

Pro gradu –tutkielma

**Pohjaeläinten ravinnonkäyttö keskisuomalaisessa
luusuakoskessa isotooppianalyysin avulla tarkasteltuna**

Pasi Laulumaa



Jyväskylän yliopisto

Bio- ja ympäristötieteiden laitos

Vesistötieteet

26.1.2009

JYVÄSKYLÄN YLIOPISTO, Matemaattis-luonnontieteellinen tiedekunta

Bio- ja ympäristötieteiden laitos
Vesistötieteet

LAULUMAA PASI, K.: Pohjaeläinten ravinnonkäyttö keskisuomalaisessa luusuakoskessa isotooppianalyysin avulla tarkasteltuna

Pro gradu: 23 s. + liitteet 8 s.

Työn ohjaajat: FT Heikki Hämäläinen, FT Jari Syväranta

Tarkastajat: FT Heikki Hämäläinen, FT Mikko Kiljunen

Tammikuu 2009

Hakusanat: isotooppianalyysi, luusuakoski, ravinnonkäyttö, selkärangattomat

TIIVISTELMÄ

Pohjaeläinten ravinnonkäyttöä on perinteisesti tutkittu suolensisältöanalyysien avulla, mutta viime vuosina vakaiden isotooppien analyysit ovat tulleet yleisesti saataville ravinnonkäyttöä ja ravintoverkkojen rakennetta tutkittaessa. Keskisuomalaisesta Konneveden Siikakoskesta viitenä eri ajankohtana 15.11.2006 - 12.9.2007 kerätyistä pohjaeläimistä (32 lajia) mitattiin $\delta^{13}\text{C}$ ja $\delta^{15}\text{N}$ isotooppiarvot. Lisäksi arvot mitattiin pääasiallisista ravinnon ja energian lähteistä; virrassa liikkuvasta sestonista, pohjaleivistä sekä alloktonisesta detrituksesta. Yhtenä ajankohtana mitattiin myös kahden suodattajapohjaeläintaksonin isotooppiarvot sekä sestonin määrä ja isotooppiarvot uoman pituussuunnassa 50m välein kerätyistä näytteistä. Tutkimuksen tavoitteena oli vakaiden isotooppien avulla tutkia pohjaeläinten ravinnonkäyttöä, sekä perustuotannon lähdeä yksittäisen luusuakosken sisällä, kattaen ravinnonkäytössä mahdollisesti tapahtuvat ajalliset tai paikalliset muutokset. Tutkittu osa ravintoverkosta pohjautui kaikkina ajankohtina selkeästi yläpuolisesta järvestä tulevaan sestoniin. Erityisesti suodattajapohjaeläimille sestonin merkitys oli odotetusti hyvin suuri. Myös perinteisesti kaapijoiksi tai pilkkojiksi luokitellut pohjaeläimet näyttivät käyttävän hiilen ja energian lähteenä sestoniin voimakkaasti pohjautuvaa ravintoa. Isotooppisten mallien perusteella ainoastaan *Radix* sp. (Gastropoda: Lymnaeidae), *Ancylus fluviatilis* (Gastropoda: Ancylidae) ja *Asellus aquaticus* (Crustacea: Isopoda) -lajeilla pohjalevien havaittiin ajoittain muodostavan yli 50 % eläimen käyttämästä ravinnosta. Myös näillä lajeilla sestonperäinen aines muodosti usein huomattavan osan ravinnosta. Suodattajien isotooppiarvojen ajalliset muutokset seurasivat sestonin arvoja selkeästi, mutta ajallisesti viivästyneinä, korostaen ajallisesti jatkuvan näytteenoton merkitystä luotettavien arvioiden muodostamiseksi. Kosken pituussuunnassa havaittiin selkeä eläinplanktonin määrän vähenemä 0-200 m matkalla. Tämä ei kuitenkaan heijastunut suodattajien isotooppiarvoihin, johtuen mahdollisesti ylenmäärin käytettävissä olevasta ravinnosta. Saadut tulokset korostavat yläpuolisesta järvestä tulevan sestonin merkitystä luusuakoskien pohjaeläinten ravinnonlähteenä. Samalla tulokset asettavat osittain kyseenalaiseksi perinteiset toiminnallisiin ryhmiin perustuvat oletukset pohjaeläinten hiilen ja energian lähteestä, antaen viitteitä useiden pohjaeläinlajien suuresta joustavuudesta käytettävien ravintokohteiden suhteen. Monet lajit voivat nähtävästi siirtyä käyttämään sitä ravintoa mitä ympäristössä on helpoimmin tarjolla. Piirre korostuu esimerkiksi juuri luusuakoskissa, missä yksi ravinnonlähde (seston) on erittäin runsas ja muihin nähden vallitseva.

UNIVERSITY OF JYVÄSKYLÄ, Faculty of Science

Department of Ecological and Environmental Science

Aquatic Sciences

LAULUMAA PASI, K.: Diet variation among stream invertebrates in a lake outlet river in Central-Finland as inferred from stable isotope analysis

Master of Science Thesis: 23 p. + appendages 8 p.

Supervisors: PhD Heikki Hämäläinen, PhD Jari Syväranta

Inspectors: PhD Heikki Hämäläinen, PhD Mikko Kiljunen

January 2009

Key Words: Stable isotope analysis, lake outlet, diet, macroinvertebrates

ABSTRACT

The diet of benthic invertebrates has been traditionally studied by gut content analyses. However stable isotope analysis (SIA) has recently become a widely available and accepted method for studying dietary differences / preferences and food web structures in aquatic environments. Samples of 32 benthic invertebrate species were collected between 15th Nov. 2006 and 12th Sep. 2007 on 5 sampling occasions from a lake outlet Siikakoski in Central Finland for isotope analysis ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$). Stable isotope signals of seston, periphyton and allochthonous material were also measured. Apart from these temporally variable samples, samples were taken at 50 m longitudinal intervals along the studied rapid section of 200 m to assess spatial changes within this single outflow system. The aims of this study were to investigate dietary differences among invertebrate species, their positions in the food web and possible spatial and temporal variation in their feeding. The studied part of the food web was clearly supported by seston at all time periods. As presumed, seston was the predominant food source for filter feeding invertebrates. In contrast to *a priori* expectations, seston seemed to be an important source of energy and carbon also for shredders and scrapers. Stable isotope mixing models suggested that periphyton contributed more than 50 % to the food only of *Radix* sp. (Gastropoda: Lymnaeidae), *Ancylus fluviatilis* (Gastropoda: Ancylidae) and *Asellus aquaticus* (Crustacea: Isopoda). However, also for these species seston frequently formed an important part of the diet. Stable isotope values of filter feeders followed closely the $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values of their primary food source (seston), but with a time lag. This lag underlines the importance of considering temporal variation when studying food web structures using SIA. I found a clear decrease in the abundance of copepods and rotifers within the studied 0-200 m section of the outlet, suggesting intense use of zooplankton by filter feeders. This reduction in zooplankton abundance however, was not reflected in stable isotope values of the studied filter feeders, suggesting no limitation or change in quality of food within this spatial scale. These results highlight the importance of seston as a primary food source for benthic invertebrate communities in lake outlet rivers. The results also raise questions about the general utility of traditional functional feeding group categorisation in predicting energy and carbon sources for benthic invertebrates. Apparently benthic invertebrates are very flexible in their feeding and many species can shift their diets according to the food availability. This flexibility is most likely to be manifested in ecosystems where one food source is dominating and abundant, like in lake outlets with a surplus of seston.

Sisältö

1. JOHDANTO.....	5
2. TUTKIMUKSEN TAUSTA.....	5
2.1. Pohjaeläinten ravinnonkäyttö.....	5
2.2. Pohjaeläinten ravinnonkäytön tutkiminen.....	7
2.3. Isotooppianalyysi.....	7
2.4. Isotooppianalyysin sovellukset virtavesipohjaeläinten ravinnonkäyttötutkimuksissa.....	9
3. AINEISTO JA MENETELMÄT.....	9
3.1. Näytteiden keräys.....	9
3.2. Näytteiden käsittely.....	10
4. TULOKSET	12
5. TULOSTEN TARKASTELU	15
Kiitokset.....	21
Kirjallisuus	21
Liitteet	24

1. JOHDANTO

Virtavesipohjaeläinten ravinnonkäyttöä on tutkittu varsin paljon käyttäen perinteisiä havainnointimenetelmiä: suoria havaintoja ruokailusta ja suolensisältöanalyysijä. Nämä menetelmät antavat kuitenkin tietoa vain lyhyellä aikavälillä niellystä materiaalista eikä varsinaisesti assimiloituneesta ravinnosta. Lisäksi erityisesti pehmytkudoksiset ravintokohteet voivat olla hyvin hankalasti määritettävissä.

Isotooppianalyysi on tehokas keino ravintoverkkojen rakennetta tutkittaessa ja se antaa tietoa myös eläimen pidempiaikaisesta ravinnonkäytöstä. Lisäksi menetelmä on nopea ja pitkälle automatisoitu. Ravinnonkäyttöön liittyvissä isotooppianalyysissä käytetään pääasiassa hiilen (C) ja typen (N) vakaita isotooppeja ja niiden runsaussuhteita ($^{12}\text{C}/^{13}\text{C}$ ja $^{14}\text{N}/^{15}\text{N}$). Hiili-isotooppiarvoilla arvioidaan tavallisesti ravinnon lähdettä ravintoketjussa ja typpi-isotooppiarvoilla eläimen trofia- eli ravintoketjutasoa. Nämä isotooppiarvot yhdistämällä voidaan luoda malli ravintoketjusta ja eläimien sijoittumisesta suhteessa aineen ja energian lähteisiin ja huippupetoihin. Isotooppianalyysi on tuonut merkittäviä mahdollisuuksia pohjaeläinten ravinnonkäyttötutkimukseen ja siitä on tullut tärkeä ja suosittu menetelmä tutkittaessa lajien välisiä suhteita, sekä aineiden ja energian virtausta ravintoverkoissa ja ekosysteemeissä (Lancaster 2001). Kuitenkin isotooppianalyysia on käytetty toistaiseksi niukasti virtavesien pohjaeläinravintoverkkojen tutkimuksissa, joissa erityislaatuiset luusuakoskien pohjaeläinyhteisöt ovat muutenkin jääneet vähälle huomiolle.

Luusuakoskissa yläpuolisesta järvestä tulevilla vesikerroksen suspendoituneilla hiukkasilla, eli sestonilla tiedetään yleisesti olevan poikkeuksellisen suuri merkitys erityisesti suodattajapohjaeläimille. Myös muille luusuakoskien pohjaeläinryhmille virrassa liikkuvan sestonin on esitetty ajoittain muodostavan merkittävän hiilen ja energian lähteen (Junger & Planas 1994, Doi ym. 2008). Tutkimuksen tavoitteena on vakaiden isotooppien avulla kattavasti tutkia pohjaeläinten ravinnonkäyttöä, sekä ravintoverkon rakennetta ja perustuotannon lähdettä yksittäisen luusuakosken sisällä. Lisäksi tutkimuksessa pyritään selvittämään ravintoverkossa ja ravinnonkäytössä mahdollisesti tapahtuvia ajallisia tai paikallisia muutoksia. Tulosten valossa pyritään myös arvioimaan perinteisten toiminnallisten ravinnonkäyttöryhmittelyiden soveltuvuutta luusuakoskien pohjaeläinyhteisöihin. Tutkimushypoteeseina on, että (i) pohjaeläimet eroavat ravinnonkäytöltään toiminnallisten ravinnonkäyttöryhmien mukaisesti ja, että (ii) ravinnon laadussa tapahtuu ajallista muutosta perustuotannon määrän ja laadun muuttuessa sekä (iii) paikallista muutosta joen pitkäaikaissuunnassa sestonravinnon määrän ja laadun muuttuessa. Näiden muutosten odotetaan heijastuvan pohjaeläinten isotooppiarvoihin.

2. TUTKIMUKSEN TAUSTA

2.1. Pohjaeläinten ravinnonkäyttö

Vesiselkärangattomat, tai pohjaeläimet, kuten niitä usein yleistäen kutsutaan, voidaan luokitella käyttämänsä ravinnon perusteella herbivoreihin, detritivoreihin, predaattoreihin ja omnivoreihin. Omnivorinen ravinnonkäyttö on luonnossa hyvin yleistä (Lancaster ym. 2005), joten ravinnonhankintamekanismin perustuva jaottelu toiminnallisiin ryhmiin on usein havainnollistavampi ja käyttökelpoisempi (Cummins 1973). Toiminnalliset ryhmät on perinteisesti jaettu pilkkoihin, kaapijoihin, kerääjiin ja predaattoreihin. Nämä ryhmät voidaan edelleen jaotella tarkemmin, esimerkiksi kerääjät suodattajiin ja pohjakerääjiin. Pohjaeläinlajin luokittelu yksittäiseen toiminnalliseen ryhmään on kuitenkin usein vaikeaa koska saman lajin yksilöt voivat käyttää ravintoa monella tavalla ja nämä

ravinnonkäyttötavat voivat vaihdella mm. paikan ja ajan suhteen. Erityisesti pilkkojien ja kaapijoiden välinen erottelu voi olla usein ristiriitainen ja vaikea. Jaottelussa käytetäänkin usein havaittua tai oletettua pääasiallista toiminnallista ravinnonkäyttöryhmää.

Pilkkoihin luokiteltavien pohjaeläimien käyttämä ravinto on pääasiassa karkeaa orgaanista ainesta (Coarse particulate organic matter (CPOM)), kuten puista pudonneita lehtiä, sekä kuolleita vesikasveja (Giller & Malmqvist 1999). Kaapijat käyttävät ravinnokseen pohjasubstraatin ja makrofyyttien pinnalla kasvavaa perifytonia (Giller & Malmqvist 1999). Leväyhteisöjen lisäksi päällyskasvusto sisältää tavallisesti myös hienojakoista orgaanista ainesta, sekä sienirihmastoa ja bakteerikolonioita (Cummins & Klug 1979). Kaapijoilla on tavallisesti perifytonin laiduntamiseen erikoistuneita suosia, esimerkiksi Glossosomatidae- vesiperhostoukilla on teräväreunaiset kauhamaiset mandibelit ja useilla kaavintaan soveltuva raastinlevy, eli radula (Cummins & Klug 1979).

Suodattamiseen pohjaeläimillä on useita toiminnallisia ja rakenteellisia sopeutumia. Suurin osa suodattajavesiperhosista (Trichoptera) rakentaa erittämästään silkistä pyyntiverkon, joka ankkuroidaan pohjasubstraattiin suodattamaan suspendoitunutta ainesta läpivirtaavasta vedestä (Edington & Hildrew 1981). Joillain suodattajapohjaeläimillä on suodattamiseen erilaistuneita raajoja, joihin tarttuneita partikkeleita eläin käyttää ravinnokseen. Mäkäräntoukilla (Simuliidae) puolestaan on molemmin puolin suuta sukasten muodostama haavilaite, joilla ne pyydystävät mikroskooppisia partikkeleita virtaavasta vedestä (Hackman 1985). Erityisen yleisiä suodattajapohjaeläimet ovat luusuakoskissa, joissa hyvälaatuista sestonia on tavallisesti runsaasti saatavilla (Richardson & Mackay 1991). Suodattajapohjaeläinten määrä kuitenkin tavallisesti vähenee nopeasti jo luusuakoskien sisällä (Müller 1954, Illies 1956). Müllerin (1954) ja Illiesin (1956) hypoteesin mukaan sestonin laatu muuttuu suodattajapohjaeläinten selektiivisen ravinnonkäytön seurauksena, jolloin joessa alempana suodattajapohjaeläimille olisi tarjolla niukemmin korkealaatuista sestonia. Morin & Petersin (1988) vaihtoehdoisen sestonin laimennus -hypoteesin mukaan korkealaatuisten sestonin määrä voi pysyä samana, mutta huonompilaatuisten sestonin määrän kasvu aiheuttaa sestonin laadun heikkenemistä suodatettua tilavuusyksikköä kohden. Hoffsten (1999) havaitsi Hydropsychidae – vesiperhosten määrän vähenevän nimen omaan sestonin laadun heikentyessä ja, että eläinplanktonin määrä väheni selkeästi 1,9 km matkalla koskenniskalta. Lisäksi eläinplanktonin määrän on havaittu vähenevän voimakkaasti erityisesti matalissa ($\leq 1\text{m}$) luusuakoskissa runsaan suodattajapohjaeläimistön vuoksi, mutta säilyvän syvemmissä ($\geq 2\text{m}$) pidemmälle (Walks & Cyr 2004). Pohjaeläinten lisäksi vesikasvit vähentävät voimakkaasti virrassa liikkuvan planktonin määrää virtavesissä (Chandler 1937).

Pohjakerääjät käyttävät ravinnokseen pohjaan laskeutunutta hienojakoista orgaanista ainesta. Kerääjien jako suodattajiin ja pohjakerääjiin on osittain epätäydellinen, koska jotkin pohjakerääjiksi luetut selkärangattomat pitävät yllä virtausta rakentamissaan koloissa tai toukkaputkissa (Cummins & Klug 1979). Näin ollen osa pohjakerääjistä voidaan ajatella toiminnalliselta ryhmältään myös suodattajiksi.

Joidenkin pohjaeläinten suosien rakenteet ovat sopeutuneet lävistämään makrofyyttisten levien solurakenteita ja imemään solunesteitä ravinnoksi. Tähän ryhmään (piercers) kuuluviksi luetaan tavallisesti vain Hydroptilidae -heimon vesiperhostoukat (Cummins & Klug 1979).

Pohjaeläinpedot käyttävät ravintonaan elävien selkärangattomien kudoksia. Pedoilla on tavallisesti purevia ja leikkaavia suosia, joilla saaliskohteesta saadaan pitävä ote, ja se saadaan paloiteltua pienempiin osiin (Giller & Malmqvist 1999). Pedot voivat myös imeä saaliseläimestä pehmeän sisuskudoksen pistinmäisellä kärsällään tai syödä kohteensa

kokonaisena (Särkkä 1996). Monet pedot ovat generalisteja ja käyttävät ravintoa useilta trofiatasoilta ja useista ravinnonkäyttöryhmistä (Lancaster ym. 2005).

Vannoten ym. (1980) jokijatkometeorian mukaan sekä virtavesien että niiden eliöyhteisöjen rakenne ja toiminta muuttuvat ennustettavalla tavalla joen koon kasvaessa latvavesiltä mereen päin edettäessä. Teorian mukaan lämpötilan, eliöstön diversiteetin, auto-/heterotrofia -suhteen ja partikkelikoon muutosten lisäksi myös pohjaeläinten toiminnallisten ryhmien runsaussuhteet muuttuvat ennustettavasti joen koon kasvaessa. Pienissä latvajoissa on tavallisesti tarjolla runsaasti karkeaa orgaanista ainesta ja pilkkojayhdyskunnat ovat hyvin edustettuina. Keskikokoisissa joissa perifytontuotanto on pienentyneen varjostuksen vuoksi tavallisesti latvajokia suurempaa, ja kaapijayhdyskunnat ovat runsaita. Alajuoksulle edettäessä hienojakoisen orgaanisen aineksen määrä yleensä kasvaa ja suodattajapohjaeläimet, sekä erityisesti pohjakerääjät ovat jokijatkometeorian mukaan vallitseva toiminnallinen ravinnonkäyttöryhmä (Vannote ym. 1980). Luusuakosket muodostavat konseptiin poikkeuksen, jossa yläpuolisista vesialueista peräisin oleva seston muodostaa runsaan ravintolähteen ja suodattajapohjaeläinyhteisöt ovat tavallisesti voimakkaasti edustettuina.

2.2. Pohjaeläinten ravinnonkäytön tutkiminen

Perinteisiä menetelmiä pohjaeläinten ravinnonkäyttöä tutkittaessa ovat suora ravinnonkäytön havainnointi sekä suolensisältötutkimukset. Virtavesissä suorien havaintojen tekeminen eläinten ravinnonkäytössä on käytännössä hankalaa ja aikaa vievää. Ravinnonvalintakokeet on yksi tapa havainnoida eläinten ravinnonkäyttöä ja niitä on tehty myös selkärangattomilla pohjaeläimillä. Esimerkiksi Petersen (1985) totesi valintakokeessa Hydropsychidae –suodattajavesiperhostoukkien suosivan *Daphnia* –vesikirppuja detrituksen sijaan. Ravinnonvalintakokeet eivät kuitenkaan kerro eläimen todellisesta ravinnonkäytöstä luonnossa tietyllä paikalla, vaan enemmänkin preferenssistä tarjottujen ravintokohteiden välillä.

Eläinten ravinnonkäyttöä selvittäessä yleisimmin käytetty menetelmä on ollut suolensisältötutkimus (Coman ym. 2006). Suolensisältötutkimuksilla saadaan yksityiskohtaista tietoa eläimen käyttämästä ravinnosta, sekä eri ravintokohteiden keskinäisistä runsaussuhteista. Myös suolensisältötutkimukseen liittyy ongelmia. Yleisesti näin voidaan määrittää vain hyvin lyhyellä aikavälillä käytettyjä ravintokohteita ja osa ravinnosta voi olla hankalasti tunnistettavissa. Lisäksi suolen sisältö kertoo vain elion nielemästä aineksesta, eikä varsinaisesti assimiloituneesta ravinnosta (Coman ym. 2006).

Näiden yleisimpien menetelmien lisäksi on käytetty myös vasta-ainereaktioihin perustuvia, serotologisia analyysejä eläimillä, jotka eivät niele ravintoa kokonaisena. Young & Procter (1986) havaitsivat näin *Glossiphonia complanata* ja *Helobdella stagnalis* –lampijuotikkaiden (Annelida: Hirudinea) olevan opportunistisia lajeja ja käyttävän ravinnokseen pääasiassa kotiloita.

2.3. Isotooppianalyysi

Tavallisimpia alkuaineita vakaiden isotooppien analyyseissä ovat hiili (C) ja typpi (N), ja niiden $^{12}\text{C}/^{13}\text{C}$ ja $^{14}\text{N}/^{15}\text{N}$ -isotooppisuhteet. Muita ekologisten tutkimusten isotooppianalyyseissä käytettyjä alkuaineita ovat mm. rikki (S), vety (H) ja happi (O) (Peterson & Fry 1987). Isotooppisuhteet esitetään tavallisesti suhteellisenä promille (‰) erona ($\delta^{13}\text{C}$ ja $\delta^{15}\text{N}$) näytteen ja kansainvälisten standardiarvojen (kalkkikiven (PDB) hiilen ja ilman typen isotooppisuhte) välillä (Peterson & Fry 1987). Kuluttajien isotooppiarvot heijastavat assimiloituneen ravinnon isotooppiarvoja (Zah ym. 2001), mutta

ovat kuitenkin ennustettavalla tavalla raskaampien ^{13}C ja ^{15}N -isotooppien suhteen rikastuneita (Peterson & Fry 1987). Atomitasolla rikastuminen johtuu ylimääräisen neutronin vuoksi raskaamman isotoopin hitaammasta reagoinnista kemiallisissa ja fysikaalisissa reaktioissa, jolloin reaktiotuotteet ovat isotooppiarvoiltaan ($\delta^{13}\text{C}$ ja $\delta^{15}\text{N}$) kevyempiä suhteessa substraattiin ja reaktiojäänteisiin (Fry 2006). McCutchan ym. (2003) tutkimuksessa keskimääräinen isotooppisuhteen muutos hiilelle ($\Delta\delta^{13}\text{C}$; Δ kuvaa isotooppisuhteen muutosta ravinnon ja kuluttajan välillä) oli $+0,5 \pm 0,13$ ‰. Peterson & Fry (1987) ilmoittivat vastaavaksi muutokseksi noin 0,2 ‰. $\Delta\delta^{15}\text{N}$ keskiarvoksi McCutchan ym. (2003) ilmoittivat $+1,4 \pm 0,21$ ‰ selkärangaisista koostuvalla ravinnolla, $+2,2 \pm 0,30$ ‰ kasvi- ja leväpitoisella ravinnolla ja $+3,3 \pm 0,26$ ‰ erittäin proteiinipitoisella ravinnolla. Vastaavana yleisenä $\Delta\delta^{15}\text{N}$ keskiarvona Peterson & Fry (1987) ilmoittivat noin $+3,2$ ‰. Hiilen raskaamman isotoopin, ^{13}C , rikastumisen mahdollisia syitä ovat ^{12}C :n ja ^{13}C :n fraktioituminen assimilaation aikana tai hengityksessä poistuvan CO_2 :n isotooppinen keveys suhteessa assimiloituun hiileen (Peterson & Fry 1987). ^{15}N :n rikastuminen suhteessa ravintoon on pääasiallisesti seurausta isotooppisesti kevyemmän tyypin (^{14}N) suuremmasta poistumisesta erityksen mukana, jolloin ^{15}N osuus kudoksissa kasvaa (Peterson & Fry 1987). Deaminaatioprosessissa kevyempi isotooppi reagoi nopeammin, jolloin sen suhteellinen poistuminen erityksen yhteydessä on suurempaa (Fry 2006).

Suuremman rikastumisen vuoksi $\delta^{15}\text{N}$ -arvoja käytetään yleisesti trofiatason arvioimiseen ja usein pienempää $\delta^{13}\text{C}$ -muutosta arvioitaessa ravinnon ja ravintoketjun energialähteen alkuperää (Peterson & Fry 1987). Pelagiaalin kasviplankton pystyy ylen määrin käytössä olevan liuennan hiilen vuoksi suosimaan fotosynteesissä kevyempää ^{12}C -hiilen isotooppia. Tästä johtuen kasviplanktonin $\delta^{13}\text{C}$ arvo on yleensä pienempi (eli negatiivisempi), kuin fotosynteesissä CO_2 -rajoitetun litoraalin perifytonin arvo (Jardine ym. 2003). Samoin myös terrestriiset kasvit eroavat yleensä selkeästi $\delta^{13}\text{C}$ -arvoiltaan kasviplanktonista ja perifytonista (Peterson & Fry 1987). Rubisco entsyymien CO_2 fiksaatiossa tapahtuvan fraktioitumisen vuoksi terrestriiset kasvit ovat tavallisesti ^{13}C -isotooppiarvoiltaan noin 20 promillea ilman hiilidioksidin $\delta^{13}\text{C}$ -arvoa (noin -8 ‰) pienempiä, sijoittuen näin ollen kasviplanktonin ja perifytonin väliin (Fry 2006). Nämä erot siirtyvät perustuottajilta myös kuluttajille, jolloin ravintoketjun energian ja hiilen alkuperää on mahdollista arvioida (France 1995). Kun eläin käyttää kahta tai useampaa ravintolähdettä, joiden isotooppiarvot ovat selkeästi erotettavissa, voidaan käyttää ns. sekoittumismallia (mixing model), jolla pystytään selvittämään eri ravintokohteiden suhteellisia osuuksia eläimen ravinnossa (Jardine 2003).

Ravintoverkon rakenteen hahmottamisen lisäksi isotooppianalyysin etuna on, että vakaiden isotooppien suhteet antavat tietoa myös pidemmällä aikavälillä käytetystä ja assimiloidusta ravinnosta, eikä ainoastaan eläimen nielemästä materiaalista. (Peterson & Fry 1987). Eläimen ravintokohteen isotooppiarvojen muuttuessa eläimen kasvu- ja kudosten uusiutumisenopeus määrittelevät, kuinka nopeasti eläimen kudosten isotooppiarvot heijastavat ravintokohteen muuttuneita isotooppiarvoja, ja kuinka kauan ravintokohteiden isotooppiarvot heijastuvat eläimen isotooppiarvoissa (Jardine 2003). Pohjaeläinten kasvunopeus ja kudosten uusiutumisenopeus ovat suurempia selkärangaisiin eläimiin verrattuna, mikä johtaa pohjaeläinten isotooppiarvojen nopeampaan vastaavuuteen suhteessa käytettävään ravintoon. Johannsson ym. (2001) havaitsivat *Mysis relicta* (Crustacea: Mysidacea) -äyriäisillä kudosten $\delta^{15}\text{N}$ -arvojen uusiutumisen, ja näin ollen isotooppiarvojen muuttumisen ravintoa vastaavaksi olevan nopeampaa kuin $\delta^{13}\text{C}$ -arvoilla.

Monista eduista huolimatta myös isotooppisuhteiden käyttöön ja tulosten tulkintaan liittyy ongelmia. On havaittu, että useat erilaiset ravintokohdeyhdistelmät voivat tuottaa

samanlaisen isotooppisignaalin kuluttajassa (Coman ym. 2006) ja, että ontogeneettisten muutosten lisäksi lajikohtaiset erot ravinnon assimiloinnissa ja eri kudostyyppien suhteellisissa osuuksissa voivat aiheuttaa vaihtelua isotooppisignaaleihin (Lancaster & Waldron 2001).

2.4. Isotooppianalyysin sovellukset virtavesipohjaeläinten ravinnonkäyttötutkimuksissa

Yleisimmin isotooppianalyysiä virtavesien pohjaeläintutkimuksissa on käytetty tutkittaessa perustuotannon lähdettä ravintoverkossa. Tavallisesti autoktonisen (vesistöissä tuotettu orgaaninen aines) ja alloktonisen (vesistön ulkopuolelta kulkeutunut orgaaninen aines) perustuotannon osuuksia ravintoverkkojen perustana on arvioitu sekoitusmalleilla. France (1995) ja Zah ym. (2001) osoittivat, että autoktoninen perustuotanto on usein aliarvioitu virtavesiekosysteemeissä, mutta huomauttivat myös autoktonisen perifytonin isotooppiarvojen suuren vaihtelun voivan hankaloittaa tulosten tulkintaa (France 1995). Isotooppianalyysit ovat myös vahvistaneet jo aiemmin vallalla olleita käsityksiä yläpuolisista järvistä tulevan hyvälaatuisen sestonin merkityksestä luusuakoskien pohjaeläinyhteisöille (Junger & Planas 1994, Laulumaa 2007).

Isotooppianalyysit ovat antaneet uutta tietoa tutkittaessa yksittäisten pohjaeläinlajien tai lajiryhmien ravinnonkäyttöä, sekä tietoa ravintoverkkojen rakenteesta ja lajien välisistä suhteista. Raikow & Hamilton (2001) käyttivät sekoitusmalleja tutkiessaan *Sphaerium striatinum* –simpukoiden ravinnonkäyttöä ja totesivat simpukoiden assimiloiman ravinnon koostuvan suurelta osin myös sedimentin hienojakoisesta orgaanisesta aineksestä, eikä näin ollen olevan ravinnonkäyttöltään puhtaasti suodattaja. Lancaster ym. (2005) yhdistivät perinteisiä suolensisältöanalyysijä, sekä isotooppianalyysijä ja totesivat yleisesti petomaiseksi ravinnonkäyttöltään kuvaillun *Rhyacophila* –vesiperhosen olevan ravinnonkäyttöltään omnivori. Laulumaa (2007) havaitsi isotooppianalyysien avulla suodattajavesiperhoslajien ja toukka-asteiden väliset erot ravinnonkäytössä vähäisiksi luusuakoskessa, ja yleisen oletuksen mukaisesti ravinnon koostuvan suurelta osin virrassa liikkuvasta sestonista.

3. AINEISTO JA MENETELMÄT

3.1. Näytteiden keräys

Aineisto kerättiin 30.5-12.9.2007 välisenä aikana Keski-Suomessa sijaitsevasta Konneveden Siikakoskesta (N62°37'3.176" E26°20'36.8"). Siikakoski on Konnevedestä laskeva luusuakoski ja erityisesti sen suodattajapohjaeläinlajisto on runsas ja monipuolinen.

Näytteenotto suoritettiin noin kuukauden välein (yhteensä viisi näytteenottokertaa), jolloin otettiin näytteet kulloinkin saatavilla olleista pohjaeläintaksoneista. Lisäksi ravintoverkon kokonaisuuden hahmottamisen helpottamiseksi otettiin näytteet virrassa liikkuvasta orgaanisesta aineksestä (seston), pohjaleivistä sekä alloktonisesta orgaanisesta detrituksesta isotooppisen pohjatason määrittämiseksi.

Sestonnäytteet kerättiin 50µm silmäkoon planktonhaaveilla, jotka ankkuroitiin joen pohjaan ja asetettiin virran suuntaisesti suodattamaan läpivirtaavaa vettä noin viiden tunnin ajaksi. Sestonnäytteet kerättiin jokaisella näytteenottokerralla kello 10.00 ja 16.00 välisenä aikana. Vakioimalla näytteenottoajankohta pyrittiin vähentämään eläinplanktonin vuorokautisten vertikaali- ja horisontaalivaellusten mahdollista vaikutusta sestonin koostumukseen ja sitä kautta isotooppiarvoihin, ja näin lisäämään eri

näytteenottoajankohtien vertailukelpoisuutta. Pohjalevänäytteet otettiin hammasharjalla harjaamalla kivien pinnoilta ja orgaanista detritusta edusti joen pohjasta kerätty lehtikarike, joka koostui pääasiassa koivun (*Betula* sp.) lehdistä. Pohjaeläinnäytteiden keräyksessä käytettiin 500µm verkolla varustettuja potkuhaaveja, erilaiset elinympäristöt (virtausnopeus, syvyys ja pohjan rakenne) huomioiden. Näytteet laitettiin 10 litran astiaan myöhemmin samana päivänä tapahtunutta poimintaa varten.

Jokaisella näytteenottokerralla kerättiin myös viisi semikvantitatiivista potkuhaavinäytettä pohjaeläinlajiston ja runsauksien arvioimista varten. Näytettä varten potkittiin 35cm x 100cm kokoista aluetta yhden minuutin ajan. Näytteenottopisteet sijoitettiin satunnaisesti kohdealueelle ja näytteet otettiin ennen isotooppianalyysiin tarkoitettujen pohjaeläinnäytteiden keruuta. Semikvantitatiiviset pohjaeläinnäytteet säilöttiin 70 % etanoliin myöhempää määrittystä ja laskentaa varten.

Kuukauden välein suoritettujen näytteenottojen lisäksi 15.8.2007 otettiin pituusgradientinäytteet kosken sisäisen vaihtelun arvioimiseksi. Näytteet kerättiin kahdesta suodattajapohjaeläintaksonista (mäkärintoukat, Diptera: Simuliidae ja *Hydropsyche pellucidula* -vesiperhostoukat, Trichoptera: Hydropsychidae), sestonista ja eläinplanktonista. Näytteet otettiin joen pituussuunnassa 50 metrin välein koskenniskalta alkaen. Kosken pituus on noin 200 metriä, mihin etäisyydelle sijoitettiin viimeinen näytteenottoaika. Etäisyydet mitattiin 50 metrin mittanauhalla. Jokainen näytteenottoaika (0, 50, 150 ja 200 m) jaettiin edelleen joen poikittaissuunnassa kolmeen rinnakkaiseen näytteenottopisteeseen. Simuliidae ja *H. pellucidula* -yksilöt kerättiin näytteenottoaikoilta potkuhaaveilla edellä kuvatuin menetelmin. *H. pellucidula* -lajilta pituusgradientianalyysiin käytettiin kahta viimeistä (IV ja V) toukka-astetta. Sestonin isotooppiarvoja varten otettiin planktonhaavilla rinnakkaiset kokoomanäytteet (yksi minuutti / näytteenottopiste) kultakin näytteenottoaikalta. Sestonin ja eläinplanktonin määrän arvioimiseksi otettiin kultakin näytteenottopisteeltä sestonille ja eläinplanktonille erilliset kvantitatiiviset 35 litran kokoomanäytteet (5 x 7 l) Limnos -noutimella (Limnos Oy, Turku, Suomi). Näytteiden keräämisen lisäksi jokaiselta näytteenottopisteeltä mitattiin syvyys ja virtausnopeus. Syvyys mitattiin kalibroidulla mittakepillä ja virtausnopeuden (mittaussyvyys 0,6 x kokonaissyvyys) mittaamisessa käytettiin Mini Air 2 -virtausmittaria (Schiltknecht, Messtechnik Ag Swissmade).

Ajallisen kattavuuden lisäämiseksi vuonna 2007 kerättyä aineistoa täydennettiin 15.11.2006 kerätyllä pääosin suodattajapohjaeläimistä koostuneella aineistolla (Laulumaa 2007). Aineistojen keräyksessä ja käsittelyssä käytetyt menetelmät olivat yhtenevät.

Isotooppianalyysit tehtiin kaikkiaan 32 pohjaeläinlajilta tai ylemmältä taksonilta (Liite 1), joita lyhyden vuoksi kutsutaan jatkossa lajeiksi. Perinteisiin ravinnonkäyttöryhmiin kirjallisuuden (Merritt & Cummins 1996) mukaan jaoteltuina suodattajapohjaeläimiä löydettiin kaikkiaan 9 lajia, kaapijoita, pilkkoojia tai kerääjiä yhteensä 17 lajia ja petoja 6 lajia. Lisäksi suodattajavesiperhoslajeilta löydettiin ja analysoitiin pääsääntöisesti useamman kuin yhden toukka-asteen yksilöitä. Suodattajavesiperhosten yhteydessä toukka-aste merkitään jatkossa yleisen merkitsemistavan mukaisesti roomalaisella numeroinnilla.

3.2. Näytteiden käsittely

Seston-, pohjalevä- ja detritusnäytteiden sisältö tutkittiin silmämääräisesti mikroskoopin avulla näytteiden mukana tulleiden pohjaeläinten poistamiseksi ja luotettavampien isotooppisten pohjatasoarvojen saavuttamiseksi.

Pohjaeläinten poiminta, tunnistus ja ryhmittely toukka-asteisiin suoritettiin käyttäen apuna preparointimikroskooppia. *Polycentropus flavomaculatus* (Trichoptera: Polycentropodidae), *Neureclipsis bimaculata* (Trichoptera: Polycentropodidae), *H. pellucidula*, *Hydropsyche siltalai* (Trichoptera: Hydropsychidae), *Cheumatopsyche lepida* (Trichoptera: Hydropsychidae) ja *Rhyacophila nubila* (Trichoptera: Rhyacophilidae) vesiperhoslajien toukka-asteet määritettiin preparointimikroskoopin mittaokulaarin avulla pääkapseleiden leveyden ja kirjallisuustietojen (Edington & Hildrew 1981, Otto 1985) perusteella. Suolensisällön vaikutusta yksilöiden isotooppiarvoihin pyrittiin minimoimaan laittamalla yksilöt määritysten jälkeen elävänä pienessä vesimäärässä 0,5 litran pakasterasioihin viileään tilaan 16 tunnin ajaksi lajeittain ja toukka-asteittain jaoteltuina (3-8 yksilöä/rasia). Rasioiden kannet jätettiin auki, eikä lisäilmastusta käytetty. Tämän lisäksi osa yksilöistä säilöttiin 70% etanoliin myöhemmin tapahtuvaa suolensisällön tarkastelua varten. Näitä yksilöitä ei käytetty isotooppianalyyysiin.

Suolensisältönsä tyhjentäneet eläimet laitettiin tämän jälkeen lasikuitupohjaiselle suodatinpaperille ja kuivattiin 60 °C:ssa 85 tuntia. Samoin kuivattiin myös pohjalevä-, seston- ja detritusnäytteet. Ennen kuivausta sestonnäytteet jaettiin 100µm ja 500µm seulan läpäiseviin osioihin, jotka imusuodatettiin lasikuitusuodattimille. Eläimet kuivattiin kokonaisina, mutta toukkaputkelliset vesiperhoset ilman toukkaputkea ja *Sphaerium corneum* (Bivalvia: Sphaeriidae) -simpukoilta, sekä *Ancylus fluviatilis* (Gastropoda: Ancylidae) ja *Radix* sp. (Gastropoda: Lymnaeidae) -kotiloilta analysoitavaksi irrotettiin ainoastaan pehmeä sisäkudos.

Kunkin eläimen kuivapaino punnittiin, minkä jälkeen eläimet hienonnettiin jauheeksi sauvan ja kupin avulla. Isotooppianalyyysiä varten jauhetta punnittiin 0,5-0,7 mg näytteiksi tinakapseleihin. Eläimet joiden kuivapaino oli riittävä (yli 0,5 mg) analysoitiin yksilöittäin. Kaikkein pienimpiä eläimiä laitettiin kaksi yksilöä samaan näytteeseen riittävän näyttemäärän saamiseksi.

Isotooppianalyyysissä käytettiin Flash 1112 Series EA –alkuaineanalyysointia yhdistettynä Thermo Finnigan DELTA^{plus} Advantage läpivirtausmassaspektrometriin. Laboratorion sisäisten standardien keskihajonta oli alle 0,2 ‰, ja saadut ¹³C / ¹²C ja ¹⁵N / ¹⁴N -suhteet ilmoitettiin suhteellisenä promille (‰) erona näytteiden ja kansanvälisten standardien (PDB kalkkikivi ja ilmakehän typpi) välillä seuraavan kaavan mukaan:

$$\delta X = (R_{\text{näyte}} / R_{\text{standardi}} - 1) \times 1000,$$

jossa X on ¹³C tai ¹⁵N ja R vastaava ¹³C / ¹²C tai ¹⁵N / ¹⁴N suhde.

Näytteenottopisteiltä saadut seston- ja eläinplanktonnäytteet konsentroidtiin 50 µm planktonhaavin avulla ja säilöttiin 0,5 litran muovipulloihin. Sestonin kokonaismäärät määritettiin imusuodattamalla konsentroidut sestonnäytteet esipunnituille lasikuitupapereille ja punnitsemalla ne uudelleen imusuodatuksen ja kuivauksen jälkeen. Jokaisen näytteenottopisteen eläinplanktonnäytteestä tehtiin kolme 10 ml planktonkyveteissä laskeutettua ositetta, joista laskettiin vesikirppujen (Cladocera), hankajalkaisäyriäisten (Copepoda) ja rataseläinten (Rotifera) tiheydet.

Isotooppiarvojen ajallista ja paikallista vaihtelua, sekä sestonin ja eläinplanktonin paikallista muutosta tarkasteltiin monimuuttuja varianssianalyyysien (MANOVA) avulla. Tilastollisissa testauksissa käytettiin SPSS 14.0.0 -ohjelmaa.

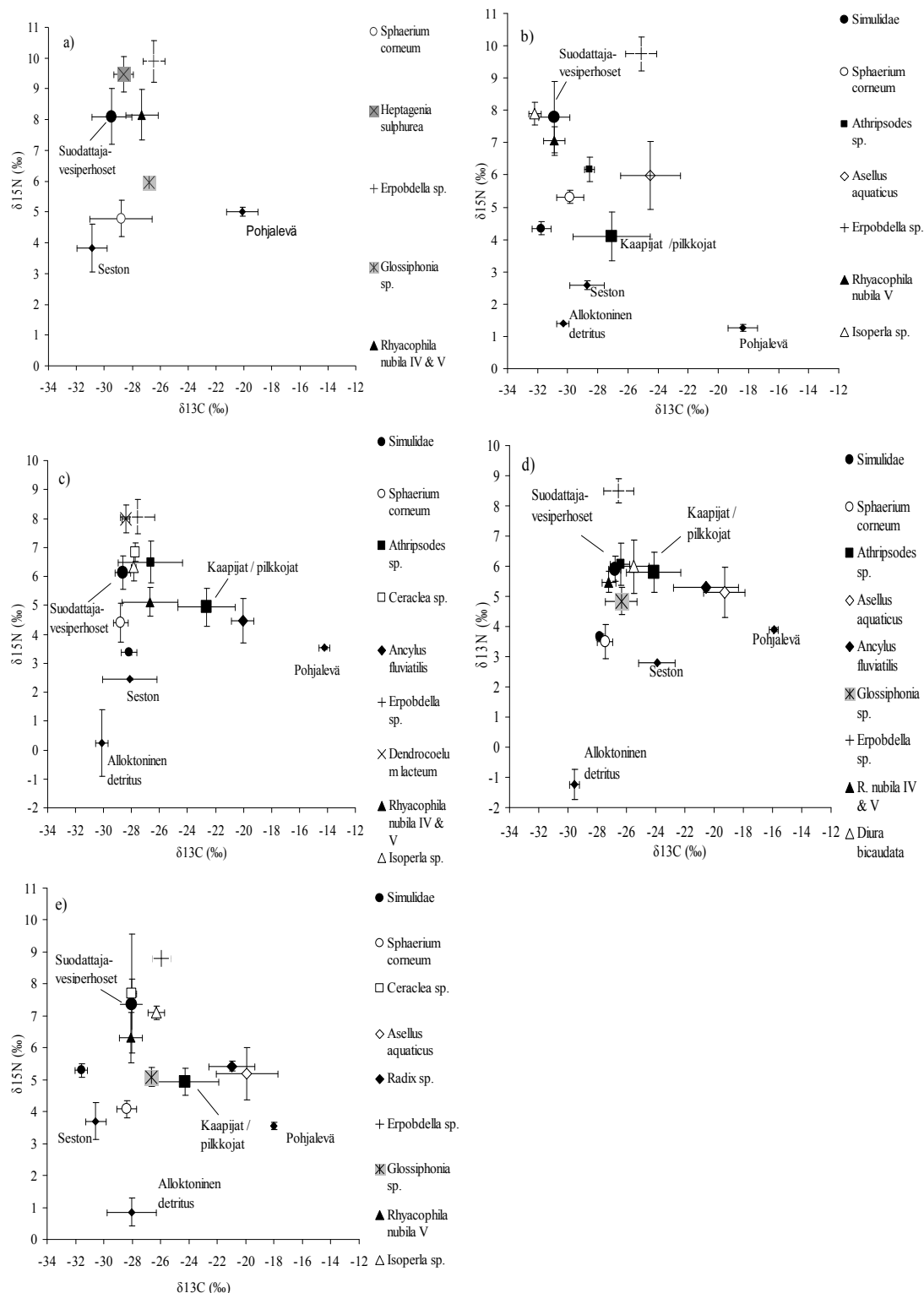
Isotooppisissa sekoitusmalleissa ravintokohteiden suhteelliset osuudet laskettiin Isoerror 1.04 (Microsoft Excel 2000) laskupohjalla (Phillips & Gregg 2001). Sekoitusmalleja muodostettaessa isotooppisuhteen muutoksena hiilelle ($\Delta\delta^{13}\text{C}$) käytettiin +0,2 ‰ ja typelle ($\Delta\delta^{15}\text{N}$) +2,2 ‰. Arvot vastaavat yleisesti kirjallisuudessa (mm.

McCutchan ym. 2003, Peterson & Fry 1987) esitettyjä arvoja. Isotooppisina pohjatasoina (seston, pohjalevä, alloktoninen detritus) käytettiin kyseisen näytteenottoajankohdan ja edellisen näytteenottoajankohdan keskiarvoja. Tällä pyrittiin vähentämään isotooppisten pohjatasojen ajallisen vaihtelun aiheuttamaa harhaa laskettaessa ravintokohteiden suhteellisia osuuksia eläimen ravinnossa. Lisäksi sekoitusmalleja muodostettaessa oletetun ravinnonkäytön mukaan muodostetuille pohjaeläinryhmille (suodattajavesiperhoset, kaapijat / pilkkojat) laskettiin lajikohtaisilla yksilömäärillä (Liite 3) painotetut $\delta^{13}\text{C}$ ja $\delta^{15}\text{N}$ keskiarvot, jotka näin vastaavat paremmin ryhmien keskiarvoja.

4. TULOKSET

Sestonin, pohjalevien ja alloktonisen detrituksen isotooppiarvot erosivat selkeästi kaikkina ajankohtina sekä toisistaan että pohjaeläinten isotooppiarvoista (Kuva 1). Sestonnäytteiden 100 μm ja 500 μm :n ositteet erosivat isotooppiarvoiltaan vain vähän, joten ravintoverkon tarkastelussa ositteet yhdistettiin yhdeksi seston –arvoksi käyttäen ositteiden keskiarvoa. Useimmilla näytteenottokerroilla 500 μm ositteen $\delta^{15}\text{N}$ arvot olivat hienoisesti (0,05-0,82 ‰) 100 μm ositteen arvoja suuremmat antaen viitteitä eläinplanktonin suuremmasta osuudesta 500 μm näytteessä. Keväällä (30.5.) otettuja näytteitä lukuun ottamatta alloktonisen detrituksen $\delta^{15}\text{N}$ arvot poikkesivat selkeästi sestonin ja pohjalevien $\delta^{15}\text{N}$ arvoista sijoittuen huomattavasti alemmalle tasolle (Kuva 1).

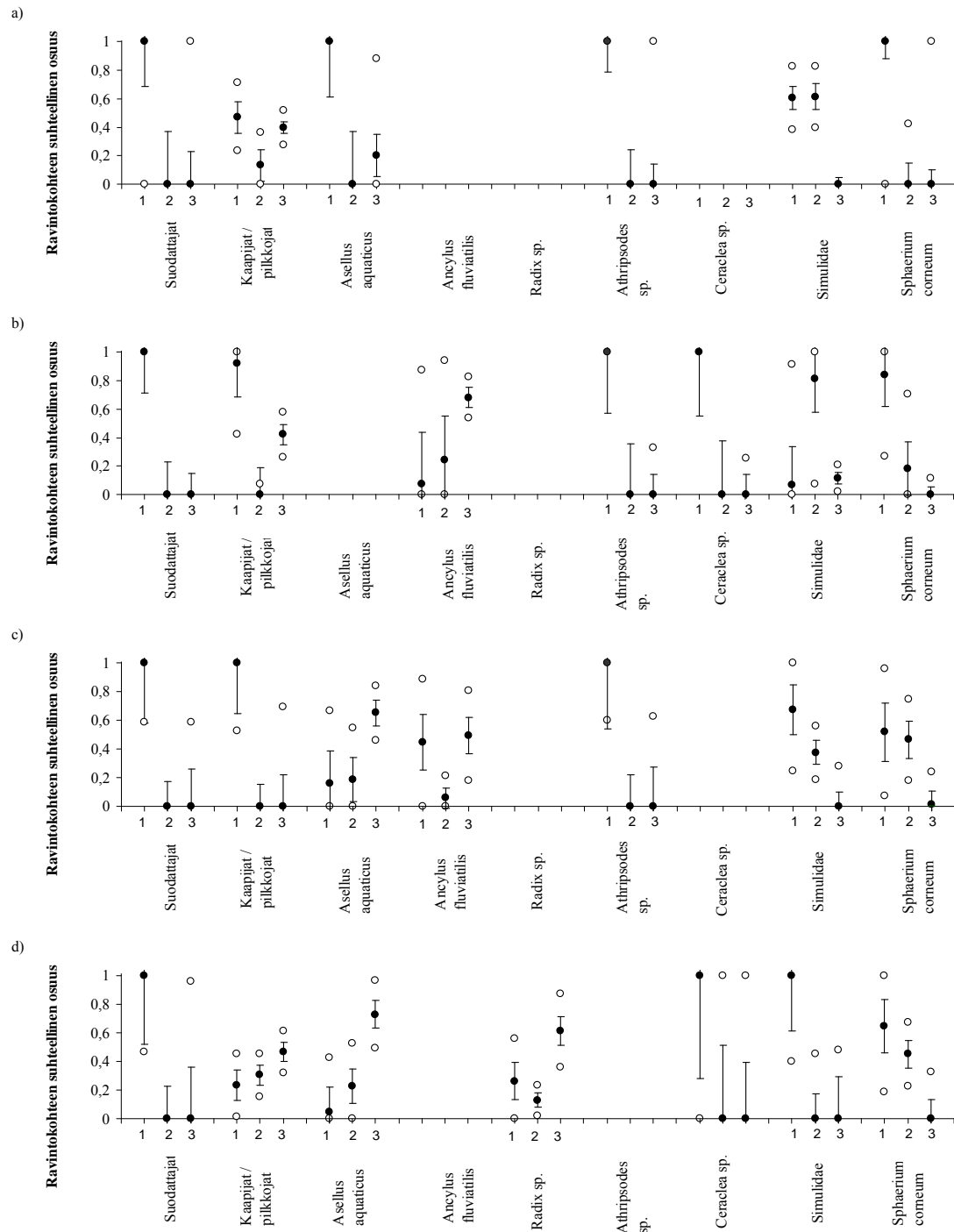
Pohjaeläinten isotooppiarvoissa havaittiin jokaisena ajankohtana eroja lajien välillä (Liite 3). Suodattajavesiperhosryhmän sisällä lajien ja toukka-asteiden väliset erot isotooppiarvoissa olivat kaikkina ajankohtina kuitenkin hyvin vähäisiä. Ainoastaan *C. lepida* ja *Brachycentrus subnubilus* (Trichoptera: Brachycentridae) -vesipehoslajit erottuivat säännöllisesti muista suodattajavesiperhosista $\delta^{15}\text{N}$ arvojen suhteen (Liite 3). Yleisesti suodattajia tarkastellessa pallosimpukka (*Sphaerium corneum*) ja mäkäräntoukat (Simuliidae) asettuivat toistuvasti $\delta^{15}\text{N}$ arvojen suhteen alimmalle tasolle. Kaapija / pilkkojaryhmän sisällä vaihtelu $\delta^{13}\text{C}$ arvojen osalta oli suodattajapohjaeläimiä suurempaa (Kuva 1). Erityisesti *Ceraclea* (Trichoptera: Leptoceridae) ja *Athripsodes* (Trichoptera: Leptoceridae) -vesiperhoset poikkesivat isotooppiarvoiltaan selkeästi muista kaapijoista. *Erpobdella* sp. (Annelida: Erpobdellidae) –juotikkaat sijoittuivat toistuvasti 3.7.2007 löydettyjen maitolattanoiden (*Dendrocoelum lacteum*, Tricladida: Dendrocoelidae) lisäksi $\delta^{15}\text{N}$ arvoiltaan muita pohjaeläimiä korkeammalle tasolle. Muut tutkitut predaattoripohjaeläimet *Glossiphonia* sp., *Diura bicaudata* (Plecoptera: Perlodidae), *Isoperla* sp. (Plecoptera: Perlodidae) ja *R. nubila* asettuivat $\delta^{15}\text{N}$ arvoiltaan selkeästi edellisiä matalammalle tasolle (Kuva 1).



Kuva 1. Havaitut $\delta^{13}\text{C}$ ja $\delta^{15}\text{N}$ -arvot eri ajankohtina a) 15.11.2006 b) 30.5.2007 c) 3.7.2007 d) 7.8.2007 ja e) 12.9.2007 lajeittain tai lajiryhmittäin jaoteltuina (keskiarvo \pm keskihajonta).

Silmämääräisesti arvioituna pohjaeläinravintoverkko pohjautui huomattavissa määrin yläpuolisesta järvestä peräisin olevaan sestoniin ja vain vähäisesti pohjaleviin (Kuva 1).

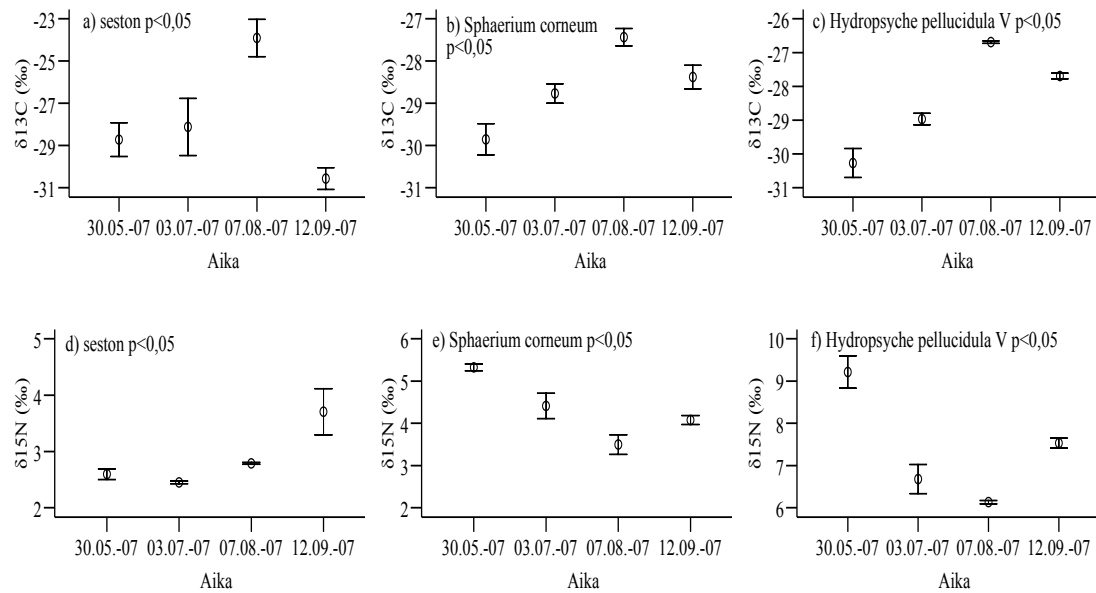
Sekoitusmallien perusteella ainoastaan *Radix* sp., *A. fluviatilis* ja *Asellus aquaticus* (Crustacea: Isopoda) -lajeilla pohjalevien havaittiin ajoittain muodostavan yli 50 % eläimen käyttämästä ravinnosta (Kuva 2). Mallit antoivat myös viitteitä alloktionisen aineksen ajoittaisesta merkityksestä pallosimpukoille (*S. corneum*) ja mäkäräntoukille (Simuliidae) (Kuva 2).



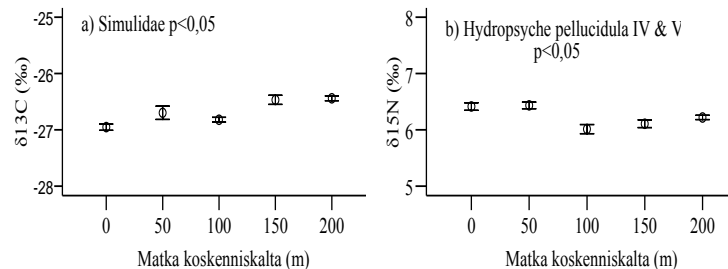
Kuva 2. Eri ravintokohteiden suhteelliset osuudet lajiryhmien tai lajien ravinnossa ajankohdittain a) 30.5.07, b) 3.7.07, c) 7.8.07 ja d) 12.9.07. Kiinteä ympyrä on keskimääräinen osuus eläimen ravinnossa, janat keskiarvon keskivirhe ja avonaiset ympyrät 95 % luottamusväli. Numerot ilmoittavat tarkastellut ravintokohteet 1: Seston, 2: Alloktioninen aines, 3: Pohjalevät.

Semikvantitatiivisessa tarkastelussa suodattajapohjaeläimet ja erityisesti mäkäräntoukat olivat yksilömääräisesti voimakkaasti edustettuina. Lisäksi erityisesti runsaina esiintyvillä pohjaeläinlajeilla havaittiin selkeää ajankohtien välistä vaihtelua yksilömäärissä (Liite 2).

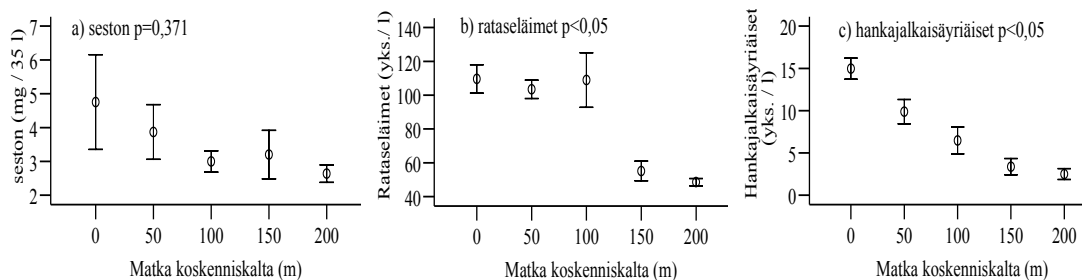
Monilla lajeilla isotooppiarvot vaihtelivat näytteenottoajankohtien välillä ja suodattajien isotooppiarvojen muutokset seurasivat selkeästi sestonin isotooppiarvojen ajallisia muutoksia (Kuva 3). Kosken sisäisen pituusgradientin isotooppiarvot erosivat $\delta^{13}\text{C}$ arvoiltaan mäkäräntoukilla, sekä $\delta^{15}\text{N}$ arvoiltaan *H. pellucidula* -suodattajavesiperhosilla, mutta erot olivat hyvin vähäisiä (Kuva 4). Sestonin isotooppiarvoissa ei kosken sisäisiä eroja havaittu. Hankajalkaisäyriäisten ja rataseläimien tiheydet vähenivät koskenniskalta alaspäin siirryttäessä, mutta sestonin kokonaismäärä ei suuren hajonnan vuoksi eronnut tilastollisesti näytteenottoaikojen välillä, vaikka vähenemää oli silmämääräisesti havaittavissa (Kuva 5). Vesikirppuja löydettiin näytteistä ainoastaan satunnaisesti, eikä tilastollinen vertailu kosken sisäisen vähenemän toteamiseksi ollut näin ollen mahdollista.



Kuva 3. Esimerkkejä $\delta^{13}\text{C}$ - a) seston b) *Sphaerium corneum* c) *Hydropsyche pellucidula* V ja $\delta^{15}\text{N}$ -arvojen d) seston, e) *Sphaerium corneum* f) *Hydropsyche pellucidula* V ajallisesta vaihtelusta (keskiarvo \pm keskivirhe), sekä tilastolliset merkitsevyystasot ajankohtien välisille eroille.

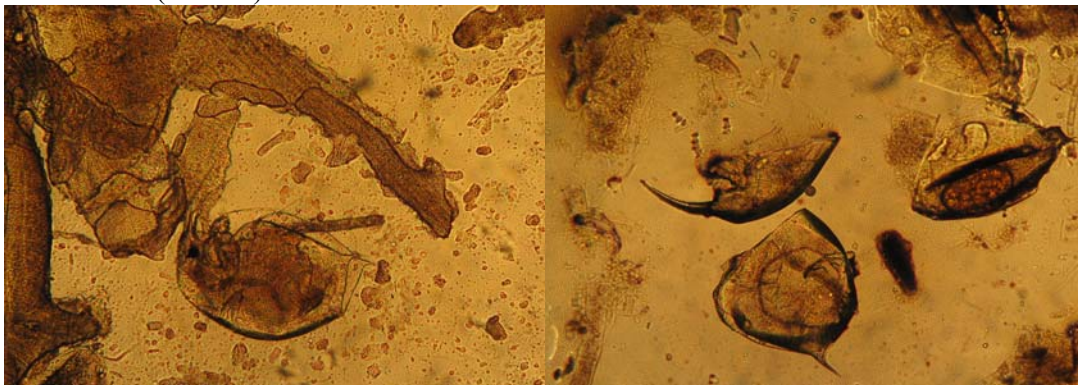


Kuva 4. Isotooppiarvojen vaihtelu kosken pituussuunnassa a) Simulidae, b) *Hydropsyche pellucidula* IV & V pohjaeläinlajeilla, sekä paikkojen välisten erojen tilastolliset merkitsevyystasot.



Kuva 5. a) sestonin kokonaismäärän, sekä b) rataseläinten ja c) hankajalkaisäyriäisten tiheyden pitkittäissuuntainen vaihtelu Siikakoskessa (keskiarvo \pm keskivirhe), sekä tilastolliset merkitsevyytasot näytteenottoaikkojen välisille eroille.

Sestonnäytteiden sisältö koostui pääasiallisesti kasvi- ja eläinplanktonista, sekä detrituksesta. Joukossa oli satunnaisesti myös makroskooppisten selkärangattomien jäänteitä. Suodattajavesiperhosten suolensisällöt koostuivat tilavuuksiltaan silmämääräisesti arvioituna pääasiassa eläinplanktonista, sekä vähäisessä määrin piilevistä, lisäksi joukossa oli runsaasti tunnistamatonta ainesta (Kuva 6). Trofiatasoltaan korkeimmalle asettuneiden *Erpobdella* -juotikkaiden suolen sisällöistä löydettiin mm. kokonaisia mäkäräntoukkia, sekä *Baetis* sp. (Ephemeroptera: Baetidae) -päivänkorentojen ruumiinosia (Kuva 7).



Kuva 6. *H. pellucidula* -yksilöiden (V -toukka-aste) suolensisältöä 15.11.2006: eläinplanktonia, piileviä, sekä suolen seinämän kappeleita ja määrittelemätöntä detritusta.



Kuva 7. *Erpobdella* sp. -yksilöiden suolensisältöä: *Baetis* sp. -päivänkorennotoukkia ja mäkäräntoukkia (*Simulidae*).

5. TULOSTEN TARKASTELU

Vakaiden isotooppien analyysit osoittivat, että ravintoverkon tutkittujen osakkaiden ravinto / energia pohjautui kaikkina ajankohtina selkeästi yläpuolisesta järvestä tulevaan sestoniin. Tämä vahvistaa aikaisempia päätelmiä (Junger & Planas 1994, Doi ym. 2008) yläpuolisista järvistä tulevan hyvälaatuisen sestonin merkityksestä luusuakoskien pohjaeläinyhteisöille. Erityisesti suodattajapohjaeläimille sestonin merkitys oli odotetusti hyvin suuri. Suodattajapohjaeläimet olivat myös yksilömääräisesti voimakkaasti edustettuina (Liite 2), mikä on tyypillistä tällaisille luusuasysteemeille (Richardson & Mackay 1991). Yleisesti semikvantitatiivisten laskentojen perusteella voidaan todeta isotooppisissa tarkasteluissa olleen mukana kaikki Siikakoskessa runsaina esiintyvät pohjaeläintaksonit, joten mitään merkittäviä ravintoverkon osakkaita ei tarkasteluista näyttäisi puuttuvan.

Suodattajista pallosimpukan (*S. corneum*) ja mäkäräntoukkien (Simuliidae) sijoittuminen $\delta^{15}\text{N}$ arvojen suhteen alimmalle tasolle tukee käsitystä siitä, että ne suodattavat kasviplanktonia ja muuta hienojakoista orgaanista ainesta (Vaughn & Hakenkamp 2001, Hackman 1985). Isotooppisuhteisiin perustuvat sekoitusmallit antoivat ajoittain viitteitä myös alloktionisen aineksen merkityksestä pallosimpukoille ja mäkäräntoukille. Tämä on kuitenkin todennäköisesti seurausta sestonin ositteiden isotooppiarvojen yhdistämisestä tuloksissa, hienojakoisen orgaanisen aineksen sijoittuessa käytettyjä sestonin keskiarvoja matalammalle $\delta^{15}\text{N}$ tasolle ja sestonin vastaavan näin todellisuudessa suurempaa osuutta ravinnossa kuin sekoitusmalleilla arvioitiin. Lisäksi keväällä (30.5.) sestonin ja alloktionisen aineksen muita ajankohtia vähäisemmät erot isotooppiarvoissa vaikeuttivat mallien luotettavaa muodostamista. Suodattajavesiperhoset asettuivat $\delta^{15}\text{N}$ arvoiltaan, ja näin ollen trofiatasoltaan, hieman korkeammalle tasolle, mikä kuvaa selkeästi lajien jo aiemmin havaittua omnivorista, mutta kuitenkin eläinpitoiseen materiaaliin painottuvaa ravinnonkäyttöä (Petersen 1985, Otto 1985). Tätä tukee myös eläinplanktonin suuri osuus suolensisällöissä. Toistuvasti hieman alempien $\delta^{15}\text{N}$ arvojen perusteella näyttäisi, että *C. lepida* ja *B. subnubilus* -toukat käyttäisivät ainakin jossain määrin enemmän kasvi- ja detritusperäistä ravintoa verrattuna muihin suodattajavesiperhoslajeihin. Vaikka suodattajavesiperhosten pyyntiverkkojen silmäkoon yleisesti tiedetään vaihtelevan lajeittain sekä toukka-asteittain, ja erilaisen silmäkoon voisi olettaa erilaistavan ravinnonkäyttöä voimakkaammin, havaittiin erot ravinnonkäytössä isotooppianalyysien perusteella kuitenkin käytännössä vähäisiksi. Tämä voi johtua siitä, että virrassa liikkuvaa korkealaatuista sestonia on yksinkertaisesti ylen määrin tarjolla, jolloin verkon silmäkoko ei rajoita saatavilla olevan ravinnon laatua tai määrää. Toukka-asteiden isotooppiarvojen samankaltaisuuden vuoksi ei myöskään eläimen koolla voida olettaa olevan vaikutusta trofiatasoon tai ravinnonkäyttöön tutkitussa ympäristössä.

Hieman yllättäen myös perinteisesti kaapijoiksi tai pilkkojiksi luokitellut pohjaeläimet näyttivät käyttävän hiilen ja energian lähteenä sestoniin voimakkaasti pohjautuvaa ravintoa. Perinteisesti kaapijoiksi miellettyjen *Ancylus* ja *Radix* -kotiloiden isotooppiarvot kuitenkin osittain vahvistavat yleisiä käsityksiä pohjalevien merkityksestä näille lajeille. On kuitenkin huomion arvoista, että myöskään näillä lajeilla ravinnonkäyttö ei pohjautunut puhtaasti pohjaleviin, vaan seston muodosti usein huomattavan osan ravinnosta. Pohjalevien merkitys ravintokohteena kuitenkin kasvoi syksyä kohden, mikä on mahdollisesti seurausta perifytonin määrän lisääntymisestä kasvukauden aikana. Pohjalevien määrää ei kuitenkaan mitattu kvantitatiivisin menetelmin, joten arvio pohjalevien määrän lisääntymisestä perustuu ainoastaan silmämääräiseen arviointiin. Sestonin suuri merkitys hiilen lähteenä muille kuin suodattajapohjaeläimille voi johtua mahdollisesti kaapijapohjaeläinten selektiivisestä ravinnonkäytöstä (aktiivinen

selektiivisyys) tai assimilaatioeroista eri ravintokohteiden välillä (passiivinen selektiivisyys), jolloin pohjaleviin tarttunut seston voisi olla pohjaleviä tehokkaammin assimiloitavissa ja näin ollen heijastua isotooppiarvoihin, vaikka sen suhteellinen osuus eläimen nielemästä ravinnosta voi olla pieni. On kuitenkin huomioitava, että useiden kaapijapohjaeläinten morfologiset sopeutumukset pohjalevien kaapimiseen kivien pinnoilta eivät todennäköisesti mahdollista kovin suurta selektiivisyyttä ravinnonotossa. Esimerkiksi kaapimiseen erikoistunut raastinlevy kotiloilla ei oletettavasti mahdollista voimakasta valikoivuutta varsinaisen pohjalevän tai siihen tarttuneen sestonin välillä. Näin ollen pohjalevän mukana tulleen korkealaatuisen sestonin parempaa assimilaatiotehokkuutta filamenttiseen pohjalevään tai alloktoniseen detritukseen verrattuna voidaan pitää todennäköisempänä syynä sestonin suureen osuuteen ravinnossa myös kaapija- / pilkkojapohjäläimillä. Tätä teoriaa tukevat myös Aberle ym. (2005) vesisiiralla (*A. aquaticus*) ja *Potamopyrgus antipodarum* (Hydrobiidae: Gastropoda) -kotilolla tekemä ravinnonkäyttöä vertaileva tutkimus, jossa juuri passiivisella ruuansulatusjärjestelmään ja assimilaatiotehokkuuteen perustuvalla selektiivisyydellä havaittiin olevan vaikutusta ravinnonkäytön erilaistumiseen. Assimilaatiotehokkuudella tässä yhteydessä tarkoitetaan tehokkuutta, jolla eläin pystyy käyttämään nielemäänsä ravintoa kasvuun, lisääntymiseen ja metabolisiin toimintoihin. Eläimen kasvun kautta erot ravintokohteiden assimilaatiotehokkuudessa välittyvät myös eläimen kudosten isotooppiarvoihin.

Alhaisten $\delta^{15}\text{N}$ arvojen perusteella ei alloktonista detritusta voida tutkitussa luusuasyteemissä ja analysoitujen pohjäläinlajien osalta pitää yleisesti merkittävänä ravintolähteenä. Myös alloktonisen detrituksen vähäinen määrä ja sijoittuminen ainoastaan aivan rantavyöhykkeeseen antavat viitteitä vähäisestä käytettävyydestä. Vesisiira on yleisesti luokiteltu ravinnonkäytöltään alloktonisen detrituksen pilkkojaksi. Lisäksi detrituksen pinnalla sijaitsevan biofilmin (bakteereja, sieniä, alkueläimiä ym.) on arveltu muodostavan mahdollisesti tärkeän osan ravinnosta (Williams 1962). Aberle ym. (2005) kuitenkin tulkitsivat, että alloktoninen aines ei todennäköisesti muodosta suurinta osaa ravinnosta, vaan korostivat pohjalevien merkitystä ravinnossa. Sekoitusmalleilla ajoittain havaitut pohjalevien yli 50 % osuudet vesisiiran ravinnossa tukevat näitä havaintoja pohjalevien merkityksestä. Bergfur (2007) havaitsi myös virtavesien tuottavuuden heijastuvan vesisiiran ravinnonkäytössä, ravinnon painottuessa pohjaleviin vähäravinteisissa ja karkeaan orgaaniseen ainekseen (CPOM) runsaampiravinteisissa virtavesiekosysteemeissä. Siikakoski saa alkunsa niukkaravinteisesta Konnevedestä, tukien näin käsitystä pohjalevien merkityksestä vähäravinteisissa virtavesissä, lisäksi pilkottavaa detritusta on luusuakoskessa niukasti tarjolla. Vesisiiran esiintyminen hyvin monenlaisissa vesiympäristöissä ja kirjallisuuden vaihtelevat arviot eri ravintokohteiden merkityksestä antavat viitteitä lajin suuresta joustavuudesta ravinnonkäytön ja sen seurauksena myös elinympäristöjen suhteen.

Runsaslukuisena esiintyvät mäkäräntoukat olisivat $\delta^{13}\text{C}$ ja $\delta^{15}\text{N}$ arvojen perusteella mahdollisesti tärkeä ravintokohde petomaisille *R. nubila* –vesiperhostoukille, sekä *Isoperla* sp. ja *D. bicaudata* –koskikorennoille. Lancaster ym. (2005) suolensisältö- ja isotooppianalyysiin perustuva arvio *Rhyacophila* –lajin omnivorisuudesta on mahdollista myös tässä tapauksessa, mutta on otettava huomioon myös mäkäräntoukkien määrä joka oli tässä luusuasyteemissä mahdollisesti huomattavasti suurempi. Laulumaa (2007) havaitsi Siikakosken *R. nubila* –yksilöiden suolensisältöjen koostuvan mm. *B. subnubilus*, sekä *Neureclipsis bimaculata* (Trichoptera: Polycentropodidae) –vesiperhostoukkien jäänteistä, suurimman osan suolensisältöistä ollessa kuitenkin tunnistamattomissa olevaa ainesta. Kyseisen tutkimuksen ajankohtana mäkäräntoukkia ei elinkierron vaiheen vuoksi ollut kuitenkaan koskessa saatavilla. Voidaankin todeta *R. nubila* –vesiperhosten olevan

ravinnonkäytöltään joustava ja käyttävän kunakin ajankohtana runsaimmin esiintyviä tai kustannus / hyötysuhteeltaan edullisimpia ravintokohteita. Malmqvist ym. (1991) tekivät *Isoperla grammatica* ja *I. difformis* (Plecoptera: Perlodidae) –lajien suolensisältöanalyysyjä ja havaitsivat ravinnon muodostuvan muun muassa kasvimateriaalista, surviaissääskentoukista (Chironomidae), mäkäräntoukista ja äyriäisistä (Crustacea), suhteellisten osuuksien vaihdella mm. lajien, ajankohdan ja yksilötiheyksien välillä. Tässä tutkimuksessa ei havaittu selkeätä vuodenaikaisvaihtelua *Isoperla* sp. yksilöiden $\delta^{15}\text{N}$ arvoissa ja tätä kautta huomattavia eroja omnivorisuudessa eri ajankohtina. Myöskään $\delta^{13}\text{C}$ arvot eivät tukeneet ainakaan pohjalevien käyttöä merkittävänä ravintokohteena.

Erpobdella –juotikkaat sijoittuivat toistuvasti $\delta^{15}\text{N}$ arvojen perusteella muita pohjaeläinlajeja korkeammalle trofiatasolle, todennäköisimmän ravintokohteen ollessa muut pohjaeläinryhmät. Tulokset ovat yhteneviä Toman & Dall (1997) tulosten kanssa, ja lisäksi isotooppianalyysien tuloksia tukevat suolensisällöistä löytyneet märehtoukat, sekä *Baetis* –päivänkorentojen ruumiinosat. $\delta^{13}\text{C}$ ja $\delta^{15}\text{N}$ arvojen mukaan 3.7.2007 löytyneet *D. lacteum* –maitolattanat käyttivät hyvin samankaltaista ravintoa tutkittujen *Erpobdella* –yksilöiden kanssa (Liite 3). Young & Procter (1986) totesivat *Glossiphonia* –juotikkaiden käyttävän ravinnokseen erityisesti kotiloita (Gastropoda) sekä vähemmissä määrin piensimpukoita (Sphaeriidae). Saadut tulokset kuitenkin näyttävät tukevan erityisesti pallosimpukoiden suurta osuutta Siikakosken *Glossiphonia* –juotikkaiden ravinnossa, eikä kotiloihin pohjautuvaa ravinnonkäyttöä ollut havaittavissa. Tämän selittänee se että pallosimpukoita on koskessa tarjolla moninkertaisesti verrattuna kotiloihin (Liite 2).

Ceraclea sp. ja *Athripsodes* sp. -vesiperhoset poikkesivat isotooppiarvoiltaan muista kaapijoista sijoittuen hyvin lähelle suodattajavesiperhosia. Ainakin *Ceraclea* –vesiperhosten on todettu käyttävän ravintonaan järvisientä (Porifera: Spongillidae) (Merritt & Cummins 1996), mikä voi olla syynä muista kaapijoista eriytyneisiin tuloksiin. Suodattamalla ravintonsa keräävän järvisienen $\delta^{13}\text{C}$ arvojen voisi olettaa sijoittuvan lähelle virrassa liikkuvan sestonin $\delta^{13}\text{C}$ arvoja mahdollistaen tämän kaltaisen oletuksen muodostamisen. Järvisienen isotooppiarvojen puuttuessa tätä ei kuitenkaan tämän tutkimuksen puitteissa voida varmistaa. Järvisientä on kuitenkin näytteenottojen jälkeen varmistettu esiintyvän Siikakoskessa.

Se että suodattajien isotooppiarvot selkeästi seurasivat ajallisesti sestonin arvoja vahvistaa käsitystä sestonin voimakkaasta merkityksestä suodattajayhteisöille. Johannsson ym. (2001) tuloksista poiketen $\delta^{13}\text{C}$ arvot seurasivat ravinnon arvoja selkeästi lyhyemmällä viiveellä kuin $\delta^{15}\text{N}$ arvot. Pyörökuonosiialla (*Coregonus nasus*) tehdyissä kokeissa Hesslein ym. (1993) eivät havainneet eroja $\delta^{13}\text{C}$ ja $\delta^{15}\text{N}$ arvojen muutosnopeudessa. Kysymys onkin mahdollisesti lajikohtaisista eroista, tai eroista hiilen ja typen käytettävyydessä eri ekosysteemeissä. Sestonin isotooppiarvojen nopeampi ajallinen vaihtelu suhteessa pohjaeläinten kasvu- ja kudosten uusiutumisen nopeuteen näkyi pohjaeläinten isotooppiarvojen ajallisena viiveenä suhteessa ravintokohteeseen. Tämä ajallinen viive on yleistä ravintoketjuissa isotooppiarvojen vaihtelun ollessa nopeampaa perustuotantotasolla (O'Reilly & Hecky 2002). Kudosten uusiutumisen ja isotooppisen muutoksen nopeus oli kuitenkin suuri suhteessa näytteenottotiheyteen jolloin ajankohtien väliset erot näkyvät isotooppiarvoissa. Näytteenottotiheyden voidaan näin olettaa olleen riittävä kyseisten pohjaeläinryhmien ravinnonkäyttöä arvioitaessa. Tuloksissa esiintyvä isotooppiarvojen ajallinen vaihtelu vahvistaa kirjallisuudessa (O'Reilly & Hecky 2002, Syväranta ym. 2006) korostettua ajallisen vaihtelevuuden merkitystä ja tämän huomioimista näytteenotossa luotettavien tulkintojen muodostamiseksi.

Vaikka eläinplanktonin ja silmämääräisesti myös sestonin kokonaismäärä väheni kosken sisällä, oli määrä alemmillakin näytteenottoaikoilla todennäköisesti riittävä mahdollistamaan suodattajien selektiivisen ravinnonkäytön, eikä muutos tämän vuoksi näkynyt yleisesti isotooppiarvoissa tai havaitut muutokset olivat pieniä. Pidemmällä etäisyydellä tarkasteltuna sestonin laadussa ja määrässä todennäköisesti tapahtuisi suurempia muutoksia, mikä saattaisi heijastua selvempinä eroina myös kuluttajien isotooppiarvoissa. Doi ym. (2008) tutkimuksessa planktonin merkitys kerääjä- suodattajille oli suurin ensimmäisessä mittauspaikassa 0,2 km padon alapuolella, jonka jälkeen (0,2 -10 km) merkitys selkeästi väheni, lisäksi kyseisessä tutkimuksessa havaittiin selkeä eläinplanktonin määrän vähenemä 0-2 km matkalla. Siikakosken luusuasysteemissä selkeä vähenemä havaittiin jo lyhyemmällä, 0-200 m matkalla johtuen todennäköisesti kosken mataluudesta.

Saadut tulokset korostavat yläpuolisesta järvestä tulevan sestonin merkitystä luusuakoskien pohjaeläinten ravinnonlähteenä. Samalla tulokset asettavat osittain kyseenalaiseksi perinteiset toiminnallisiin ryhmiin perustuvat oletukset pohjaeläinten hiilen ja energian lähteestä. Lisäksi, vaikka suodattajapohjaeläimien todettiin käyttävän ravintoa oletusten mukaisesti, havaittiin suodattajavesiperhosten eroavan merkittävästi trofiatasoltaan pallosimpukoista ja mäkäräntoukista, eivätkä mielestäni näin ollen suodattajat muodosta yksiselitteisesti yhtenäistä ryhmää, siten että eri lajit voisivat toisensa systeemissä toiminnallisesti kompensoida. Merritt & Cummins (1996) mukaan pohjaeläinten voidaan olettaa käyttävän ravintoa, joka on tehokkaimmin assimiloitavissa. Aktiivisen ruoanhankintamekanismin voidaan olettaa mahdollistavan vähemmän selektiivisyyttä verrattuna ruuansulatusjärjestelmän assimilaatiotehokkuuksiin perustuvaan passiiviseen selektiivisyyteen. Tämä ruuansulatusjärjestelmän ero ravintokohteiden assimilaatiotehokkuuksien välillä aiheuttaa ristiriidan eläimen nielemän materiaalin ja varsinaisesti assimiloitun ravinnon välille, johon nykyaikaiset vakaisiin isotooppiin perustuvat menetelmät tarjoavat tehokkaan ratkaisutyökalun. Koska useat erilaiset ravintokohdeyhdistelmät voivat tuottaa samanlaisen isotooppisignaalin kuluttajassa, ovat suolensisältötarkastelut kuitenkin tärkeä osa ravinnonkäyttötutkimuksia varmistettaessa isotooppianalyysien pohjalta muodostettuja tulkintoja eläinten ravinnonkäytöstä. Kuitenkin esimerkiksi ainoastaan saaliseläinten pehmeitä sisäkudoksia käyttävillä juotikaslajeilla isotooppianalyysit ovat käytännössä ainoa tehokas ja nopea keino ravinnonkäyttöä tutkittaessa. Isotooppianalyysiin perustuvia tutkimuksia suunniteltaessa ja toteutettaessa on tärkeää ottaa huomioon isotooppiarvojen ajallinen ja paikallinen vaihtelu, sekä eliöryhmien väliset erot kasvussa ja kudosten uusiutumisessa, jotka aiheuttavat viivettä isotooppiarvojen vastaavuudessa kuluttajan ja ravintokohteen välillä. Lisäksi mahdollisten virhearviointien ja arvailujen välttämiseksi on tärkeää pyrkiä ottamaan näytteet kaikista potentiaalisista ravintokohteista, jolloin muodostetut arviot olisivat mahdollisimman kattavia.

Yleisesti voidaan todeta virtavesiselkärangattomien olevan ravinnonkäytöltään hyvin joustavia ja monet lajit voivat nähtävästi siirtyä käyttämään sitä ravintoa mitä ympäristössä on helpoimmin tarjolla. Piirre korostuu esimerkiksi juuri luusuakoskissa, missä yksi ravinnonlähde (seston) on erittäin runsas ja muihin nähden dominoiva. Tämän tutkimuksen tulokset ovatkin yleistettävissä ainoastaan luusuakoskiin ja olisi mielenkiintoista toistaa tarkastelu seston-rajoitteisissa jokisysteemissä, missä esimerkiksi suodattajavesiperhostoukkien verkon silmäkoon vaihtelun mahdollistama selektiivisyys saattaisi eriyttää ravinnonkäyttöä voimakkaammin toukka-asteiden ja lajien välillä. Pohjalevien ja alloktionisen aineksen merkityksen pohjaeläimille voisi myös olettaa

kasvavan ja eriyttävän lajien ravinnonkäyttöä paremmin perinteisiä ravinnonkäyttöryhmittelyjä vastaavaksi erityisesti kaapijoiden ja pilkkojien osalta.

KIITOKSET

Erityiset kiitokset FT Heikki Hämäläiselle ja FT Jari Syvärannalle asiantuntevasta ohjauksesta, sekä avusta aineiston keräyksessä ja käsittelyssä. Lisäksi Prof. Roger Jones, FT Tuula Sinisalo ja FM Jukka Aroviita ansaitsevat kiitokset avusta aineiston keräyksessä, isotooppisuhteiden määrittämisessä ja tulosten tulkinnessa.

KIRJALLISUUS

- Aberle N., Hillebrand H., Grey J. & Wiltshire K. H. 2005. Selectivity and competitive interactions between two benthic invertebrate grazers (*Asellus aquaticus* and *Potamopyrgus antipodarum*): an experimental study using ¹³C- and ¹⁵N -labelled diatoms. *Freshwat. Biol.* 50: 369-379.
- Bergfur J. 2007. Ecological integrity of boreal streams: Doctoral thesis. Swedish University of Agricultural Sciences, Uppsala. 2007:50.
- Chandler D.C. 1937. Fate of typical lake plankton in streams. *Ecol. Monogr.* 7: 445-479.
- Coman F.E., Connolly R.M., Bunn S.E. & Preston N.P. 2006. Food sources of the sergestid crustacean, *Acetes sibogae*, in shrimp ponds. *Aquaculture* 259: 222-233.
- Cummins K.W. 1973. Trophic relations of aquatic insects. *Ann. Rev. Entomol.* 18: 183-206.
- Cummins K.W. & Klug M.J. 1979. Feeding ecology of stream invertebrates. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 10: 147-172.
- Doi H., Chang K.-W., Ando T., Imai H., Nakano S.-I., Kajimoto A. & Katano I. 2008. Drifting plankton from a reservoir subsidize downstream food webs and alter community structure. *Oecologia* 156: 363-371.
- Edington J.M. & Hildrew A.G. 1981. *A key to the caseless caddis larvae of the British Isles*. Scientific publication No. 43, London, 91 s.
- France R. 1995. Critical examination of stable isotope analysis as a means for tracing carbon pathways in stream ecosystems. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 52: 651-656.
- France R.L. 1995. Differentiation Between Littoral and Pelagic Food Webs in Lakes Using Stable Carbon Isotopes. *Limnol. Oceanogr.* 40: 1310-1313.
- Fry B. 2006. *Stable isotope ecology*. Springer science+ Business Media, LLC, New York, 308 s
- Giller P.S. & Malmqvist B. 1999 *The biology of streams and rivers*. Oxford University Press, Midsomer Norton, 296 s.
- Hackman W. 1985. Kaksisiipiset (Diptera). Teoksessa: Krogerus, H. (toim.), *Suomen eläimet osa 4*, 241-242.
- Hesslein R. H., Hallard K.A. & Ramlal P. 1993. Replacement of carbon, sulphur and nitrogen in tissue of growing broad whitefish (*Coregonus nasus*) in response to a change in diet traced by $\delta^{34}\text{S}$, $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 50: 2071-2076.
- Hoffsten P.-O. 1999. Distribution of filter-feeding caddisflies (Trichoptera) and plankton drift in a Swedish lake-outlet stream. *Aquat. Ecol.* 33: 377-386.
- Illies J. 1956. Seeausfluß -biozönoten lappländischer Waldbäche. *Entomol. Tidskr.* 77: 138-153. (Ref. Richardson, J.R. & Mackay R.J. 1991).
- Jardine T.D., McGeachy S.A., Paton C.M., Savoie M. & Cunjak R.A. 2003. Stable isotopes in aquatic systems: sample preparation, analysis, and interpretation. *Can. Manuscr. Rep. Fish. Aquat. Sci.* No. 2656: 1-39.

- Johannsson O.E., Leggett M.F., Rudstam L.G., Servos M.R., Mohammadian M.A., Gal G., Dermott R.M. & Hesslein R.H. 2001. Diet of *Mysis relicta* in Lake Ontario as revealed by stable isotope and gut content analysis. *Can J. Fish. Aquat. Sci.* 58: 1975-1986.
- Junger M. & Planas D. 1994. Quantitative use of stable carbon isotope analysis to determine the trophic base of invertebrate communities in a boreal forest lotic system. *Can J. Fish. Aquat. Sci.* 51: 52-61.
- Lancaster J. & Waldron S. 2001. Stable isotope values of lotic invertebrates: Sources of variation, experimental design and statistical interpretation. *Limnol. Oceanogr.* 46: 723-730.
- Lancaster J., Bradley D.C., Hogan A. & Waldron S. 2005. Intraguild omnivory in predatory stream insects. *J. Anim. Ecol.* 74: 619-629.
- Laulumaa P. 2007. Suodattajapohjaeläinten ravinnonkäyttö virtavesissä isotooppiianalyysin avulla arvioituna. Luk- tutkielma. Bio- ja ympäristötieteiden laitos, Jyväskylän yliopisto. 16s.
- Malmqvist B., Sjöström P. & Frick K. 1991. The diet of two species of *Isoperla* (Plecoptera: Perlodidae) in relation to season, site and sympatry. *Hydrobiologia* 213: 191-203.
- McCutchan Jr J.H., Lewis W.M., Kendall C. & McGrath C.C. 2003. Variation in trophic shift for stable isotope ratios of carbon, nitrogen and sulfur. *Oikos* 102: 378-390.
- Merritt R. W. & Cummins K.W. 1996. *An introduction to the aquatic insects of North America*. 3rd edition. Kendall / Hunt, Dubuque, Iowa, 862s.
- Morin A. & Peters R.H. 1988. Effect of microhabitat features, seston quality, and periphyton on abundance of over-wintering black fly larvae in southern Quebec. *Limnol. Oceanogr.* 33: 705-714.
- Müller K. 1954. Faunistisch-ökologische Untersuchungen in nordschwedischen Waldbächen. *Oikos* 5: 77-93. (Ref. Richardson, J.R. & Mackay R.J. 1991).
- O'Reilly C.M. & Hecky R.E. 2002. Interpreting stable isotopes in food webs: Recognizing the role of time averaging at different trophic levels. *Limnol. Oceanogr.* 47: 306-309.
- Otto C. 1985. Prey size and predation as factors governing the distribution of lotic polycentropodid caddisfly larvae. *Oikos* 44: 439-447.
- Peterson B.J. & Fry B. 1987. Stable isotopes in ecosystem studies. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 18: 293-320.
- Petersen L.B.M. 1985. Food preferences in three species of *Hydropsyche* (Trichoptera). *Verh. Int. Verein. Limnol.* 22: 3270-3274.
- Phillips, D.L. & Gregg J.W. 2001. Uncertainty in source partitioning using stable isotopes. *Oecologia* 127: 171-179
- Raikow D.F. & Hamilton S. K. 2001 Bivalve diets in a midwestern U.S. stream: A stable isotope enrichment study. *Limnol. Oceanogr.* 46: 514-522.
- Richardson J.R. & Mackay R.J. 1991. Lake outlets and the distribution of filter feeders: an assessment of hypothesis. *Oikos* 62: 370-380.
- Syväranta J., Hämäläinen H. & Jones R.I. 2006. Within-lake variability in carbon and nitrogen stable isotope signatures. *Freshwat. Biol.* 51: 1090-1102.
- Särkkä J. 1996 *Järvet ja ympäristö*. Gaudeamus kirja, Tampere, 157s.
- Toman M. J. & Dall P.C. 1997. The diet of *Erpobdella octoculata* (Hirudinea: Erpobdellidae) in two Danish lowland streams. *Arch. Hydrobiol.* 140: 549-563.
- Vannote R.L., Minshall G.W., Cummins K. W., Sedell J.R. & Cushing C.E. 1980. The river continuum concept. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 37:130-137.

- Vaughn C.C. & Hankenkamp C.C. 2001. The functional role of burrowing bivalves in freshwater ecosystems. *Freshwat. Biol.* 46: 1431-1446.
- Walks D.J. & Cyr H. 2004. Movement of plankton through lake-stream systems. *Freshwat. Biol.* 49: 745-759.
- Williams W.D. 1962. Notes on the ecological similarities of *Asellus aquaticus* (L.) and *A. meridianus* Rac. (Crust., Isopoda) *Hydrobiologia* 20: 1-30.
- Zah R., Burgherr P., Bernasconi S.M. & Uehlinger U. 2001. Stable isotope analysis of macroinvertebrates and their food sources in a glacier stream. *Freshwat. Biol.* 46: 871-882.

LIITTEET

Liite 1. Analysoidut lajit ja toukka-asteet ajankohdittain, näytemäärät, keskimääräinen kuivapaino, keskiarvot vakaiden isotooppien arvoista, sekä keskihajonnat ja toiminnalliset ravinnonkäyttöryhmät. Lisäksi on ilmoitettu kunkin ajankohdan sestonin, pohjalevän ja detrituksen isotooppiarvot.

Ajankohta / Eläinryhmä	Laji	Toukka- aste	n	KA (mg) Kuivapaino	KA $\delta^{13}C$	SD	KA $\delta^{15}N$	SD	Toiminnallinen ryhmä
15.11.2006									
Ephemeroptera	Heptagenia sulphurea		8	3,46	-28,61	0,71	9,47	0,58	Kaapija
Trichoptera	Cheumatopsyche lepida	V	8	0,98	-30,83	0,69	6,60	0,67	Suodattaja
	Neureclipsis bimaculata	V	8	2,40	-29,11	1,66	8,62	0,73	Suodattaja
	Ceratopsyche nevae	V	8	8,49	-28,47	0,35	7,90	0,13	Suodattaja
	Hydropsyche siltalai	III	2	< 0,50	-31,03	0,70	8,48	0,34	Suodattaja
		IV	8	1,15	-30,49	1,01	8,54	0,58	Suodattaja
		V	8	3,93	-29,48	0,88	8,44	0,69	Suodattaja
	H. pellucidula	IV	10	2,43	-30,11	1,22	8,97	0,68	Suodattaja
		V	12	10,52	-28,37	1,12	8,14	0,60	Suodattaja
	Rhyacophila nubila	IV	5	0,80	-27,70	1,74	8,90	0,49	Predaattori
		V	8	6,39	-27,09	0,67	7,70	0,63	Predaattori
	Brachycentrus subnubilus		8	3,26	-29,92	0,94	7,14	0,39	Suodattaja
	Polycentropus flavomaculatus	V	4	2,89	-27,25	0,46	8,19	0,46	Suodattaja
Bivalvia	Sphaerium corneum		9	-	-28,81	2,25	4,79	0,59	Suodattaja
Hirudinea	Erpobdella sp.		8	4,21	-26,45	0,79	9,89	0,67	Predaattori
	Glossiphonia sp.		3	14,73	-26,80	0,42	5,95	0,09	Predaattori
Seston					-30,88	1,09	3,83	0,77	
Pohjalevä					-20,12	1,14	5,02	0,14	
30.5.2007									
Ephemeroptera	Heptagenia fuscogrisea		4	5,76	-28,09	0,40	4,00	0,56	Kaapija
	H. sulphurea		6	3,98	-28,72	0,87	5,65	0,61	Kaapija
	Ephemerella mucronata		6	2,89	-30,25	1,35	3,82	0,59	Kaapija/kerääjä
	Baetis rhodani		5	3,10	-29,97	1,51	5,09	0,53	Kaapija/kerääjä
	Leptophlebiidae		5	0,90	-26,36	0,65	3,97	0,77	Kaapija/kerääjä
Plecoptera	Amphinemura borealis		4	0,76	-26,81	0,62	4,37	0,75	Pilkkoja
	Isoperla obscura		6	3,06	-32,18	0,42	7,89	0,35	Predaattori
Trichoptera	Agapetus ochripes		6	<0,50	-23,56	1,76	4,22	0,80	Kaapija/kerääjä
	Athripsodes sp.		5	<0,50	-28,55	0,35	6,17	0,37	Pilkkoja / kerääjä
	Cheumatopsyche lepida	IV	4	<0,50	-31,85	0,63	6,70	0,36	Suodattaja
		V	6	1,80	-31,37	0,51	6,62	0,22	Suodattaja

Ajankohta / Eläinryhmä	Laji	Toukka- aste	n	KA (mg) Kuivapaino	KA $\delta^{13}C$	SD	KA $\delta^{15}N$	SD	Toiminnallinen ryhmä
	Neureclipsis bimaculata	V	6	4,21	-31,46	0,70	8,09	0,73	Suodattaja
	Hydropsyche siltalai	IV	6	1,00	-30,63	1,05	8,22	0,82	Suodattaja
		V	6	3,08	-30,00	0,96	7,49	0,52	Suodattaja
	H. pellucidula	V	6	15,22	-30,27	1,05	9,21	0,94	Suodattaja
	Rhyacophila nubila	V	6	4,92	-30,88	0,72	7,06	0,44	Predaattori
	Limnephilidae		3	10,29	-26,66	0,65	3,74	0,43	pilkkoja
Bivalvia	Sphaerium corneum		6	-	-29,85	0,90	5,32	0,19	Suodattaja
Hirudinea	Erpobdella sp.		5	2,69	-25,14	1,03	9,76	0,53	Predaattori
Crustacea	Asellus aquaticus		6	1,71	-24,52	1,99	5,98	1,06	
Diptera	Simuliidae		6	0,89	-31,76	0,63	4,35	0,21	Suodattaja
	Orthocladinae		2	<0,50	-25,70	0,63	3,11	1,16	Kaapija/kerääjä
Seston					-28,72	1,13	2,60	0,14	
Pohjalevä					-18,35	0,98	1,26	0,10	
Allokt. detritus					-30,32	0,41	1,39	0,02	
3.7.2007									
Ephemeroptera	Heptagenia sulphurea		5	4,19	-27,37	1,03	6,02	0,57	Kaapija
	Ephemerella ignita		4	1,14	-21,30	1,15	5,30	0,75	Kaapija/kerääjä
	Baetis Vernus- ryhmä		6	1,10	-23,37	1,97	4,46	0,14	Kaapija/kerääjä
	B. fuscatus/ scambus		4	0,81	-19,96	0,92	4,36	0,33	Kaapija/kerääjä
Plecoptera	Leuctra fusca		3	<0,50	-24,59	1,80	5,96	0,32	Pilkkoja
	Isoperla sp.		2	4,364	-27,86	0,16	6,33	0,49	Predaattori
Trichoptera	Ceraclea sp.		5	2,06	-27,72	0,10	6,83	0,32	Pilkkoja / kerääjä
	Athripsodes sp.		5	1,8298	-26,66	2,31	6,49	0,73	Pilkkoja / kerääjä
	Lepidostoma hirtum		5	1,60	-23,76	0,79	5,03	0,53	Pilkkoja
	Cheumatopsyche lepida	V	4	1,02	-28,63	0,36	5,25	0,18	Suodattaja
	Neureclipsis bimaculata	IV	4	0,77	-28,02	0,98	6,03	0,40	Suodattaja
		V	4	3,99	-28,79	0,49	6,16	0,35	Suodattaja
	Hydropsyche siltalai	V	6	14,44	-28,78	0,25	6,59	0,19	Suodattaja
	H. pellucidula	V	2	14,04	-28,97	0,24	6,68	0,49	Suodattaja
	Rhyacophila nubila	IV	3	1,49	-24,33	0,47	5,09	0,41	Predaattori
		V	5	16,73	-28,07	0,61	5,13	0,60	Predaattori
Bivalvia	Sphaerium corneum		5		-28,77	0,52	4,41	0,67	Suodattaja
Gastropoda	Ancylus fluviatilis		5		-20,06	0,80	4,46	0,77	Kaapija
Hirudinea	Erpobdella		6	5,65	-27,55	1,22	8,06	0,59	Predaattori
	Dendrocoelum lacteum		3		-28,42	0,28	8,00	0,48	Predaattori

Ajankohta / Eläinryhmä	Laji	Toukka- aste	n	KA (mg) Kuivapaino	KA $\delta^{13}C$	SD	KA $\delta^{15}N$	SD	Toiminnallinen ryhmä
Diptera	Simuliidae		6		-28,17	0,54	3,36	0,08	Suodattaja
Seston					-28,12	1,92	2,45	0,03	
Pohjalevä					-14,22	0,36	3,52	0,04	
Allokt. detritus					-30,13	0,45	0,24	1,16	
7.8.2007									
Ephemeroptera	Heptagenia sulphurea		4	2,38	-25,47	0,79	6,38	0,42	Kaapija
	Ephemerella ignita		6	1,81	-25,18	0,48	6,01	0,63	Kaapija/kerääjä
	Baetis fuscatus/ scambus		4	<0,50	-21,88	2,40	4,98	0,28	Kaapija/kerääjä
Plecoptera	Leuctra fusca		5	<0,50	-24,65	0,58	6,21	0,11	Pilkkoja
	Diura bicaudata		3	1,06	-25,51	1,07	5,99	0,88	Predaattori
Trichoptera	Athripsodes sp.		4	0,74	-26,41	0,64	6,06	0,70	Pilkkoja / kerääjä
	Cheumatopsyche V lepida		2	1,48	-27,77	0,16	5,57	0,45	Suodattaja
	Neureclipsis bimaculata	V	5	3,62	-27,07	0,32	6,32	0,77	Suodattaja
	H. pellucidula	III	6	0,62	-26,53	0,14	6,01	0,29	Suodattaja
		IV	6	0,94	-26,34	0,15	5,95	0,18	Suodattaja
		V	6	4,74	-26,69	0,09	6,13	0,10	Suodattaja
	Rhyacophila nubila	IV	2	2,31	-27,27	0,16	5,21	0,17	Predaattori
		V	6	12,20	-27,18	0,57	5,55	0,36	Predaattori
	Brachycentrus subnubilus	III	6	0,70	-27,08	0,32	5,60	0,09	Suodattaja
Bivalvia	Sphaerium corneum		6		-27,43	0,51	3,50	0,57	Suodattaja
Gastropoda	Ancylus fluviatilis		5		-20,54	2,22	5,29	0,09	Kaapija
Hirudinea	Erpobdella		6	6,37	-26,54	1,03	8,50	0,39	Predaattori
	Glossiphonia		3	4,48	-26,35	1,09	4,85	0,44	Predaattori
Crustacea	Asellus aquaticus		6	<0,50	-19,30	1,40	5,12	0,83	Pilkkoja
Diptera	Simuliidae		6	0,72	-27,81	0,23	3,67	0,10	Suodattaja
	Chironomini		3	<0,50	-26,57	0,23	7,28	0,06	Kerääjä
Seston					-23,91	1,24	2,79	0,02	
Pohjalevä					-15,90	0,31	3,90	0,07	
Allokt. detritus					-29,53	0,33	-1,22	0,50	
12.9.2007									
Ephemeroptera	Heptagenia sulphurea		6	0,85	-25,72	0,84	5,48	0,29	Kaapija
	Baetis Vernus- ryhmä		6	0,77	-26,45	1,34	5,16	0,40	Kaapija/kerääjä
	Leptophlebiidae								Kaapija/kerääjä
Plecoptera	Isoperla sp.		3	<0,50	-26,28	0,58	7,10	0,20	Predaattori
Trichoptera	Ceraclea sp.		2	2,59	-28,03	0,32	7,70	1,86	Pilkkoja / kerääjä
	Lepidostoma hirtum		4	0,55	-22,68	1,26	4,85	0,50	Pilkkoja
	Cheumatopsyche V lepida		6	1,14	-29,22	0,33	6,17	0,50	Suodattaja

Ajankohta / Eläinryhmä	Laji	Toukka- aste	n	KA (mg) Kuivapaino	KA $\delta^{13}C$	SD	KA $\delta^{15}N$	SD	Toiminnallinen ryhmä
	Neureclipsis bimaculata	IV	6	0,77	-28,56	0,23	7,94	0,33	Suodattaja
		V	6	3,81	-28,33	0,46	7,95	0,45	Suodattaja
	Hydropsyche siltalai	III	4	<0,50	-28,27	0,58	7,61	0,56	Suodattaja
		IV	4	0,52	-27,39	0,47	6,99	0,40	Suodattaja
	H. pellucidula	IV	6	2,44	-27,99	0,28	8,08	0,32	Suodattaja
		V	6	7,69	-27,69	0,21	7,53	0,29	Suodattaja
	Rhyacophila nubila	V	6	4,18	-28,10	0,80	6,33	0,80	Predaattori
	Brachycentrus subnubilus		6	1,24	-26,88	0,43	6,51	0,34	Suodattaja
Bivalvia	Sphaerium corneum		6		-28,38	0,68	4,08	0,26	Suodattaja
Gastropoda	Radix sp.		4		-20,96	1,61	5,42	0,15	Kaapija
Hirudinea	Erpobdella		6	4,76	-25,94	0,59	8,81	0,16	Predaattori
	Glossiphonia		5	15,82	-26,63	0,26	5,08	0,29	Predaattori
Crustacea	Asellus aquaticus		6	0,85	-19,91	2,17	5,18	0,82	Kaapija/ pilkkaja
Diptera	Simulidae		3	1,01	-31,58	0,44	5,29	0,21	Suodattaja
	Orthocladinae		3		-22,10	0,46	4,63	0,10	Kaapija/kerääjä
	Chironomini		2	1,55	-28,21	0,05	9,62	0,02	Kerääjä
Seston					-30,57	0,73	3,71	0,58	
Pohjalevä					-18,01	0,11	3,55	0,11	
Allokt. detritus					-28,04	1,73	0,86	0,43	

Liite 2. Pohjaeläinlajien ja toukka-asteiden yksilömäärät eri ajankohtina.

Ryhmä	Laji	30.5.	3.7.	7.8.	12.9.
Ephemeroptera	Heptagenia fuscogrisea	1	-	-	-
	H. sulphurea	38	19	12	38
	E. ignita	-	187	6	-
	Baetis rhodani	2	7	20	7
	B. vernus –ryhmä	6	17	1	23
	B. fuscatus / scambus	3	13	17	3
	Paraleptophlebia strandii	2	-	-	-
	Caenis rivulorum	5	-	-	-
	C. horaria	1	-	-	-
Plecoptera	Amphinemura borealis	10	-	-	-
	Leuctra fusca	2	88	99	-
	Taeniopteryx nebulosa	-	-	-	1
	Isoperla obscura	10	1	-	-
	Isoperla sp. (juv)	-	-	-	13
	Diura bicaudata	-	-	2	-
Trichoptera	Agapetus ochripes	28	1	-	-
	Agapetus sp. (juv)	-	-	-	13
	Ceraclea annulicornis	1	1	2	3
	Athripsodes sp.	9	50	10	18
	Athripsodes cinereus	3	-	-	-
	Lepidostoma hirtum	1	7	1	7
	Cheumatopsyche lepida V	35	10	4	111
	IV	39	4	13	48
	III	5	-	7	3
	Neureclipsis bimaculata V	4	5	4	8
	IV	13	2	2	47
	III	4	1	1	29
	Ceratopsyche nevae	-	-	-	1
	Hydropsyche siltalai V	35	7	-	5
	IV	74	-	-	53
	III	11	-	-	81
	H. pellucidula V	42	-	4	90
	IV	8	-	34	25
	III	-	-	39	7
	Rhyacophila nubila V	1	6	30	8
IV	4	1	5	2	
Brachycentrus subnubilus	-	-	12	6	
Micrasema setiferum	16	-	-	20	
Polycentropus flavomaculatus	-	-	1	-	
Bivalvia	Sphaerium corneum.	36	50	59	45
Gastropoda	Ancylus fluviatilis	6	7	5	9
	Bathyomphalus sp.	1	-	-	-
Hirudinea	Erpobdella sp.	29	23	36	11
	Glossiphonia sp.	1	2	1	-
Crustacea	Asellus aquaticus	3	5	2	3
Diptera	Simuliidae	549	13	388	5
	Dicranota sp.	-	7	3	-

Liite 3. Havaitut $\delta^{13}\text{C}$ ja $\delta^{15}\text{N}$ -arvot eri ajankohtina a) 15.11.06 b) 30.5.07 c) 3.7.07 d) 7.8.07 ja e) 12.9.07 lajeittain ja toukka-asteittain jaoteltuina (keskiarvo \pm keskihajonta). Ravinnonkäyttöryhmiin jaoteltuina suodattajat on merkitty ympyrällä, kaapijat / pilkkojat neliöllä ja predaattorit kolmiolla.

