren O.F.R. & Mooij W.M. 1996. Seasonal patterns in the mortality of *Daphnia* species in a shallow lake. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 53: 18-28.
- Borchardt D. 1988. Long-term correlations between the abundance of smelt, (*Osmerus eperlanus eperlanus* L.), year classes and abiotic environmental conditions during the period of spawning and larval development in the Elbe River. *Arch. FischWiss.* 38 (3): 191-202.
- Bradbury I.R., Campana S.E., Bentzen P. & Snelgrove P.V.R. 2004. Synchronized hatch and its ecological significance in rainbow smelt *Osmerus mordax* in St. Mary's Bay, Newfoundland. *Limnol. Oceanogr.* 49: 2310-2315.
- Bradbury I.R., Gardiner K., Snelgrove P.V.R., Campana S.E., Bentzen P. & Guan L. 2006. Larval transport, vertical distribution, and localized recruitment in anadromous rainbow smelt (*Osmerus mordax*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 63: 2822-2836.
- Brandt S.B., Magnuson J.J. & Crowder L.B. 1980. Thermal habitat partitioning by fishes in Lake Michigan. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 37: 1557-1564.
- Buckley J.L. 1989. *Species Profiles: Life Histories and Environmental Requirements of Coastal Fishes and Invertebrates (North Atlantic) – Rainbow Smelt*. U.S. Fish Wildl. Serv. Biol. Rep. 82 (11.106), U.S. Army Corps of Engineers, TR EL-82-4, 11 s.
- Buijse A.D. & Houthuijzen R.P. 1992. Piscivory, growth, and size-selective mortality of age 0 pikeperch (*Stizostedion lucioperca*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 49: 894-902.
- Chapman D.W. 1978. Production. Teoksessa: Bagenal T. (toim.), *Methods for Assessment of Fish Production in Fresh Waters*. IPB Handbook No 3, Oxford, Blackwell, 202-217.
- Chase B.C. & Childs A.R. 2001. *Rainbow Smelt (Osmerus mordax) Spawning Habitat in the Weymouth-Fore River*. Massachusetts Division of Marine Fisheries, Technical Report TR-5, 29 s.
- Chen M. & Power G. 1972. Infection of American smelt in Lake Ontario and Lake Erie with microsporidian parasite *Glugea hertwigi* (Weissenberg). *Can. J. Zool.* 50: 1183-1188.
- Crossman E.J. 1991. Introduced Freshwater Fishes: A Review of the North American Perspective With Emphasis on Canada. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 48 (Suppl. 1): 46-57.
- Crowder L.B. 1980. Alewife, rainbow smelt and native fishes in Lake Michigan: competition or predation? *Env. Biol. Fishes* 5: 225-233.

- Curry R.A., Currie S.L., Bernatchez L. & Saint-Laurent R. 2004. The rainbow smelt, *Osmerus mordax*, complex of Lake Utopia: threatened or misunderstood? *Env. Biol. Fishes* 69: 153-166.
- Dauvin J.-C. & Dodson J.J. 1990. Relationship between feeding incidence and vertical and longitudinal distribution of rainbow smelt larvae (*Osmerus mordax*) in a turbid well-mixed estuary. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 60: 1-12.
- De Leeuw J.J., Butler P.J., Woakes A.J. & Zegwaard F. 1998. Body cooling and its energetic implications for feeding and diving of tufted ducks. *Physiol. Zool.* 71: 720-730.
- Dembinski W. 1971. Vertical distribution of vendace *Coregonus albula* L. and other pelagic fish species in some Polish lakes. *J. Fish Biol.* 3: 341-357.
- Dorozhkina T.Ya. 1985. Prichiny kolebanij ulovov pskovskogo i chudskogo snetka. *Sbornik nauchnykh trudov GosNIORKh* 236: 98-109, ref. Kangur ym. (2007b).
- Ekhholm M. 1993. *Suomen vesistöalueet*. Vesi- ja ympäristöhallitus, Painatuskeskus, Helsinki, 166 s.
- Enderlein O. 1981. Interspecific food competition between the three pelagic zooplanktonfeeders, cisco (*Coregonus albula* (L.)), smelt (*Osmerus eperlanus* (L.)) and herring (*Clupea harengus* L.) in the Norrbotten part of the Bothnian Bay. *Inst. Freshw. Res. Drottningholm, Report* 59: 15-20.
- Evans D.O. & Loftus D.H. 1987. Colonization of inland lakes in the Great Lakes region by rainbow smelt, *Osmerus mordax*: their freshwater niche and effects on indigenous fishes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 44 (Suppl. 2): 249-266.
- Ewins P.J., Weseloh D.V., Groom J.H., Dobos R.Z. & Mineau P. 1994. The diet of Herring Gulls (*Larus argentatus*) during winter and early spring on the lower Great Lakes. *Hydrobiologia* 279-280 (1): 39-55.
- Foltz 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: 230-234.
- Frankiewicz P., Daprowski K. & Zalewski M. 1996. Mechanism of establishing bimodality in a size distribution of age-0 pikeperch, *Stizostedion lucioperca* (L.) in the Sulejow Reservoir, Central Poland. *Ann. Zool. Fennici* 33: 321-327.
- Frie R.V. & Spangler G.R. 1985. Dynamics of Rainbow Smelt during and after Exploitation in South Bay, Lake Huron. *Trans. Am. Fish. Soc.* 114: 713-724.
- Fry F.E.J. 1949. Statistics of lake trout fishery. *Biometrics* 5: 27-67.
- Ganger M.T. 1999. The spatial and temporal distribution of young-of-the-year *Osmerus mordax* in the Great Bay Estuary. *Env. Biol. Fishes* 54: 253-261.
- Geffen A.J. 1990. Responce of rainbow smelt, *Osmerus mordax* (Mitchill), eggs to low pH. *J. Fish Biol.* 37: 865-871.
- Gliwicz Z.M. & Jachner A. 1992. Diel migrations of juvenile fish: a ghost of predation past or present? *Arch. Hydrobiol.* 124: 385-410.
- Gliwicz Z.M., Jawinski A. & Pawlowicz M. 2004. Cladoceran densities, day-to-day variability in food selection by smelt, and the birth-rate-compensation hypothesis. *Hydrobiologia* 526: 171-186.
- Gorodilov Yu.N. & Melnikova E.L. 2006. Embryonic Development of the European Smelt *Osmerus eperlanus eperlanus* (L.) (Neva Population). *Russ. J. Mar. Biol.* 32: 173-185.
- Granberg K., Anttila M., Hakkari L., Hyvärinen J., Kolari I., Kurttila I. & Virkki L. 1989. *Säännöstelyn vaikutuksista Lappajärven, Evijärven, Välijoen ja Ähtävänjoen limnologiaan, kalastoon ja kalatalouteen*. Ympäristöntutkimuskeskuksen tiedonantoja 134: 1-179.

- Hakkari L. 1978. On the productivity and ecology of zooplankton and its role as food for fish in some lakes in Central Finland. *Biol. Res. Rep. Univ. Jyväskylä* 4: 1-87.
- He X. & LaBar G.W. 1994. Interactive effects of cannibalism, recruitment and predation on rainbow smelt in Lake Champlain: a modelling synthesis. *J. Great Lakes Res.* 20: 289-298.
- Heist B.G. & Swenson W.A. 1983. Distribution and abundance of rainbow smelt in western Lake Superior as determined from acoustic sampling. *J. Great Lakes Res.* 9: 343-353.
- Henderson B.A. & Nepszy S.J. 1989. Factors affecting recruitment and mortality rates of rainbow smelt (*Osmerus mordax*) in Lake Erie, 1963-85. *J. Great Lakes Res.* 15: 357-366.
- Hilborn R. & Walters C.J. 1992. *Quantitative fisheries stock assessment. Choice, dynamics & uncertainty.* Chapman & Hall, New York, 570 s.
- Hinkkanen K. 1941. Kuoreesta ja sen pyynnistä. *Suomen Kalastuslehti* 48: 62-63.
- Hirvonen A. & Salonen S. 1995. Ravintoketjukurmuksen alkutaival Köyliönjärvellä. *Vesitalous* 36: 11-14.
- Hoff M.H. 2004. Biotic and abiotic factors related to rainbow smelt recruitment in the Wisconsin waters of Lake Superior, 1978-1997. *J. Great Lakes Res.* 30 (Suppl. 1): 414-422.
- Horppila J. 1997. Diurnal changes in the vertical distribution of cladocerans in a biomanipulated lake. *Hydrobiologia* 345: 215-220.
- Horppila J. & Kairesalo T. 1992. Impacts of bleak (*Alburnus alburnus*) and roach (*Rutilus rutilus*) on water quality, sedimentation and internal nutrient loading. *Hydrobiologia* 243/244: 323-331.
- Horppila J., Liljendahl-Nurminen A. & Malinen T. 2004. Effects of clay turbidity and light on the predator-prey interaction between smelts and chaoborids. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 61: 1862-1870.
- Horppila J., Liljendahl-Nurminen A., Malinen T., Salonen M., Tuomaala A., Uusitalo L. & Vinni M. 2003. *Mysis relicta* in a eutrophic lake: Consequences of obligatory habitat shifts. *Limnol. Oceanogr.* 48: 1214-1222.
- Horppila J., Malinen T., Nurminen L., Tallberg P & Vinni M. 2000a. A metalimnetic oxygen minimum indirectly contributing to the low biomass of cladocerans in Lake Hiidenvesi – a diurnal study on the refuge effect. *Hydrobiologia* 436: 81-90.
- Horppila J., Nyberg K., Peltonen H. & Turunen T. 1996. Effects of five years of intensive trawling on a previously unexploited smelt stock. *J. Fish Biol.* 49: 329-340.
- Horppila J., Ruuhijärvi J., Rask M., Karppinen C., Nyberg K. & Olin M. 2000b. Seasonal changes in the diets and relative abundances of perch and roach in the littoral and pelagic zones of a large lake. *J. Fish Biol.* 56: 51-72.
- Hrabik T.R. & Magnuson J. 1999. Simulated dispersal of exotic rainbow smelt (*Osmerus mordax*) in a northern Wisconsin lake district and implications for management. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 56 (Suppl. 1): 35-42.
- Hrabik T.R., Magnuson J.J. & McLain A.S. 1998. Predicting the effects of rainbow smelt on native fishes in small lakes: evidence from long-term research on two lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 55: 1364-1371.
- Hudd R. 1985. Assessment of the smelt (*Osmerus eperlanus* (L.)) stock in the Northern Quark, Gulf of Bothnia. *Finnish Fish. Res.* 5: 55-68.
- Hyvärinen H. & Mustonen S. 1988. Kuoreen kutunousu Pielisjokeen vuosina 1974-1985. *Suomen Kalastuslehti* 95: 309-312.
- Hyvärinen P. & Huusko A. 2006. Diet of brown trout in relation to variation in abundance and size of pelagic fish prey. *J. Fish Biol.* 68: 87-98.

- Ikonen O. 2004. *Kalastus elinkeinoksi Lappajärvessä – hanke (KOR). Loppuraportti 28.02.2001-31.12.2004*. Alajärven, Lappajärven ja Vimpelin kalastusalue, 13 s.
- Ikonen O. & Heikkilä P. 2000. Tehopyyntiprojekti tuotti tulosta Lappajärvellä ja Alajärvellä. *Suomen Kalastuslehti* 107: 20-21.
- Ivanova M.N. 1980. On the Life Span of the Smelt, *Osmerus eperlanus*, of Lake Belye. *J. Ichthyol.* 20 (3): 91-98.
- Ivanova M.N. 1982. The influence of Environmental Conditions on the Population Dynamics of Smelt, *Osmerus eperlanus* (Osmeridae). *J. Ichthyol.* 22 (6): 45-51.
- Ivanova M.N. 1988. On the Duration of the Life Span of Smelt, *Osmerus eperlanus*. *J. Ichthyol.* 28 (3): 115-118.
- Ivanova M.N. & Polovkova S.N. 1974. On changes in the nature of feeding and size-age composition of the Lake Belye smelt population. *Inf. byul.* No. 12, Moscow, Nauka Press: 51-54, ref. Ivanova (1982).
- Ivanova M.N. & Volodin V.M. 1981. Variability in Rate of Sexual Maturation in Freshwater Populations of the Smelt, *Osmerus eperlanus*. *J. Ichthyol.* 21 (3): 28-37.
- Jachner A. 1989. Growth of fry of three fish species from pelagial of mezotrophic lake. *Polsk. Arch. Hydrobiol.* 36: 359-371.
- Jachner A. 1991. Food and habitat partitioning among juveniles of three fish species in the pelagial of a mesotrophic lake. *Hydrobiologia* 226: 81-89.
- Jeppesen E., Pekcan-Hekim Z., Lauridsen T.L., Søndergaard M. & Jensen J.P. 2006. Habitat distribution of fish in late summer: changes along a nutrient gradient in Danish lakes. *Ecol. Freshw. Fish* 15: 180-190.
- Johnson T.B., Brown W.P., Corry T.D., Hoff M.H., Scharold J.V. & Trebitz A.S. 2004. Lake Herring (*Coregonus artedii*) and Rainbow Smelt (*Osmerus mordax*) Diets in Western lake Superior. *J. Great Lakes Res.* 30 (Suppl. 1): 407-413.
- Jones R. 1981. *The use of length composition data in fish stock assessments (with notes on VPA and cohort analysis)*. FAO Fisheries Circulars C734, 60 s.
- Jurvelius J. 1991. Distribution and density of pelagic fish stocks, especially vendace (*Coregonus albula* (L.)), monitored by hydroacoustics in shallow and deep southern boreal lakes. *Finnish Fish. Res.* 12: 45-63.
- Jurvelius J., Auvinen H., Kolari I. & Marjomäki T.J. 2005. Density and biomass of smelt (*Osmerus eperlanus*) in five Finnish lakes. *Fish. Res.* 73: 353-361.
- Jurvelius J., Lilja J., Hirvonen E., Riikonen R. & Marjomäki T.J. 2000. Under ice density and mobility of fish in winter-seining area of two Finnish lakes as revealed by echo-survey. *Aquat. Living Resour.* 13: 403-408.
- Jurvelius J. & Marjomäki T.J. 2004. Vertical distribution and swimming speed of pelagic fishes in winter and summer monitored *in situ* by acoustic target tracking. *Boreal Env. Res.* 9: 277-284.
- Jurvelius J. & Sammalkorpi I. 1995. Hydroacoustic monitoring of the distribution, density and the mass removal of pelagic fish in a eutrophicated lake. *Hydrobiologia* 316: 33-41.
- Jämsä A., Bagge P. & Valkeajärvi P. 1993. Taimenen ravinto, kunto ja kasvu Konnevedessä ja Päijänteessä. *Suomen Kalatalous* 59: 125-137.
- Kangur A., Kangur P., Kangur K. & Möls T. 2007b. The role of temperature in the population dynamics of smelt *Osmerus eperlanus eperlanus* m. *spirinchus* Pallas in Lake Peipsi (Estonia/Russia). *Hydrobiologia* 584: 433-441.

- Kangur P., Kangur A. & Kangur K. 2007a. Dietary importance of various prey fishes for pikeperch *Sander lucioperca* (L.) in large shallow lake Võrtsjärv (Estonia). *Proc. Estonian Acad. Sci. Biol. Ecol.* 56: 154-167.
- Karjalainen J., Turunen T., Helminen H., Sarvala J. & Huuskonen H. 1997. Food selection and consumption of 0+ smelt (*Osmerus eperlanus* (L.)) and vendace (*Coregonus albula* (L.)) in pelagial zone of Finnish lakes. *Arch. Hydrobiol. Spec. Issues Advanc. Limnol.* 49: 37-49.
- Karma H. 1959. *Lappajärven luonnontutkimusta, 2. osa, Lappajärven muikku ja kuore*. Vaasa, 31 s.
- Keskinen T. & Marjomäki T.J. 2004. Diet and prey size spectrum of pikeperch in lakes in central Finland. *J. Fish. Biol.* 65: 1147-1153.
- Ketchen K.S. 1950. Stratified sub-sampling for determining age-distributions. *Trans. Am. Fish. Soc.* 79: 205-212.
- Keto J. & Sammalkorpi I. 1988. A Fading recovery: A conceptual model for Lake Vesijärvi management and research. *Aqua Fennica* 18: 193-204.
- Kirjasniemi M. & Valtonen T. 1997. Winter mortality of young-of-the-year pikeperch (*Stizostedion lucioperca*). *Ecol. Freshw. Fish* 6: 155-160.
- Kitchell J.F., Cox S.P., Harvey C.J., Johnson T.B., Mason D.M., Schoen K.K., Aydin K., Bronte C., Ebener M., Hansen M., Hoff M., Schram S., Schreiner D. & Walters C.J. 2000. Sustainability of the Lake Superior Fish Community: Interactions in a Food Web Context. *Ecosystems* 3: 545-560.
- Kivisalo V. 1980. *Lappajärven kalastosta sekä muutoksia aiheuttavista tekijöistä*. Pro gradu - tutkielma. Oulun yliopiston eläintieteen laitos, 44 s + liitteet.
- Kjellman J., Lappalainen J. & Urho L. 2001. Influence of temperature on size and abundance dynamics of age-0 perch and pikeperch. *Fish. Res.* 53: 47-56.
- Kokkonieniemi M. & Teppo A. 2003. *Lappajärven vapaa-ajankalastus vuonna 2001*. Länsi-Suomen ympäristökeskus, moniste, 5 s.
- Korhonen P.K. & Hyvärinen P. 2004. *Pienet kuhat petokalojen saalistuksen kohteena Oulujärvellä*. Kala- ja riistaraportteja nro 335, RKTL, 13 s.
- Kriksunov E.A. & Shatunovskiy M.I. 1979. Some Questions of Population Structure Variability in the Smelt, *Osmerus eperlanus*. *J. Ichthyol.* 19: 48-55.
- Krueger D.M. & Hrabik T.R. 2005. Food web alterations that promote native species: the recovery of cisco (*Coregonus artedii*) populations through management of native piscivores. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 62: 2177-2188.
- Lammens E.H.R.R., Frank-Landman A., McGillavry P.J. & Vlink B. 1992. The role of predation and competition in determining the distribution of common bream, roach and white bream in Dutch eutrophic lakes. *Env. Biol. Fishes* 33: 195-205.
- Lammens E.H.R.R., Geursen J. & MacGillavry P.J. 1987. Diet shifts, feeding efficiency and coexistence of bream *Abramis brama*, roach *Rutilus rutilus* and white bream *Blicca bjoerkna* in eutrophicated lakes. *Proc. V Congr. Europ. Ichthyol. Stockholm* 1985: 153-162.
- Lammens E.H.R.R., Gulati R., Meijer M.-L. & van Donk E. 1990a. The first biomanipulation conference: a synthesis. *Hydrobiologia* 200/201: 619-627.
- Lammens E.H.R.R., de Nie H.W., Vijverberg J. & van Densen W.L.T. 1985. Resource partitioning and niche shifts of bream (*Abramis brama*) and eel (*Anguilla anguilla*) mediated by predation of smelt (*Osmerus eperlanus*) on *Daphnia hyalina*. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 42: 1342-1351.

- Lammens E.H.R.R., van Densen W.L.T. & Knijn R. 1990b. The fish community structure in Tjeukemeer in relation to fishery and habitat utilization. *J. Fish. Biol.* 36: 933-945.
- Lane P.A. 1978. Role of invertebrate predation in structuring zooplankton communities. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 20: 480-485.
- Lantry B.F. & Stewart D.J. 1993. Ecological Energetics of Rainbow Smelt in the Laurentian Great Lakes: An Interlake Comparison. *Trans. Am. Fish. Soc.* 122: 951-976.
- Lantry B.F. & Stewart D.J. 2000. Population dynamics of rainbow smelt (*Osmerus mordax*) in Lakes Ontario and Erie: a modeling analysis of cannibalism effects. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 57: 1594-1606.
- Lappalainen J., Malinen T., Rahikainen M., Vinni M., Nyberg K., Ruuhijärvi J. & Salminen M. 2005. Temperature dependent growth and yield of pikeperch, *Sander lucioperca*, in Finnish lakes. *Fish. Manag. Ecol.* 12: 27-35.
- Lappalainen J., Olin M. & Vinni M. 2006. Pikeperch cannibalism: effects of abundance, size and condition. *Ann. Zool. Fennici* 43: 35-44.
- Laprise R. & Dodson J.J. 1989. Ontogeny and importance of tidal vertical migrations in the retention of larval smelt *Osmerus mordax* in a well-mixed estuary. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 55: 101-111.
- Lecomte F. & Dodson J.J. 2004. Role of early life-history constraints and resource polymorphism in the segregation of sympatric populations of an estuarine fish. *Evol. Ecol. Res.* 6: 631-658.
- Lecomte F. & Dodson J.J. 2005. Distinguishing trophic and habitat partitioning among sympatric populations of the estuarine fish *Osmerus mordax* Mitchell. *J. Fish. Biol.* 66: 1601-1623.
- Lillelund K. 1961. Untersuchungen über die Biologie und Populationsdynamik des Stintes *Osmerus eperlanus* (Linnaeus, 1758) der Elbe. *Arch. FischWiss.* 12 (1): 1-128.
- Lischka S.A. & Magnuson J.J. 2006. Timing and site selection of spawning in a landlocked population of rainbow smelt in Wisconsin. *Env. Biol. Fish.* 76: 413-418.
- Loftus D.H. & Hulsman P.F. 1986. Predation on larval lake whitefish (*Coregonus clupeaformis*) and lake herring (*C. artedii*) by adult rainbow smelt (*Osmerus mordax*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 43: 812-818.
- Lyle A.A. & Maitland P.S. 1997. The spawning migration and conservation of smelt *Osmerus eperlanus* in the River Cree, southwest Scotland. *Biol. Cons.* 80: 303-311.
- Maitland P.S. 2003. The status of smelt *Osmerus eperlanus* in England. *English Nature Research Reports* 516: 1-82.
- Malinen T. & Tuomaala A. 2005. Comparison of day and night surveys in hydroacoustic assessment of smelt (*Osmerus eperlanus*) density in Lake Hiidenvesi. *Arch. Hydrobiol. Spec. Issues Advanc. Limnol.* 59: 161-172.
- Malinen T., Tuomaala A. & Peltonen H. 2005. Vertical and horizontal distributions of smelt (*Osmerus eperlanus*) and implications of distribution patterns for stock assessment. *Arch. Hydrobiol. Spec. Issues Advanc. Limnol.* 59: 141-159.
- Malinen T., Tuomaala A. & Zeynep P.-H. 2004. Tuusulanjärven ulappa-alueen kalatiheys ja -biomassa vuosina 2000-2003 kaikuluotauksella ja koetroolauksella arvioituna. Teoksessa: Olin M. & Ruuhijärvi J. (toim.), *Tuusulanjärven ja Rusutjärven ravintoketjukurunostuksen kalatutkimuksia vuosina 2000-2003*, Kala- ja riistaraportteja nro 324, RKTL, 23-34.
- Malve O., Huttula T., Lehtinen K. & Krogerus K. 1992. Ähtävänjoen vesistön rehevyytasoon vaikuttavat tekijät. Vesi- ja ympäristöhallituksen monistesarja 419: 1-84.

- Margoński P. 2000. Impact of hydrological and meteorological conditions on the spatial distribution of larval and juvenile smelt (*Osmerus eperlanus*) in the Vistula Lagoon (Southern Baltic Sea). *Bulletin of the Sea Fisheries Institute* 3 (151): 119-133.
- Markkola J.-M. & Huitu H. 2003. Paikkatietojärjestelmä vesiensuojelussa: Lappajärvi Life-hankkeen paikkatietojärjestelmä ja paikkatietopohjainen selvitys ulkoisesta kuormituksesta. Länsi-Suomen ympäristökeskus, Vaasa, Alueelliset ympäristöjulkaisut 309, 52 s.
- Marttinen K.M.J. 1983. Tutkimus Kynsiveden syvänteiden kalastosta touko-lokakuussa 1980. Jyväskylän yliopiston biologian laitoksen tiedonantoja 35: 1-50.
- Mazumder A. 1994. Phosphorus-chlorophyll relationships under contrasting herbivory and thermal stratification: predictions and patterns. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 51: 390-400.
- McKenzie R.A. 1964. Smelt life history and fishery in the Miramichi River, New Brunswick. *Fish. Res. Board Can. Bull.* 144: 1-77.
- Mehner T., Schultz H., Bauer D., Herbst R., Voigt H. & Benndorf J. 1996. Intraguild predation and cannibalism in age-0 perch (*Perca fluviatilis*) and age-0 zander (*Stizostedion lucioperca*): Interactions with zooplankton succession, prey availability and temperature. *Ann. Zool. Fennici* 33: 353-361.
- Mel'nikova E.L. & Gorodilov Yu.N. 2006. The Peculiarities of Larval Development of the European Smelt *Osmerus eperlanus eperlanus* (L.). *Russ. J. Mar. Biol.* 32: 241-244.
- Mercado-Silva N., Olden J.D., Maxted J.T., Hrabik T.R. & Vander Zanden M.J. 2006. Forecasting the Spread of Invasive Rainbow Smelt in the Laurentian Great Lakes Region of North America. *Conserv. Biol.* 20: 1740-1749.
- Mertz G. & Myers R.A. 1997. Influence of errors in natural mortality estimates in cohort analysis. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 54: 1608-1612.
- Mingelbier M., Lecomte F. & Dodson J.J. 2001. Climate change and abundance cycles of two sympatric populations of smelt (*Osmerus mordax*) in the middle estuary of the St. Lawrence River, Canada. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 58: 2048-2058.
- Moeller H. & Scholz U. 1991. Avoidance of oxygen-poor zones by fish in the Elbe River. *J. Appl. Ichthyol.* 7: 176-182.
- Mooij W.M. 1996. Variation in abundance and survival of fish larvae in shallow eutrophic lake Tjeukemeer. *Env. Biol. Fishes* 46: 265-279.
- Mous P.J., van Densen W.L.T. & Machiels M.A.M. 2002. The effect of smaller mesh sizes on catching larger fish with trawls. *Fish. Res.* 54: 171-179.
- Mous P.J., van Densen W.L.T. & Machiels M.A.M. 2004. Vertical distribution patterns of zooplanktivorous fish in a shallow, eutrophic lake, mediated by water transparency. *Ecol. Freshw. Fish* 13: 61-69.
- Mooij W.M. & van Nes E.H. 1998. Statistical analysis of the somatic growth rate of 0+ fish in relation to temperature under natural conditions. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 55: 451-458.
- Murawski S.A., Clayton G.R., Reed R.J. & Cole C.F. 1980. Movements of spawning rainbow smelt, *Osmerus mordax*, in a Massachusetts estuary. *Estuaries* 3: 308-314.
- Naesje T.F., Jonsson B., Klyve L. & Sandlund O.T. 1987. Food and growth of age-0 smelts, *Osmerus eperlanus*, in a Norwegian fjord lake. *J. Fish. Biol.* 30: 119-126.
- Nellbring S. 1989. The Ecology of Smelts (Genus *Osmerus*): A Literature Review. *Nordic J. Freshw. Res.* 65: 116-145.
- Nilsson N.-A. 1979. Food and habitat of the fish community of the offshore region of Lake Vänern, Sweden. *Inst. Freshw. Res. Drottningholm, Report* 58: 126-139.

- Northcote T.G. & Hammar J. 2006. Feeding ecology of *Coregonus albula* and *Osmerus eperlanus* in the limnetic waters of Lake Mälaren, Sweden. *Boreal Env. Res.* 11: 229-246.
- Northcote T.G. & Rundberg H. 1970. Spatial distribution of pelagic fishes in Lambarfjärden (Mälaren, Sweden) with particular reference to interaction between *Coregonus albula* and *Osmerus eperlanus*. *Inst. Freshw. Res. Drottningholm, Report* 50: 133-167.
- Nyberg P., Bergstrand E., Degerman E. & Enderlein O. 2001. Recruitment of Pelagic Fish in an Unstable Climate: Studies in Sweden's Four Largest Lakes. *Ambio* 30: 559-564.
- Ouellet P. & Dodson 1985b. Dispersal and retention of anadromous rainbow smelt (*Osmerus mordax*) larvae in the middle estuary of the St-Lawrence River. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 42: 332-341.
- Ouellet P. & Dodson 1985a. Tidal exchange of anadromous rainbow smelt (*Osmerus mordax*) larvae between a shallow spawning tributary and the St. Lawrence estuary. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 42: 1352-1358.
- Oyadomari J.K. & Auer N.A. 2004. Inshore-offshore Distribution of Larval Fishes in Lake Superior off the Western Coast of the Keweenaw Peninsula, Michigan. *J. Great Lakes Res.* 30 (Suppl. 1): 369-384.
- Paloheimo J.E. 1961. Studies on estimation of mortalities. 1. Comparison of method described by Beverton and Holt and a new linear formula. *J. Fish. Res. Bd Can.* 18: 645-662.
- Palomäki A. 2001. *Sisäinen kuormitus Lappajärven fosforitaseessa*. Länsi-Suomen ympäristökeskus, Vaasa, Alueelliset ympäristöjulkaisut 213, 20 s. + liitteet.
- Parker Stetter S.L., Rudstam L.G., Stritzel Thomson J.L. & Parrish D.L. 2006. Hydroacoustic separation of rainbow smelt (*Osmerus mordax*) age groups in Lake Champlain. *Fish. Res.* 82: 176-185.
- Pekcan-Hekim Z., Rahkonen R. & Horppila J. 2005. Occurrence of the parasite *Glugea hertwigi* in young-of-the-year smelt in Lake Tuusulanjärvi. *J. Fish Biol.* 66: 583-588.
- Peltonen H. & Horppila J. 1992. The effects of mass removal on the roach *Rutilus rutilus* (L.) stock of Lake Vesijärvi estimated with VPA within one season. *J. Fish Biol.* 40: 293-301.
- Peltonen H., Rita H. & Ruuhijärvi J. 1996. Diet and prey selection of pikeperch (*Stizostedion lucioperca* (L.)) in Lake Vesijärvi analysed with a logit-model. *Ann. Zool. Fennici* 33: 481-487.
- Peltonen H., Ruuhijärvi J., Malinen T. & Horppila J. 1999. Estimation of roach (*Rutilus rutilus* (L.)) and smelt (*Osmerus eperlanus* (L.)) stocks with virtual population analysis, hydroacoustics and gillnet CPUE. *Fish. Res.* 44: 25-36.
- Pettersson F. 1991. Relativ abundans, tillväxt, födoval och parasiter hos nors (*Osmerus eperlanus* (L.)) i Hjälmaren, Mälaren, Storsjön, Vänern och Vättern. *Information från Sötvattenslaboratoriet, Drottningholm* 4: 1-22.
- Piersma T., Lindeboom R. & van Eerden M.R. 1988. Foraging rhythm of great crested grebes *Podiceps cristatus* adjusted to diel variations in the vertical distribution of their prey *Osmerus eperlanus* in a shallow eutrophic lake in The Netherlands. *Oecologia* 76: 481-486.
- Podushko Yu.N. 1970. The Connection between the Biological Characteristics and the Population Dynamics of the Smelt [*Osmerus eperlanus dentex* (Steindachner)] Spawning in the Amur. *J. Ichthyol.* 10 (5): 602-609.
- Pope J.G. 1972. An investigation of the accuracy of virtual population analysis using cohort analysis. *ICNAF Research Bulletin* 9: 65-74.
- Pope J.G. & Shepherd J.G. 1985. A comparison of the performance of various methods for tuning VPAs using effort data. *J. Cons. Int. Explor. Mer* 42: 129-151.

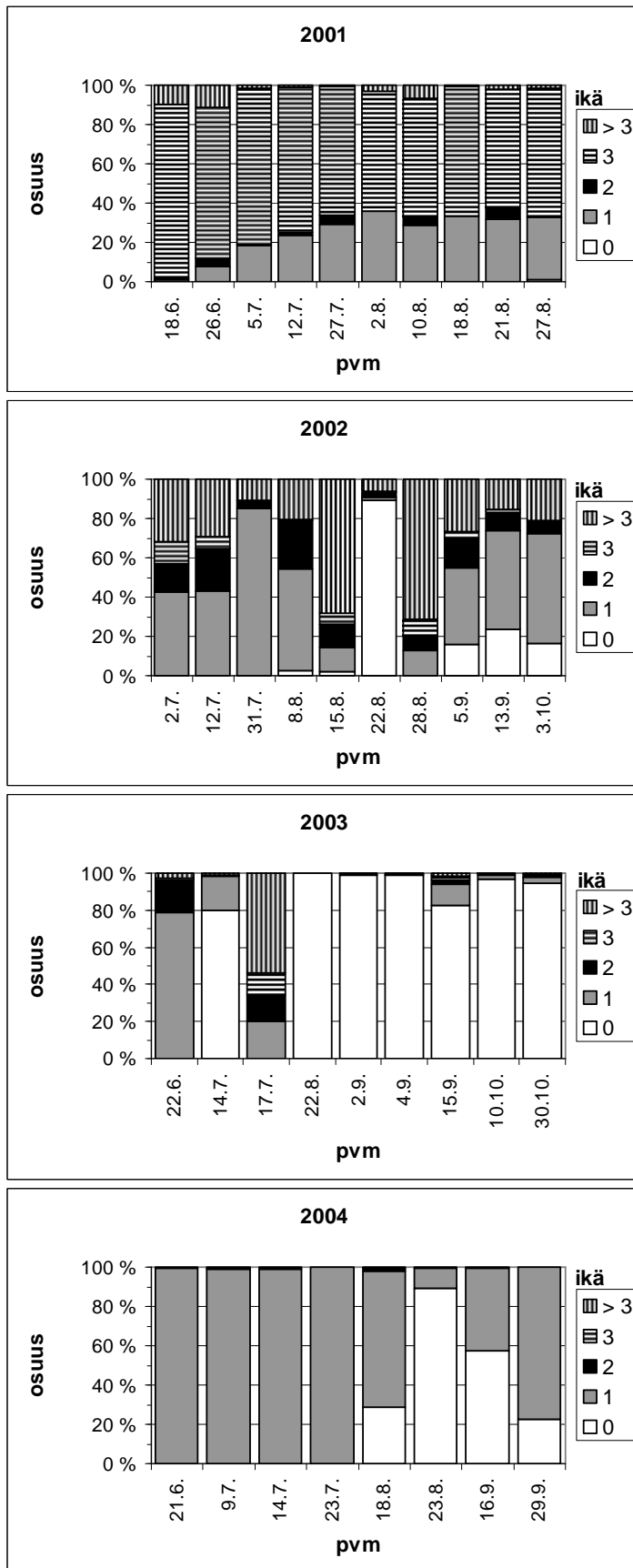
- Poutanen J. 1997. Kuoresäilyke arvioitiin maukkaimmaksi tuotteeksi Suomen Kalastuslehden maistiaisissa. *Suomen Kalastuslehti* 104: 43.
- Quigley D.T.G., Igoe F. & O'Connor W. 2004. The european smelt *Osmerus eperlanus* L. in Ireland: General biology, ecology, distribution and status with conservation recommendations. *Biology and Environment: Proc. R. Ir. Acad.* 104B (3): 57-66.
- Raitaniemi J. 1996. Kuore, kuha, muikku, siika – Lappajärven tärkein saaliskala on vaihdellut. *Suomen Kalastuslehti* 103: 28-31.
- Raitaniemi J., Heikinheimo O. & Miinalainen M. 1995. Siika- ja järvitaimenistutusten tuloksellisuus ja ehdotus velvoitehoidon kehittämiseksi Lappajärvässä ja Evijärvessä, Velvoiteistutusten vaikutusten tarkkailun loppuraportti. RKTL, Kala- ja riistaraportteja 39: 1-74 + liitteet.
- Reif C.B. & Tappa D.W. 1966. Selective predation: smelt and cladocerans in Harvey Lake. *Limnol. Oceanogr.* 11: 437-438.
- Ricker W.E. 1954. Stock and recruitment. *J. Fish. Res. Board Can.* 11: 559-623.
- Ricker W.E. 1958. Handbook for computations for biological statistics of fish populations. *Bull. Fish. Res. Board Can.* 119: 1-300.
- Ricker W.E. 1975. Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. *Fish. Res. Bd. Can. Bull. No.* 191: 1-382.
- Rogala J. 1992. Feeding of smelt (*Osmerus eperlanus* L.) in seven Mazurian lakes. *Polsk. Arch. Hydrobiol.* 39: 133-141.
- Rothschild B.J. 1961. Production and survival of eggs of the American Smelt, *Osmerus mordax* (Mitchill), in Maine. *Trans. Am. Fish. Soc.* 90: 42-48.
- Rudstam L.G., Parker S.L., Einhouse D.W., Witzel L.D., Warner D.M., Stritzel J.L., Parrish D.L. & Sullivan P.J. 2003. Application of *in situ* target-strength estimations in lakes: examples from rainbow-smelt surveys in Lakes Erie and Champlain. *ICES J. Mar. Sci.* 60: 500-507.
- Ruuhijärvi J., Salminen M. & Nurmio T. 1996. Releases of pikeperch (*Stizostedion lucioperca* (L.)) fingerlings in lakes with no established pikeperch stock. *Ann. Zool. Fennici* 33: 553-567.
- Saint-Laurent R., Legault M. & Bernatchez L. 2003. Divergent selection maintains adaptive differentiation despite high gene flow between sympatric rainbow smelt ecotypes (*Osmerus mordax* Mitchill). *Molec. Ecol.* 12: 315-330.
- Salo H. 2003. *Lappajärven kalasto – kaikuluotaustutkimus 2002*. Jyväskylän yliopisto, Ympäristöntutkimuskeskus, Tutkimusraportti 96/2003, 7 s. + liitteet.
- Salo H. 2004. *Lappajärven kalasto – kaikuluotaustutkimus 2003*. Jyväskylän yliopisto, Ympäristöntutkimuskeskus, Tutkimusraportti 91/2004, 7 s. + liitteet.
- Sammalkorpi I. & Horppila J. 2005. Ravintoketjukurinostus. Teoksessa: Ulvi T. & Lakso E. (toim.), *Järvien kunnostus*, Ympäristöopas 114, Edita, Suomen ympäristökeskus, s. 169-189.
- Sammalkorpi I. & Turunen T. 1995. Kuore on huonosti tunnettu ja vajaasti hyödynnetty luonnonvara. *Suomen Kalastuslehti* 102: 16-18.
- Sampson D.B. 1988. The stability of Virtual Population Analysis cohort size estimates. *J. Cons. int. Explor. Mer* 44: 135-142.
- Sandlund O.T., Naesje T.F. & Jonsson B. 1992. Ontogenetic changes in habitat use by whitefish, *Coregonus lavaretus*. *Env. Biol. Fishes* 33: 341-349.
- Sandlund O.T., Naesje T.F. & Kjellberg G. 1987. The size selection of *Bosmina longispina* and *Daphnia galeata* by co-occurring cisco (*Coregonus albula*), whitefish (*C. lavaretus*) and smelt (*Osmerus eperlanus*). *Arch. Hydrobiol.* 110: 357-363.

- Sandström A. & Karås P. 2002. Effects of eutrophication on young-of-the-year freshwater fish communities in coastal areas of the Baltic. *Env. Biol. Fishes* 63: 89-101.
- Sarvala J., Helminen H. & Auvinen H. 1999. Portrait of flourishing freshwater fishery: Pyhäjärvi, a lake in SW-Finland. *Boreal Env. Res.* 3: 329-345.
- Sarvala J., Helminen H. & Hirvonen A. 1994. The effect of intensive fishing on fish populations in Lake Pyhäjärvi, south-west Finland. Teoksessa: Cowx I.G. (toim.), *Rehabilitation of freshwater fisheries*, Fishing News Books, Oxford, 77-89.
- Sarvala J., Helminen H. & Karjalainen J. 2000. Restoration of Finnish lakes using fish removal: changes in the chlorophyll-phosphorus relationship indicate multiple controlling mechanisms. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 27: 1473-1479.
- Sarvala J., Helminen H. & Kirkkala T. 1997. Pyhäjärven veden laatu ja sitä säätelevät tekijät. *Vesitalous* 38: 15-20.
- Savola E.-M. & Rautio L.M. 2003. *Vesiensuojelua yhteistyöllä! Lappajärvi Life –projektin loppuraportti*. Länsi-Suomen ympäristökeskus, Alueelliset ympäristöjulkaisut 300: 1-93.
- Sepúlveda A. 1994. Daily growth increments in the otoliths of European smelt *Osmerus eperlanus* larvae. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 108: 33-42.
- Sharov A.F. & Kriksunov E.A. 1991. A simulation model of two interacting exploited fish populations through competition in the early phases of life. *ICES mar. Sci. Symp.* 193: 113-116.
- Sims S.E. 1984. An analysis of the effect of errors in the natural mortality rate on stock-size estimates using Virtual Population Analysis (Cohort Analysis). *J. Cons. int. Explor. Mer* 41: 149-153.
- Sterligova O.P. 1979. The Biology of the Smelt, *Osmerus eperlanus*, of Syamozero. *J. Ichthyol.* 19 (5): 20-26.
- Sterligova O.P., Kaukoranta M. & Bushman L.G. 1995. Biologiya ryabushki *Coregonus albula* i koryushki *Osmerus eperlanus* ozera Ouluyarvi (Finlyandiya). *Voprosy Ikhtiologii* 35 (6): 827-830.
- Sterligova O.P., Keto J. & Kaukoranta M. 1992. Biologiya koryushki *Osmerus eperlanus* ozera Vesiyarvi (Finlyandiya). *Voprosy Ikhtiologii* 32 (3): 166-168.
- Strelnikova A.P. & Ivanova M.N. 1983. Feeding of Smelt, *Osmerus eperlanus* (Osmeridae), in Early Ontogenesis in the Rybinsk Reservoir. *J. Ichthyol.* 22 (3): 48-54.
- Sutela T. & Hyvärinen P. 2002. Diet and growth of stocked and wild 0+ pikeperch, *Stizostedion lucioperca* (L.). *Fish. Manag. Ecol.* 9: 57-63.
- Sutter F.C. 1980. *Reproductive biology of anadromous rainbow smelt, Osmerus mordax, in the Ipswich Bay Area, Massachusetts*. M.S. Thesis. University of Massachusetts, Amherst, ref. Buckley, J.L. (1989).
- Suuronen P., Turunen T., Kiviniemi M. & Karjalainen J. 1995. Survival rate of young vendace (*Coregonus albula* L.) escaping from a trawl codend. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 52: 2527-2533.
- Svärdson G. 1976. Interspecific population dominance in fish communities of Scandinavian lakes. *Inst. Freshw. Res. Drottningholm, Report No* 55: 144-171.
- Svärdson G., Filipsson O., Fürst M., Hanson M. & Nilsson N.-A. 1988. Glacialrelikernas betydelse för Vätterns fiskar. *Information från Sötvattenslaboratoriet, Drottningholm* 15: 1-61.

- Swanson H.K., Johnston T.A., Leggett W.C., Bodaly R.A., Doucett R.R. & Cunjak R.A. 2003. Trophic Positions and Mercury Bioaccumulation in Rainbow Smelt (*Osmerus mordax*) and Native Forage Fishes in Northwestern Ontario Lakes. *Ecosystems* 6: 289-299.
- Taylor E.B. & Bentzen 1993. Molecular genetic evidence for reproductive isolation between sympatric populations of smelt *Osmerus* in Lake Utopia, south-western New Brunswick, Canada. *Molecular Ecol.* 2: 345-357.
- Teppo A. 2003. Rehevöitynyt järvi. Teoksessa: Rautio L.M. (toim.), *Lappajärvi, Yhteistyöllä vesistöt kuntoon!*, Lappajärvi Life, Länsi-Suomen ympäristökeskus, 38-43.
- Teppo A., Storberg K.-E. & Savola E.-M. 2003a. Etelä-Pohjanmaan helmi. Teoksessa: Rautio L.M. (toim.), *Lappajärvi, Yhteistyöllä vesistöt kuntoon!*, Lappajärvi Life, Länsi-Suomen ympäristökeskus, 10-17.
- Teppo A., Tuhkanen J. & Aaltonen E.-K. 2003b. *Vapaa-ajan kalastus Alajärven, Evijärven ja Lappajärven alueella vuonna 2002*. Länsi-Suomen ympäristökeskuksen moniste 101/2003, Vaasa, 27 s + liitteet.
- Teppo A., Tuhkanen J., Sivil M., Huovinen T. & Palomäki A. 2007. *Biomanipulaation vaikutukset Lappajärvessä – Kalastus elinkeinoksi Lappajärvellä –hankkeen seuranta vuosina 2001-2004*. Länsi-Suomen ympäristökeskus, julkaisematon käsikirjoitus.
- Thiel R., Sepulveda A., Kafemann R. & Nellen W. 1995. Environmental factors as forces structuring the fish community of the Elbe estuary. *J. Fish Biol.* 46: 47-69.
- Timola O. 1978. Seasonal development in gonad weight, maturity and fecundity of the smelt, *Osmerus eperlanus eperlanus* (L.), in the northeastern Bothnian Bay. *Aquilo Ser. Zool.* 18: 49-53.
- Timola O. 1980. The diet of the smelt, *Osmerus eperlanus eperlanus* (L.), in the northeastern Bothnian Bay. *Bothnian Bay Reports* 2: 9-16.
- Tolonen A., Lappalainen J. & Pulliainen E. 2003. Seasonal growth and year class strength variations of perch near the northern limits of its distribution range. *J. Fish Biol.* 63: 176-186.
- Tuhkanen J., Huovinen T. & Teppo A. 2002. *Lappajärven kalasto ja kalastus 2000-luvun vaihteessa*. Länsi-Suomen ympäristökeskus, Vaasa, Alueelliset ympäristöjulkaisut 210: 1-92.
- Tuhkanen J. & Huovinen T. 2002. *Lappa- ja Evijärven säännöstelyyn liittyvä kalataloudellinen tarkkailu vuosina 1999-2000*. Länsi-Suomen ympäristökeskus, Vaasa, Alueelliset ympäristöjulkaisut 210: 3-48.
- Turunen T. & Karjalainen A. 1992. Virtakutuisen kuorekannan (*Osmerus eperlanus* L.) lisääntymisbiologia. Teoksessa: Viljanen M. & Ollikainen S. (toim.), *Saimaa-seminaari 1992, Tutkimus Saimaalla*, Joensuun yliopisto, Karjalan tutkimuslaitoksen julkaisuja 103, 315-325.
- Turunen T., Sammalkorpi I. & Suuronen P. 1997. Suitability of motorized under-ice seining in selective mass removal of coarse fish. *Fish. Res.* 31: 73-82.
- Tyler A.V. & Calluggi V.F. 1980. Dynamics of fished stocks. Teoksessa: Lackey R.T. & Nielsen L.A. (toim.), *Fisheries Management*, Oxford, Blackwell Scientific Publications, 111-147.
- Ulltang Ø. 1977. Sources of errors in and limitations of Virtual Population Analysis (Cohort Analysis). *ICES J. Mar. Sci.* 37: 249-260.
- Ulltang Ø. 1980. Factors affecting the reaction of pelagic fish stocks to exploitation and requiring a new approach to assessment and management. *Rapp. P.-V. Réun. Cons. Int. Explor. Mer* 177: 489-504.
- Urho L. 1994. Removal of fish by predators – theoretical aspects. Teoksessa: Cowx I.G. (toim.), *Rehabilitation of freshwater fisheries*, Fishing News Books, Oxford, s. 93-101.

- Valkeajärvi P., Marjomäki T.J., Helminen H. & Koivurinta M. 1997. *Istutettu taimen muikkukannan säätelijänä*. Kala- ja riistaraportteja 100: 1-18.
- Van Densen W.L.T. 1985. Piscivory and the development of bimodality in the size distribution of 0+ pikeperch (*Stizostedion lucioperca* L.). *J. Appl. Ichthyol.* 3: 119-131.
- Van Densen W.L.T. 1994. Predator enhancement in freshwater fish communities. Teoksessa: Cowx I.G. (toim.), *Rehabilitation of freshwater fisheries*, Fishing News Books, Oxford, 102-119.
- Van Densen W.L.T., Ligtvoet W. & Roozen R.W.M. 1996. Intra-cohort variation in the individual size of juvenile pikeperch, *Stizostedion lucioperca*, and perch, *Perca fluviatilis*, in relation to the size spectrum of their food items. *Ann. Zool. Fennici* 33: 495-506.
- Van Densen W.L.T. & Vijverberg J. 1982. The relation between 0+ fish density, zooplankton size and the vulnerability of pikeperch, *Stizostedion lucioperca*, to angling in the Frisian lakes. *Hydrobiologia* 95: 321-336.
- Van Eerden M.R., Piersma T. & Lindeboom R. 1993. Competitive food exploitation of smelt *Osmerus eperlanus* by great crested grebes *Podiceps cristatus* and perch *Perca fluviatilis* at Lake IJsselmeer, The Netherlands. *Oecologia* 93: 463-474.
- Vehanen T., Hyvärinen P. & Huusko A. 1998. Food consumption and prey orientation of piscivorous brown trout (*Salmo trutta*) and pikeperch (*Stizostedion lucioperca*) in a large regulated lake. *J. Appl. Ichthyol.* 14: 15-22.
- Vesala S. & Ruuhijärvi J. 2004. Tuusulanjärven kuhan ravinto- ja kasvututkimus 2002. Teoksessa: Olin M. & Ruuhijärvi J. (toim.), *Tuusulanjärven ja Rusutjärven ravintoketjukunnostuksen kalatutkimuksia vuosina 2000-2003*, Kala- ja riistaraportteja 324: 45-51.
- Vilhunen J. 1987. *Kuoreen lisääntymisbiologiasta sekä kuore- ja muikkukanta-arviot vuosina 1978-85 Etelä-Konnevedellä*. Pro gradu –tutkielma, Jyväskylän yliopisto, biologian laitos, Hydrobiologian ja limnologian osasto, 126 s.
- Vinni M., Lappalainen J., Malinen T. & Peltonen H. 2004. Seasonal bottlenecks in diet shifts and growth of smelt in a large eutrophic lake. *J. Fish. Biol.* 64: 567-579.
- Volodin V.M. & Ivanova M.N. 1987. Variation in Population Structure of Smelt, *Osmerus eperlanus* and Tyulka, *Clupeonella cultriventris caspia*, during Adaptation in the Reservoirs of the Volga Basin. *J. Ichthyol.* 27: 81-87.
- Vuorinen J., Karjalainen A. & Turunen T. 1991. *Genetic relations of European and American Atlantic smelt, genus Osmerus*. Posterin abstrakti symposiumissa: International Symposium on Biochemical Genetics and Taxonomy of Fish, Belfast.
- Vøllestad L.A., Skurdal J. & Qvenild T. 1986. Habitat use, growth, and feeding of pike (*Esox lucius* L.) in four Norwegian lakes. *Arch. Hydrobiol.* 108: 107-117.
- Walter G. & Hoagman W.J. 1975. A method for estimating year class strength from abundance data with application to the fishery of Green Bay, Lake Michigan. *Trans. Am. Fish. Soc.* 104: 245-255.
- Wetzel R.G. 1975. *Limnology*. W.B. Saunders Company, Philadelphia, London and Toronto, 743 s.
- Wright D.I. & Shapiro J. 1990. Refuge availability: a key to understanding the summer disappearance of *Daphnia*. *Freshw. Biol.* 24: 43-62.
- Žiliukienė V. 2002. Length dynamics in smelt (*Osmerus eperlanus* L.) larvae of the Curonian Lagoon in 1996-1999. *Ekologija (Vilnius)* 1: 35-39.

Liite 1. Kuoreiden ikäjakaumat (% kappaleista) troolisaalisnäytteissä Lappajärvellä vuosina 2001–2004.



Liite 3. Kuoreen eri ikäryhmien koko (tuhatta yksilöä) sekä populaation tiheys (kpl/ha ja kpl/ha >10 m syvää ulappaa) Lappajärvellä vuosina 2001–2004 kohorttianalyysin perusteella (M=1,0/a).

pvm	ikäryhmä						yhteensä	kpl/ha		
	0	1	2	3	4	5		6	kpl/ha	ulappaa
1.1.2001	-	18 044	6 066	44 574	1 490	504	9	70 687	4 860	23 345
1.2.2001	-	16 575	5 572	40 945	1 369	463	8	64 931	4 464	21 444
1.3.2001	-	15 351	5 161	37 921	1 268	429	8	60 137	4 135	19 860
1.4.2001	-	14 101	4 740	34 833	1 164	394	7	55 240	3 798	18 243
1.5.2001	-	12 988	4 366	32 085	1 073	363	6	50 881	3 498	16 804
1.6.2001	-	11 901	3 979	26 945	723	313	6	43 866	3 016	14 487
1.7.2001	22 784	10 923	3 642	24 240	592	285	5	62 472	4 295	20 631
1.8.2001	20 929	8 834	3 232	18 863	517	246	3	52 626	3 618	17 380
1.9.2001	19 219	6 046	2 772	13 305	262	181	0	41 786	2 873	13 800
1.10.2001	17 702	5 559	2 553	12 235	241	167	0	38 458	2 644	12 701
1.11.2001	16 261	5 106	2 346	11 238	221	153	0	35 325	2 429	11 666
1.12.2001	14 978	4 703	2 160	10 351	204	0	0	32 397	2 228	10 699
1.1.2002	-	13 758	4 320	1 985	9 508	187	0	29 759	2 046	9 828
1.2.2002	-	12 638	3 968	1 823	8 734	172	0	27 336	1 880	9 028
1.3.2002	-	11 705	3 675	1 688	8 089	159	0	25 317	1 741	8 361
1.4.2002	-	10 752	3 376	1 551	7 431	146	0	23 256	1 599	7 680
1.5.2002	-	9 676	3 032	1 370	6 676	132	0	20 885	1 436	6 897
1.6.2002	-	8 081	2 510	1 049	5 534	113	0	17 286	1 189	5 709
1.7.2002	10 648	7 148	2 212	890	4 878	101	0	25 877	1 779	8 546
1.8.2002	9 781	4 730	1 292	507	3 301	64	0	19 675	1 353	6 498
1.9.2002	7 657	4 108	1 028	370	2 200	32	0	15 394	1 058	5 084
1.10.2002	6 466	2 302	598	267	1 296	20	0	10 950	753	3 616
1.11.2002	5 648	1 144	433	245	822	0	0	8 293	570	2 739
1.12.2002	5 201	1 048	398	226	755	0	0	7 628	525	2 519
1.1.2003	-	4 778	963	366	208	694	0	7 007	482	2 314
1.2.2003	-	4 389	884	336	191	637	0	6 437	443	2 126
1.3.2003	-	4 064	819	311	177	590	0	5 961	410	1 969
1.4.2003	-	3 637	731	284	159	542	0	5 353	368	1 768
1.5.2003	-	3 350	673	262	147	499	0	4 931	339	1 628
1.6.2003	-	2 929	586	238	130	459	0	4 341	298	1 434
1.7.2003	69 624	2 465	488	215	112	422	0	73 327	5 042	24 216
1.8.2003	61 407	1 315	324	143	62	194	0	63 446	4 362	20 953
1.9.2003	48 957	1 176	289	124	53	150	0	50 749	3 489	16 760
1.10.2003	42 721	872	224	76	49	112	0	44 055	3 029	14 549
1.11.2003	31 592	593	133	51	45	82	0	32 496	2 234	10 732
1.12.2003	22 074	319	31	14	41	37	0	22 516	1 548	7 436
1.1.2004	-	19 240	259	15	8	38	28	19 589	1 347	6 469
1.2.2004	-	17 674	238	14	7	35	26	17 994	1 237	5 942
1.3.2004	-	16 324	220	13	7	32	24	16 619	1 143	5 489
1.4.2004	-	14 995	202	12	6	29	22	15 266	1 050	5 042
1.5.2004	-	13 812	186	11	6	27	20	14 061	967	4 644
1.6.2004	-	12 402	170	10	5	25	18	12 629	868	4 171
1.7.2004	10 516	10 401	151	9	4	23	17	21 121	1 452	6 975
1.8.2004	9 660	6 534	127	7	3	21	15	16 367	1 125	5 405
1.9.2004	4 403	5 021	92	6	0	19	13	9 554	657	3 155
1.10.2004	1 552	3 358	72	5	0	15	0	5 002	344	1 652
1.11.2004	1 179	2 236	0	3	0	0	0	3 418	235	1 129
1.12.2004	912	1 459	0	1	0	0	0	2 372	163	783

Liite 4. Kuoreen eri ikäryhmien koko (tuhatta yksilöä) sekä populaation tiheys (kpl/ha ja kpl/ha >10 m syvää ulappaa) Lappajärvellä vuosina 2001–2004 kohorttianalyysin perusteella (M=0,8/a).

pvm	ikäryhmä							yhteensä	kpl/ha	
	0	1	2	3	4	5	6		kpl/ha	ulappaa
1.1.2001	-	13 757	4 250	34 845	1 248	396	7	54 503	3 747	18 000
1.2.2001	-	12 853	3 970	32 556	1 166	370	7	50 923	3 501	16 817
1.3.2001	-	12 088	3 734	30 618	1 096	348	6	47 891	3 293	15 816
1.4.2001	-	11 294	3 489	28 607	1 024	325	6	44 746	3 077	14 777
1.5.2001	-	10 575	3 267	26 787	959	305	6	41 898	2 881	13 837
1.6.2001	-	9 851	3 020	22 478	632	264	5	36 249	2 492	11 971
1.7.2001	17 549	9 184	2 805	20 464	517	244	5	50 768	3 491	16 766
1.8.2001	16 396	7 372	2 506	15 688	456	212	3	42 633	2 931	14 080
1.9.2001	15 313	4 801	2 143	10 601	211	153	0	33 222	2 284	10 972
1.10.2001	14 338	4 485	2 007	9 906	198	143	0	31 077	2 137	10 263
1.11.2001	13 397	4 190	1 875	9 254	185	134	0	29 034	1 996	9 589
1.12.2001	12 544	3 924	1 756	8 665	173	0	0	27 061	1 861	8 937
1.1.2002	-	11 720	3 666	1 640	8 096	161	0	25 284	1 738	8 350
1.2.2002	-	10 950	3 425	1 532	7 564	151	0	23 623	1 624	7 802
1.3.2002	-	10 298	3 221	1 441	7 114	142	0	22 217	1 528	7 337
1.4.2002	-	9 622	3 010	1 347	6 647	133	0	20 757	1 427	6 855
1.5.2002	-	8 780	2 740	1 201	6 054	122	0	18 897	1 299	6 241
1.6.2002	-	7 389	2 283	912	5 052	105	0	15 741	1 082	5 198
1.7.2002	8 743	6 622	2 036	777	4 510	95	0	22 783	1 566	7 524
1.8.2002	8 169	4 335	1 156	413	3 024	60	0	17 157	1 180	5 666
1.9.2002	6 294	3 811	920	289	1 986	28	0	13 328	916	4 402
1.10.2002	5 301	2 074	510	196	1 124	17	0	9 223	634	3 046
1.11.2002	4 659	959	359	183	678	0	0	6 839	470	2 259
1.12.2002	4 361	893	336	172	633	0	0	6 394	440	2 112
1.1.2003	-	4 075	834	314	160	591	0	5 974	411	1 973
1.2.2003	-	3 807	779	293	150	552	0	5 581	384	1 843
1.3.2003	-	3 580	733	276	141	519	0	5 249	361	1 734
1.4.2003	-	3 248	663	256	129	485	0	4 780	329	1 579
1.5.2003	-	3 041	621	240	120	454	0	4 476	308	1 478
1.6.2003	-	2 692	547	221	108	424	0	3 992	274	1 318
1.7.2003	60 259	2 286	460	203	93	397	0	63 698	4 380	21 036
1.8.2003	53 731	1 178	305	135	46	176	0	55 570	3 821	18 352
1.9.2003	42 688	1 068	276	118	39	136	0	44 325	3 048	14 638
1.10.2003	37 579	788	216	72	36	101	0	38 792	2 667	12 811
1.11.2003	27 395	527	128	48	34	73	0	28 204	1 939	9 314
1.12.2003	18 568	263	28	12	32	29	0	18 932	1 302	6 252
1.1.2004	-	16 303	212	13	7	30	21	16 586	1 140	5 477
1.2.2004	-	15 232	198	12	6	28	20	15 496	1 065	5 118
1.3.2004	-	14 294	186	11	6	26	19	14 542	1 000	4 802
1.4.2004	-	13 355	174	10	5	24	18	13 587	934	4 487
1.5.2004	-	12 505	163	10	5	23	16	12 722	875	4 201
1.6.2004	-	11 396	151	9	5	21	15	11 597	797	3 830
1.7.2004	9 907	9 641	136	8	3	20	14	19 729	1 356	6 515
1.8.2004	9 256	5 961	115	6	3	18	13	15 373	1 057	5 077
1.9.2004	4 140	4 580	82	6	0	17	11	8 836	608	2 918
1.10.2004	1 352	3 011	64	5	0	14	0	4 446	306	1 468
1.11.2004	1 015	1 958	0	3	0	0	0	2 976	205	983
1.12.2004	774	1 228	0	1	0	0	0	2 003	138	661

Liite 5. Kuoreen eri ikäryhmien koko (tuhatta yksilöä) sekä populaation tiheys (kpl/ha ja kpl/ha >10 m syvää ulappaa) Lappajärvellä vuosina 2001–2004 kohorttianalyysin perusteella (M=1,2/a).

pvm	ikäryhmä						yhteensä	kpl/ha		
	0	1	2	3	4	5		6	kpl/ha	ulappaa
1.1.2001	-	24 204	9 060	58 423	1 813	656	11	94 166	6 475	31 099
1.2.2001	-	21 859	8 182	52 762	1 637	592	10	85 042	5 847	28 085
1.3.2001	-	19 936	7 462	48 122	1 493	540	9	77 563	5 333	25 615
1.4.2001	-	18 005	6 739	43 459	1 348	488	8	70 047	4 816	23 133
1.5.2001	-	16 314	6 106	39 377	1 222	442	8	63 468	4 364	20 961
1.6.2001	-	14 703	5 483	33 056	843	379	7	54 471	3 745	17 989
1.7.2001	29 854	13 284	4 945	29 377	691	341	6	78 498	5 397	25 924
1.8.2001	26 962	10 808	4 354	23 156	598	292	4	66 172	4 550	21 854
1.9.2001	24 344	7 709	3 737	16 924	328	219	0	53 261	3 662	17 589
1.10.2001	22 057	6 975	3 386	15 315	297	198	0	48 228	3 316	15 927
1.11.2001	19 920	6 299	3 058	13 830	268	179	0	43 553	2 995	14 384
1.12.2001	18 049	5 707	2 770	12 531	243	0	0	39 301	2 702	12 979
1.1.2002	-	16 300	5 154	2 502	11 317	220	0	35 493	2 440	11 721
1.2.2002	-	14 721	4 655	2 260	10 220	198	0	32 054	2 204	10 586
1.3.2002	-	13 426	4 245	2 061	9 321	181	0	29 235	2 010	9 655
1.4.2002	-	12 125	3 834	1 861	8 418	163	0	26 402	1 815	8 719
1.5.2002	-	10 760	3 397	1 628	7 460	146	0	23 391	1 608	7 725
1.6.2002	-	8 917	2 795	1 263	6 144	123	0	19 242	1 323	6 355
1.7.2002	13 224	7 787	2 433	1 069	5 350	108	0	29 971	2 061	9 898
1.8.2002	11 943	5 212	1 463	658	3 662	69	0	23 007	1 582	7 598
1.9.2002	9 469	4 472	1 164	499	2 481	36	0	18 122	1 246	5 985
1.10.2002	7 998	2 582	710	379	1 524	23	0	13 216	909	4 365
1.11.2002	6 934	1 370	525	342	1 011	0	0	10 183	700	3 363
1.12.2002	6 281	1 236	475	310	914	0	0	9 216	634	3 044
1.1.2003	-	5 673	1 116	429	280	825	0	8 323	572	2 749
1.2.2003	-	5 123	1 008	388	253	745	0	7 516	517	2 482
1.3.2003	-	4 672	919	354	231	680	0	6 855	471	2 264
1.4.2003	-	4 124	809	318	205	614	0	6 069	417	2 004
1.5.2003	-	3 737	733	288	186	556	0	5 499	378	1 816
1.6.2003	-	3 227	629	257	163	502	0	4 780	329	1 578
1.7.2003	81 895	2 694	519	229	140	455	0	85 932	5 908	28 379
1.8.2003	71 433	1 491	345	153	86	219	0	73 728	5 069	24 349
1.9.2003	57 124	1 315	303	131	74	170	0	59 117	4 065	19 524
1.10.2003	49 406	982	234	80	67	128	0	50 897	3 500	16 809
1.11.2003	37 033	681	138	54	60	95	0	38 061	2 617	12 570
1.12.2003	26 587	391	35	16	55	47	0	27 131	1 865	8 960
1.1.2004	-	22 983	320	18	10	49	37	23 417	1 610	7 734
1.2.2004	-	20 756	289	16	9	44	33	21 148	1 454	6 984
1.3.2004	-	18 869	263	15	8	40	30	19 225	1 322	6 349
1.4.2004	-	17 040	237	13	7	37	27	17 362	1 194	5 734
1.5.2004	-	15 440	215	12	7	33	25	15 732	1 082	5 195
1.6.2004	-	13 661	193	11	6	30	22	13 923	957	4 598
1.7.2004	11 247	11 364	169	10	5	27	20	22 843	1 571	7 544
1.8.2004	10 157	7 269	141	8	4	24	18	17 621	1 212	5 819
1.9.2004	4 741	5 591	103	7	0	22	15	10 479	721	3 461
1.10.2004	1 813	3 810	81	5	0	17	0	5 726	394	1 891
1.11.2004	1 393	2 599	0	3	0	0	0	3 995	275	1 319
1.12.2004	1 089	1 759	0	1	0	0	0	2 849	196	941

Liite 6. Kuoreen eri ikäryhmien biomassat (kg) ja koko populaation biomassa (tonnia) Lappajärvellä vuosina 2001–2004 kohorttianalyysin perusteella (M=1,0/a).

pvm	ikäryhmä						yhteensä (tonnia)	
	0	1	2	3	4	5		6
1.1.2001	-	36 088	24 264	222 871	10 430	5 042	108	298,8
1.2.2001	-	33 149	22 288	204 723	9 581	4 631	99	274,5
1.3.2001	-	30 701	20 643	189 606	8 873	4 289	92	254,2
1.4.2001	-	28 202	18 962	174 167	8 151	3 940	84	233,5
1.5.2001	-	25 976	17 466	160 425	7 508	3 629	77	215,1
1.6.2001	-	23 802	15 916	134 725	5 060	3 125	71	182,7
1.7.2001	4 557	32 768	18 209	145 440	4 740	3 139	61	208,9
1.8.2001	10 464	44 171	22 627	169 770	5 690	2 952	42	255,7
1.9.2001	19 219	30 231	22 177	133 053	3 402	2 357	0	210,4
1.10.2001	26 554	27 795	20 427	122 351	3 134	2 166	0	202,4
1.11.2001	32 522	25 530	18 764	112 381	2 878	1 989	0	194,1
1.12.2001	29 956	23 516	17 284	103 514	2 651	0	0	176,9
1.1.2002	-	27 517	21 601	15 876	95 085	2 435	0	162,5
1.2.2002	-	25 276	19 842	14 583	87 343	2 237	0	149,3
1.3.2002	-	23 410	18 377	13 507	80 893	2 072	0	138,3
1.4.2002	-	21 504	16 881	12 407	74 306	1 903	0	127,0
1.5.2002	-	19 352	15 161	10 957	66 756	1 720	0	113,9
1.6.2002	-	16 161	12 551	8 393	55 336	1 465	0	93,9
1.7.2002	2 130	21 444	13 270	7 120	48 784	1 307	0	94,1
1.8.2002	4 891	18 921	9 041	4 565	36 314	830	0	74,6
1.9.2002	7 657	20 540	8 223	3 699	26 396	410	0	66,9
1.10.2002	9 699	16 112	5 984	2 938	16 853	0	0	51,6
1.11.2002	8 473	9 152	4 332	2 699	10 687	0	0	35,3
1.12.2002	7 802	8 384	3 984	2 486	9 815	0	0	32,5
1.1.2003	-	7 166	7 701	3 659	2 284	9 016	0	29,8
1.2.2003	-	6 583	7 074	3 361	2 098	8 282	0	27,4
1.3.2003	-	6 097	6 552	3 113	1 943	7 671	0	25,4
1.4.2003	-	5 455	5 848	2 842	1 750	7 046	0	22,9
1.5.2003	-	5 025	5 386	2 618	1 612	6 490	0	21,1
1.6.2003	-	5 858	5 271	2 378	1 428	5 962	0	20,9
1.7.2003	13 925	14 791	4 880	2 148	1 343	5 914	0	43,0
1.8.2003	30 704	7 891	3 561	1 717	747	2 914	0	47,5
1.9.2003	48 957	7 056	3 177	1 489	635	2 256	0	63,6
1.10.2003	64 082	5 234	2 468	909	583	1 687	0	75,0
1.11.2003	63 185	3 561	1 459	607	535	1 231	0	70,6
1.12.2003	44 148	1 913	342	169	493	548	0	47,6
1.1.2004	-	38 481	1 556	166	97	453	417	41,2
1.2.2004	-	35 348	1 429	153	89	416	383	37,8
1.3.2004	-	32 648	1 320	141	82	384	354	34,9
1.4.2004	-	29 989	1 213	129	76	353	325	32,1
1.5.2004	-	27 623	1 117	119	70	325	300	29,6
1.6.2004	-	37 205	1 356	119	62	299	275	39,3
1.7.2004	2 103	41 605	1 507	119	51	298	270	46,0
1.8.2004	4 830	32 671	1 524	98	44	268	242	39,7
1.9.2004	4 403	30 124	1 190	96	0	246	208	36,3
1.10.2004	3 105	23 504	932	76	0	198	0	27,8
1.11.2004	2 949	17 890	0	41	0	0	0	20,9
1.12.2004	2 280	11 671	0	18	0	0	0	14,0

Liite 7. Kuoreen eri ikäryhmien biomassat (kg) ja koko populaation biomassa (tonnia) Lappajärvellä vuosina 2001–2004 kohorttianalyysin perusteella (M=0,8/a).

pvm	ikäryhmä						yhteensä	
	0	1	2	3	4	5	6	(tonnia)
1.1.2001	-	27 513	16 998	174 226	8 734	3 964	88	231,5
1.2.2001	-	25 706	15 882	162 781	8 160	3 703	82	216,3
1.3.2001	-	24 176	14 936	153 092	7 675	3 483	77	203,4
1.4.2001	-	22 588	13 955	143 035	7 170	3 254	72	190,1
1.5.2001	-	21 150	13 067	133 933	6 714	3 047	68	178,0
1.6.2001	-	19 701	12 080	112 390	4 421	2 637	63	151,3
1.7.2001	3 510	27 553	14 023	122 783	4 139	2 688	55	174,8
1.8.2001	8 198	36 858	17 545	141 189	5 018	2 544	37	211,4
1.9.2001	15 313	24 005	17 144	106 008	2 743	1 990	0	167,2
1.10.2001	21 508	22 427	16 053	99 056	2 568	1 858	0	163,5
1.11.2001	26 793	20 952	14 999	92 542	2 400	1 736	0	159,4
1.12.2001	25 088	19 619	14 044	86 653	2 247	0	0	147,7
1.1.2002	-	23 440	18 330	13 122	80 961	2 099	0	138,0
1.2.2002	-	21 900	17 126	12 260	75 642	1 961	0	128,9
1.3.2002	-	20 597	16 106	11 530	71 140	1 845	0	121,2
1.4.2002	-	19 244	15 048	10 773	66 467	1 723	0	113,3
1.5.2002	-	17 560	13 700	9 612	60 536	1 581	0	103,0
1.6.2002	-	14 778	11 413	7 295	50 524	1 361	0	85,4
1.7.2002	1 749	19 865	12 216	6 215	45 105	1 232	0	86,4
1.8.2002	4 084	17 340	8 091	3 716	33 266	777	0	67,3
1.9.2002	6 294	19 056	7 360	2 889	23 828	370	0	59,8
1.10.2002	7 952	14 520	5 103	2 160	14 606	0	0	44,3
1.11.2002	6 989	7 676	3 594	2 018	8 812	0	0	29,1
1.12.2002	6 542	7 141	3 358	1 889	8 223	0	0	27,2
1.1.2003	-	6 112	6 672	3 137	1 765	7 683	0	25,4
1.2.2003	-	5 710	6 234	2 931	1 649	7 178	0	23,7
1.3.2003	-	5 370	5 863	2 757	1 551	6 751	0	22,3
1.4.2003	-	4 872	5 305	2 558	1 414	6 307	0	20,5
1.5.2003	-	4 562	4 968	2 395	1 324	5 906	0	19,2
1.6.2003	-	5 383	4 924	2 211	1 184	5 518	0	19,2
1.7.2003	12 052	13 715	4 604	2 028	1 117	5 564	0	39,1
1.8.2003	26 865	7 069	3 351	1 617	553	2 639	0	42,1
1.9.2003	42 688	6 411	3 035	1 421	465	2 042	0	56,1
1.10.2003	56 368	4 728	2 380	865	433	1 518	0	66,3
1.11.2003	54 789	3 159	1 408	578	405	1 096	0	61,4
1.12.2003	37 136	1 581	309	148	379	436	0	40,0
1.1.2004	-	32 606	1 274	139	80	354	321	34,8
1.2.2004	-	30 464	1 190	130	75	331	300	32,5
1.3.2004	-	28 588	1 117	122	70	310	281	30,5
1.4.2004	-	26 710	1 043	114	65	290	263	28,5
1.5.2004	-	25 010	977	107	61	272	246	26,7
1.6.2004	-	34 188	1 205	109	55	254	230	36,0
1.7.2004	1 981	38 562	1 356	110	45	257	229	42,5
1.8.2004	4 628	29 806	1 381	91	39	235	208	36,4
1.9.2004	4 140	27 480	1 069	91	0	220	180	33,2
1.10.2004	2 704	21 079	835	73	0	177	0	24,9
1.11.2004	2 537	15 664	0	39	0	0	0	18,2
1.12.2004	1 936	9 821	0	16	0	0	0	11,8

Liite 8. Kuoreen eri ikäryhmien biomassat (kg) ja koko populaation biomassa (tonnia) Lappajärvellä vuosina 2001–2004 kohorttianalyysin perusteella (M=1,2/a).

pvm	ikäryhmä						yhteensä (tonnia)	
	0	1	2	3	4	5		6
1.1.2001	-	48 408	36 239	292 114	12 689	6 559	134	396,1
1.2.2001	-	43 717	32 728	263 809	11 460	5 924	121	357,8
1.3.2001	-	39 873	29 849	240 609	10 452	5 403	110	326,3
1.4.2001	-	36 009	26 957	217 294	9 439	4 879	99	294,7
1.5.2001	-	32 627	24 425	196 886	8 552	4 421	90	267,0
1.6.2001	-	29 407	21 932	165 278	5 903	3 786	81	226,4
1.7.2001	5 971	39 851	24 726	176 261	5 530	3 747	69	256,2
1.8.2001	13 481	54 038	30 478	208 405	6 573	3 499	48	316,5
1.9.2001	24 344	38 545	29 894	169 243	4 264	2 848	0	269,1
1.10.2001	33 086	34 875	27 086	153 145	3 864	2 575	0	254,6
1.11.2001	39 840	31 494	24 461	138 299	3 489	2 325	0	239,9
1.12.2001	36 098	28 536	22 164	125 309	3 162	0	0	215,3
1.1.2002	-	32 600	25 771	20 016	113 167	2 855	0	194,4
1.2.2002	-	29 441	23 274	18 077	102 202	2 579	0	175,6
1.3.2002	-	26 852	21 227	16 487	93 214	2 352	0	160,1
1.4.2002	-	24 250	19 170	14 890	84 182	2 124	0	144,6
1.5.2002	-	21 521	16 985	13 024	74 602	1 892	0	128,0
1.6.2002	-	17 835	13 976	10 104	61 439	1 595	0	104,9
1.7.2002	2 645	23 362	14 598	8 550	53 501	1 403	0	104,1
1.8.2002	5 971	20 850	10 244	5 918	40 279	900	0	84,2
1.9.2002	9 469	22 362	9 315	4 986	29 774	463	0	76,4
1.10.2002	11 997	18 076	7 096	4 166	19 817	0	0	61,2
1.11.2002	10 401	10 959	5 254	3 762	13 144	0	0	43,5
1.12.2002	9 422	9 885	4 753	3 409	11 881	0	0	39,4
1.1.2003	-	8 509	8 927	4 293	3 079	10 730	0	35,5
1.2.2003	-	7 684	8 062	3 877	2 780	9 690	0	32,1
1.3.2003	-	7 009	7 353	3 536	2 536	8 838	0	29,3
1.4.2003	-	6 186	6 471	3 176	2 256	7 982	0	26,1
1.5.2003	-	5 605	5 863	2 878	2 044	7 232	0	23,6
1.6.2003	-	6 455	5 665	2 572	1 793	6 531	0	23,0
1.7.2003	16 379	16 161	5 193	2 289	1 682	6 373	0	48,1
1.8.2003	35 717	8 947	3 800	1 835	1 037	3 285	0	54,6
1.9.2003	57 124	7 890	3 338	1 569	885	2 550	0	73,4
1.10.2003	74 109	5 894	2 570	964	800	1 923	0	86,3
1.11.2003	74 066	4 086	1 520	644	723	1 420	0	82,5
1.12.2003	53 174	2 348	383	196	655	706	0	57,5
1.1.2004	-	45 966	1 920	200	120	591	552	49,3
1.2.2004	-	41 512	1 734	180	109	534	499	44,6
1.3.2004	-	37 737	1 577	164	99	485	453	40,5
1.4.2004	-	34 081	1 424	148	89	438	409	36,6
1.5.2004	-	30 880	1 290	134	81	397	371	33,2
1.6.2004	-	40 983	1 541	132	70	359	335	43,4
1.7.2004	2 249	45 457	1 692	130	59	352	324	50,3
1.8.2004	5 079	36 343	1 697	106	50	312	286	43,9
1.9.2004	4 741	33 547	1 337	103	0	282	244	40,3
1.10.2004	3 625	26 667	1 048	81	0	227	0	31,6
1.11.2004	3 482	20 796	0	45	0	0	0	24,3
1.12.2004	2 722	14 075	0	20	0	0	0	16,8

Liite 9. Kuorepopulaation biomassa suhteutettuna koko järven ja yli 10 m syvän ulapan pinta-
aloihin Lappajärvellä vuosina 2001–2004 hetkellisen luonnollisen kuolevuuden (M) arvoilla 1,0,
0,8 ja 1,2/a.

pvm	kg/ha			kg/ha ulappaa		
	M=1,0	M=0,8	M=1,2	M=1,0	M=0,8	M=1,2
1.1.2001	20,5	15,9	27,2	98,7	76,5	130,8
1.2.2001	18,9	14,9	24,6	90,6	71,4	118,2
1.3.2001	17,5	14,0	22,4	84,0	67,2	107,8
1.4.2001	16,1	13,1	20,3	77,1	62,8	97,3
1.5.2001	14,8	12,2	18,4	71,0	58,8	88,2
1.6.2001	12,6	10,4	15,6	60,3	50,0	74,8
1.7.2001	14,4	12,0	17,6	69,0	57,7	84,6
1.8.2001	17,6	14,5	21,8	84,5	69,8	104,5
1.9.2001	14,5	11,5	18,5	69,5	55,2	88,9
1.10.2001	13,9	11,2	17,5	66,9	54,0	84,1
1.11.2001	13,3	11,0	16,5	64,1	52,6	79,2
1.12.2001	12,2	10,2	14,8	58,4	48,8	71,1
1.1.2002	11,2	9,5	13,4	53,7	45,6	64,2
1.2.2002	10,3	8,9	12,1	49,3	42,6	58,0
1.3.2002	9,5	8,3	11,0	45,7	40,0	52,9
1.4.2002	8,7	7,8	9,9	41,9	37,4	47,8
1.5.2002	7,8	7,1	8,8	37,6	34,0	42,3
1.6.2002	6,5	5,9	7,2	31,0	28,2	34,7
1.7.2002	6,5	5,9	7,2	31,1	28,5	34,4
1.8.2002	5,1	4,6	5,8	24,6	22,2	27,8
1.9.2002	4,6	4,1	5,3	22,1	19,7	25,2
1.10.2002	3,5	3,0	4,2	17,0	14,6	20,2
1.11.2002	2,4	2,0	3,0	11,7	9,6	14,4
1.12.2002	2,2	1,9	2,7	10,7	9,0	13,0
1.1.2003	2,1	1,7	2,4	9,9	8,4	11,7
1.2.2003	1,9	1,6	2,2	9,0	7,8	10,6
1.3.2003	1,7	1,5	2,0	8,4	7,4	9,7
1.4.2003	1,6	1,4	1,8	7,6	6,8	8,6
1.5.2003	1,5	1,3	1,6	7,0	6,3	7,8
1.6.2003	1,4	1,3	1,6	6,9	6,3	7,6
1.7.2003	3,0	2,7	3,3	14,2	12,9	15,9
1.8.2003	3,3	2,9	3,8	15,7	13,9	18,0
1.9.2003	4,4	3,9	5,0	21,0	18,5	24,2
1.10.2003	5,2	4,6	5,9	24,8	21,9	28,5
1.11.2003	4,9	4,2	5,7	23,3	20,3	27,2
1.12.2003	3,3	2,7	4,0	15,7	13,2	19,0
1.1.2004	2,8	2,4	3,4	13,6	11,5	16,3
1.2.2004	2,6	2,2	3,1	12,5	10,7	14,7
1.3.2004	2,4	2,1	2,8	11,5	10,1	13,4
1.4.2004	2,2	2,0	2,5	10,6	9,4	12,1
1.5.2004	2,0	1,8	2,3	9,8	8,8	10,9
1.6.2004	2,7	2,5	3,0	13,0	11,9	14,3
1.7.2004	3,2	2,9	3,5	15,2	14,0	16,6
1.8.2004	2,7	2,5	3,0	13,1	12,0	14,5
1.9.2004	2,5	2,3	2,8	12,0	11,0	13,3
1.10.2004	1,9	1,7	2,2	9,2	8,2	10,5
1.11.2004	1,4	1,3	1,7	6,9	6,0	8,0
1.12.2004	1,0	0,8	1,2	4,6	3,9	5,6

Liite 10. Kuoreen eri ikäryhmien ja koko populaation tuotanto (tonnia ja kg/ha) Lappajärvellä vuosina 2001–2004 (0-ikäryhmä 1.7.–31.12.) hetkellisen luonnollisen kuolevuuden (M) arvoilla 1,0, 0,8 ja 1,2/a.

M	vuosi	ikäryhmä						yhteensä	kg/ha	
		0	1	2	3	4	5			6
1,0	2001	34,3	31,2	13,7	106,3	3,1	0,8	0,0	189,4	13,0
	2002	11,0	26,1	6,9	1,5	8,6	0,0	0,0	54,0	3,7
	2003	88,7	12,4	1,6	0,4	0,1	0,7	0,0	103,9	7,1
	2004	10,2	45,7	1,1	0,0	0,0	0,0	0,0	57,1	3,9
	yhteensä	144,2	115,4	23,2	108,2	11,8	1,6	0,0	404,4	27,8
0,8	2001	27,4	26,1	10,5	88,8	2,7	0,7	0,0	156,2	10,7
	2002	9,1	24,0	6,2	1,2	7,8	0,0	0,0	48,2	3,3
	2003	77,5	11,4	1,5	0,3	0,1	0,7	0,0	91,5	6,3
	2004	9,6	41,8	0,9	0,0	0,0	0,0	0,0	52,4	3,6
	yhteensä	123,5	103,2	19,2	90,4	10,6	1,4	0,0	348,4	24,0
1,2	2001	43,4	38,1	18,6	130,1	3,6	0,9	0,0	234,7	16,1
	2002	13,5	28,7	7,8	1,9	9,6	0,0	0,0	61,4	4,2
	2003	103,4	13,6	1,7	0,4	0,2	0,8	0,0	120,0	8,3
	2004	11,0	50,7	1,2	0,0	0,0	0,0	0,0	63,0	4,3
	yhteensä	171,3	131,1	29,2	132,4	13,4	1,8	0,0	479,2	32,9

Liite 11. Kuoreen eri ikäryhmien P/B-suhde Lappajärvellä vuosina 2001–2004 hetkellisen luonnollisen kuolevuuden (M) arvoilla 1,0, 0,8 ja 1,2/a.

M	vuosi	ikäryhmä						kaikki	
		0	1	2	3	4	5		6
1,0	2001	1,99	1,05	0,66	0,65	0,47	0,31	0,00	0,80
	2002	2,21	1,45	0,54	0,16	0,16	0,00	-	0,55
	2003	3,06	2,72	0,39	0,19	0,09	0,16	-	2,68
	2004	4,66	1,82	1,37	0,38	0,09	0,11	0,08	2,07
	keskiarvo	2,98	1,76	0,74	0,34	0,20	0,14	0,04	1,53
0,8	2001	1,91	1,11	0,68	0,68	0,49	0,34	0,00	0,82
	2002	2,18	1,57	0,57	0,16	0,18	0,00	-	0,58
	2003	3,15	2,96	0,42	0,21	0,09	0,17	-	2,80
	2004	4,88	1,97	1,49	0,41	0,10	0,12	0,09	2,25
	keskiarvo	3,03	1,90	0,79	0,36	0,22	0,16	0,05	1,62
1,2	2001	2,07	0,99	0,64	0,62	0,46	0,28	0,00	0,77
	2002	2,24	1,35	0,51	0,16	0,15	0,00	-	0,53
	2003	2,97	2,50	0,36	0,17	0,08	0,14	-	2,58
	2004	4,43	1,69	1,25	0,35	0,09	0,10	0,08	1,90
	keskiarvo	2,93	1,63	0,69	0,33	0,19	0,13	0,04	1,44