

Pro gradu -tutkielma

**Alueellinen ja ajallinen vaihtelu jokihelmisimpukan ja
purotaimenen välisessä suhteessa**

Mikko Ranta



Jyväskylän yliopisto

Bio- ja ympäristötieteiden laitos

Akvaattiset tieteet

20.2.2010

JYVÄSKYLÄN YLIOPISTO, Matemaattis-luonnontieteellinen tiedekunta

Bio- ja ympäristötieteiden laitos
Hydrobiologia ja limnologia

RANTA MIKKO, A.: Alueellinen ja ajallinen vaihtelu jokihelmisimpukan ja purotaimenen välisessä suhteessa
Pro gradu -tutkielma: 26 s.
Työn ohjaaja: Prof. Jouni Taskinen
Tarkastajat: Prof. Jouni Taskinen, FM Jukka Syrjänen
Helmikuu 2010

Hakusanat: glokidium-toukka, isäntäkala, loinen, *Margaritifera margaritifera*, raakku, *Salmo trutta fario*

TIIVISTELMÄ

Jokihelmisimpukan suhde sen isäntäkaloihin on tälle uhanalaiselle, karujen virtaavien vesien nilviäiselle elintärkeä. Aihetta on tutkittu vähän, ja jokihelmisimpukan suojelun kannalta se on elinympäristön yhtenä kriittisenä osana merkittävä tutkimuskohde. Kenttätutkimuksessa selvitettiin jokihelmisimpukan loisvaiheen isännän, purotaimenen, vaikutusta simpukoiden esiintymiseen. Tutkimusaineisto kerättiin 27.5.-22.9.2009 sähkökalastuksin (7 kalastuskertaa n. 3 viikon välein) yhdestä Luttojoen vesistöalueen latvapurosta. Aineistosta tutkittiin jokihelmisimpukoiden glokidium-toukkien loisinnan prevalenssi, abundanssi ja intensiteetti vertaillen simpukka-aloilta (n=12, simpukkatiheys 4-43 yks./m²) ja kontrollialoilta (n=12, ei simpukoita) pyydettyjä kaloja. Tutkimuksen tavoitteena oli lisäksi selvittää jokihelmisimpukan elinkierron 2 kriittistä ajankohtaa eli toukkien kiinnittyminen isäntäkaloihin ja irtoaminen isännistä, sekä loisinnan yleisyys kesällä ja syksyllä (kaksi eri glokidium-toukkasukupolvea). Puron kalasto koostui pääasiassa purotaimenista ja muduista. Koealojen purotaimenten keskitiheys oli 20,4 yks./100m². Kalatiheydet eivät eronneet tilastollisesti toisistaan koealoilla, mutta simpukka-aloilla kalat olivat suurempia. Juveniilit simpukat irtosivat isäntäkalosta elokuun alkupuoliskolla ja uudet toukat infektoivat kalat elokuun lopussa tai syyskuun alussa. Toukat kasvoivat syyskuussa sekä keväällä ja kesällä voimakkaan lineaarisesti veden lämmitessä saavuttaen keskikoon 413 µm (SD±14 µm) ennen irtoamistaan isännistä. Loisinnan abundanssi oli kesällä yli 5 kertaa suurempi simpukka- kuin kontrollialoilla. Glokidium-toukka lukumäärien ja kalatiheyksien perusteella voidaan arvioida, että juveniileja simpukoita irtosi kaloista selvästi enemmän simpukka-aloille (1035 yks./100 m²) kuin kontrollialoille (115 yks./100 m²) loisvaiheen jälkeen. Tämä viittaa vahvasti siihen, että isäntäkalojen spatiaalinen jakautuminen saattaa vaikuttaa jokihelmisimpukoiden tyypilliseen laikuittaiseen esiintymiseen virtavesissä. Simpukoiden spatiaalinen jakautuminen purossa näyttää selkeästi vaikuttavan glokidium-toukkien alueelliseen esiintymiseen ja määrään kaloissa, koska syksyllä toukkien parveilun jälkeen simpukka-aloilta pyydytyissä taimenissa oli yli 6 kertaa enemmän toukkia kuin kontrollialojen kaloissa. Syksyllä (uudet toukat) loisinnan intensiteetti oli selvästi suurempi kuin kesällä (vanhat toukat), mutta loisinnan prevalenssin suhteen tilanne oli päinvastainen. Purotaimenten pituus ja ikä eivät vaikuttaneet jokihelmisimpukan loisintaan. Mahdollisesti purotaimentet esiintyvät purossa paikallisesti ja juveniilit simpukat irtoavat isäntäkalostaan samoille paikoille kuin missä ne ovat n. 11 kuukautta aiemmin infektoineet kalat.

UNIVERSITY OF JYVÄSKYLÄ, Faculty of Mathematics and Science

Department of Biological and Environmental Science
Hydrobiology and limnology

RANTA MIKKO, A.: Spatial and temporal variation in a relationship of freshwater pearl mussel and brook trout

Master of Science Thesis: 26 p.

Supervisor: Prof. Jouni Taskinen

Inspectors: Prof. Jouni Taskinen, M.Sc. Jukka Syrjänen

February 2010

Key Words: glochidium larva, host fish, *Margaritifera margaritifera*, parasite, *Salmo trutta fario*

ABSTRACT

Freshwater pearl mussel's relationship to its host fish is vital to this highly threatened mollusc living in harsh running waters. The topic has not been studied much, though it is probably essential for the conservation of mussels. The impacts of host fish (resident brown trout) on the occurrence of mussels within a stream were examined in this study. The data was collected by electro-fishings (7 times every 3 weeks) from one brook in the area of the Luttojoki water system between the 27th of May and the 22nd of September 2009. Prevalence, abundance and intensity of parasitism (glochidia larvae) were examined from fish by comparing the fish caught from two different experimental areas, with mussels (n=12, mussel densities 4-43 ind./m²), and control areas (n=12, no mussels). The aim of the study was also to define the two critical life cycle points: when larvae are attached to hosts and when juvenile mussels are released from hosts, and respectively the prevalence of parasitism in summer and autumn (two different generations of larvae). Fish community of the brook consisted mainly of resident brown trout and European minnow. The average trout density was 20.4 pcs/100m². Fish density did not differ between areas, but fish were bigger in the areas with mussels. Juvenile mussels excysted from gills of hosts in the first half of August, and new larvae infected fish at the end of August or at the beginning of September. Glochidia larvae grew in a linear fashion in September and during the following spring and summer when the water got warmer. Larvae reached an average size of 413 µm (SD±14 µm) before excysting. In summer the abundance of parasitism was more than 5 times higher in the areas with mussels than in the control areas. Based on glochidia abundances and fish densities it can be estimated that juvenile mussels were released much more to the areas with mussels (1035 pcs/100 m²) than to the control areas (115 pcs/100 m²) after parasitic stage. This gives a strong indication that the spatial occurrence of host fish might affect the typical aggregated occurrence of freshwater pearl mussels in streams. At the same time the spatial occurrence of mussels appears to have an impact on the spatial occurrence and quantity of glochidia larvae in fish. More than 6 times higher amounts of new larvae were found in fish caught from the areas with mussels just after swarming of larvae. The intensity of parasitism was higher in autumn (new larvae) than in summer (old larvae), but, by contrast, the prevalence of parasitism was higher in summer. Length and age of the trout did not have an effect on parasitism. It is possible that trout occur locally in the brook and juvenile mussels are released to same areas where they have infected fish roughly 11 months earlier.

Sisältö

| | |
|---|-----------|
| 1. JOHDANTO | 5 |
| 1.1. Jokihelmissimpukka (<i>Margaritifera margaritifera</i> L.)..... | 5 |
| 1.2. Jokihelmissimpukka ja isäntäkalat elinympäristön kriittisenä osana..... | 6 |
| 2. TUTKIMUKSEN TAUSTA | 7 |
| 3. AINEISTO JA MENETELMÄT | 8 |
| 4. TULOKSET | 12 |
| 4.1. Jokihelmissimpukat, jokihabitaatti ja loisvaihe | 12 |
| 4.2. Kalatiheys, purotaimenten ikä ja puron kalasto | 13 |
| 4.3. Loisinta kesällä n. 9-11 kuukautta infektion jälkeen..... | 14 |
| 4.4. Loisinta syksyllä välittömästi infektion jälkeen..... | 15 |
| 4.5. Vaihtelu loisinnassa kahden peräkkäisen vuoden välillä | 17 |
| 4.6. Purotaimenten koko koealoilla ja kalan koon ja iän vaikutus loisintaan | 17 |
| 5. TULOSTEN TARKASTELU | 17 |
| Yhteistyö ja kiitokset | 24 |
| Kirjallisuus | 25 |

1. JOHDANTO

1.1. Jokihelmisimpukka (*Margaritifera margaritifera* L.)

Uhanalainen jokihelmisimpukka (*M. margaritifera*), kansanomaiselta nimeltään raakku, kuuluu nilviäisten (Mollusca) pääjaksoon ja simpukoiden (Bivalvia) luokkaan. Tieteellisessä luokittelussa lähemmäksi lajitasoa mentäessä *M. margaritifera* kuuluu makean veden suursimpukoiden (Unionoida) lahkoon ja jokihelmisimpukoiden (Margaritiferidae) heimoon. *M. margaritifera* -lajin suku on Margaritifera, joka on johdettu sanasta margarita (helmi).

Jokihelmisimpukka on karujen, virtaavien sisävesien nilviäinen. Laji on sopeutunut latvavesien karuihin elinolosuhteisiin (Bauer 1988). Ainoastaan muutamaa poikkeusta lukuunottamatta jokihelmisimpukoita esiintyy vain virtavesissä, joissa on erittäin alhaiset kalkki- ja ravinnepitoisuudet (Geist 2005). Aikanaan laajalle levinnyt ja runsaana esiintynyt laji on viimeisten vuosikymmenten aikana vähentynyt dramaattisesti koko levinneisyysalueellaan (mm. Cosgrove ym. 2000). Huolestuttavaa on populaatioiden vähenemisen ja häviämisen kiihtyvä tahti. Etenkin juveniilien simpukoiden puuttuminen on suurena huolenaiheena. Vähentyneistä populaatioista huolimatta jokihelmisimpukoita esiintyy edelleen sen oletetulla alkuperäisellä levinneisyysalueella pohjoisen Atlantin valtameren molemmin puolin. Laji on levinnyt Luoteis-Venäjän arktisille ja lauhkeille vyöhykkeille, siitä länteen, halki Euroopan aina Pohjois-Amerikan koilliselle rannikolle saakka (Jungbluth ym. 1985). Levinneisyyteen ja evoluutiohistoriaan ovat todennäköisesti vaikuttaneet eniten maanpinnan nousut ja laskut, mannerlaattojen liikkeet ja jääkaudet (Smith 2001), jotka ovat muokanneet vesireittejä kaloille ja niissä loisiville jokihelmisimpukan glokidium-toukille.

Karuissa ja vähäravinteisissa vesissä elävällä jokihelmisimpukalla on alhainen aineenvaihdunnan taso, jota pidetään sopeumana vähäiseen ravinnon saatavuuteen. Usein jokihelmisimpukat asuttavat latvavesiä, joissa veden lämpötila jää alhaiseksi kesälläkin. Vähäravinteisuus ja viileät vedet ovat johtaneet elinkierrossa alhaiseen kasvuvauhtiin ja ovat perustana lajin poikkeuksellisen pitkälle eliniälle (Bauer & Wächtler 2001). Ruotsalaisten jokihelmisimpukoiden maksimieliniäksi on laskettu jopa yli 200 v. Joistakin eurooppalaisista populaatioista on raportoitu n. 40 v. maksimi-ikä. Elinikä voi vaihdella paljon populaatiosalla erilaisissa elinolosuhteissa. Joka tapauksessa laji elää pitkän elämän koko levinneisyysalueellaan, kunhan vain elinympäristökijät ovat sille suotuisat. Pitkän eliniän yksi hyödyistä on lisääntymispotentiaali. Jokihelmisimpukat saavuttavat sukukypsyyden 10-20 v. iässä ja säilyvät tämän jälkeen lisääntymiskykyisinä elämänsä loppuun asti (Bauer 1987a). Lisääntymispotentiaali on harvinaisen suurta pitkän eliniän ja valtavan glokidium-toukkatuotannon takia. Naarassimpukka voi käydä läpi 40-50 lisääntymiskautta elinaikanaan, vaikka lisääntymispanostusta ei joka vuosi tapahtuisikaan (Bauer 1987a). Lisääntymispanostus yhtä lisääntymiskautta kohden on erittäin alhaista verrattuna moneen muuhun suursimpukkalajiin. Yhden lisääntymiskauden aikana vain 0,3-5,3 % aikuisen naarassimpukan kokonaispainosta kohdentuu muniin (Bauer 1998). Ravinnosta noin kolmannes kuluu kestäväen kuoren rakentamiseen (Bauer & Wächtler 2001), joka auttaa selviämään pitkäkestoisessa elämässä. Aikuisten yksilöiden kuoren maksimipituus vaihtelee välillä 80-145 mm (Bauer 1992). Jokihelmisimpukoilla on naaras- ja koirassukupuolet ja ne lisääntyvät suvullisesti. Pienissä populaatioissa saattaa esiintyä myös hermafrodiitteja yksilöitä. Glokidium-toukat kehittyvät naarassimpukan kiduslehdillä muutaman viikon kuluessa myöhäiskesällä, ja ne vapautuvat heti valmiiksi tultuaan. Suotuisissa olosuhteissa jokihelmisimpukoiden fekunditeetti on uskomattoman suuri. Lisääntyvä naarassimpukka vapauttaa jopa n. 4 miljoonaa toukkaa (Bauer 1987a).

Jokihelmisimpukka suosii elinkiertostrategiassaan säilyvyyttä nykyhetken lisääntymisen kustannuksella (Bauer 1998). Voimavarojen kohdentamisen täytyy olla tärkeä sopeuma lajille pitkäkestoisessa elämässä (Bauer & Wächtler 2001). Jokihelmisimpukoilla on täsmälleen samanlainen elinkierto pohjoisen Atlantin valtameren molemmin puolin. Pohjois-Amerikan ja Euroopan populaatiot ovat olleet toisistaan erillään n. 60 miljoonaa vuotta, mutta silti evoluutio ei ole vienyt niitä eri suuntiin (Bauer 1997). Ainoana erona on vain se, että Pohjois-Amerikassa jokihelmisimpukka pystyy käyttämään loisvaiheessa isäntänään myös puronieriää (*Salvelinus fontinalis* L.), Euroopassa vain Atlantin lohta (*Salmo salar* L.) ja taimenta (*Salmo trutta* L.). Ennen ihmistoiminnan vaikutusta jokihelmisimpukan elinkiertostrategia oli poikkeuksellisen menestyksenkäs. Fylogeneettinen pitkä ikä, laaja levinneisyys ja suuret populaatiotiheydet puoltavat tätä tulkintaa (Bauer ym. 1991, Bauer & Wächtler 2001). Paikoitellen populaatiot esiintyvät niin runsaana, että ne peittävät koko jokipohjan näkyvistä. Näin on tilanne vielä nykyäänkin muutamissa suurissa ja paikoin runsaissa populaatioissa.

1.2. Jokihelmisimpukka ja isäntäkalat elinympäristön kriittisenä osana

Elinympäristön merkitys on jokihelmisimpukoille todella suuri. Monimutkaisen elinkiertonsa takia jokihelmisimpukat ovat riippuvaisia isäntäkalosta toukkavaiheessa, heti elämänsä alkutaipaleella. Sopivien isäntäkalojen olemassaolo, yhtenä elinympäristön osana, on kriittinen tekijä simpukkapopulaatioille. Glokidium-toukat eivät selviä elämässään eteenpäin ilman loisvaihetta sopivan isäntäkalon kiduksilla. Jokihelmisimpukan toukat ovat erittäin isäntäspesifejä ja nykyisen tietämyksen mukaan ne voivat saattaa loisvaiheensa menestyksellä loppuun vain lohessa (*S. salar*) ja taimenessa (*S. trutta*) Euroopassa (Young & Williams 1984a, Ziuganov ym. 1994). Taimenen järvi-, meri- ja puomuodot soveltuvat kaikki isäntäkaloina.

Yleensä jokihelmisimpukan loisvaiheen isäntänä on lohikalan poikanen (0+) (Young & Williams 1984a, Hastie & Young 2001). Poikasen erityisen hyvästä soveltuvuudesta isännäksi on tieteessä ehdotettu useita hypoteeseja. Vanhempien lohikalojen nähdään olevan vähemmän alttiina loispaineelle, koska niiden fyysinen sijainti ei välttämättä ole niin lähellä simpukoita kuin poikasten. Tämä pätee kuitenkin mielestäni vain vaeltaviin lohikaloihin, koska mm. purotaimenet (*Salmo trutta fario* L.) saattavat pysytellä paikallisina kotipurossaan koko elinikänsä. Edelleen vanhempien lohikalojen kohonnutta vastustuskykyä ja aiemman loisinfection takia kehittyneitä immunitteetteja on pidetty syynä huonompaan soveltuvuuteen isänniksi (Hastie & Young 2001). Glokidium-toukkien määrä isännän kiduksilla on taipuvainen muutenkin vähenemään nopeasti infektoitumisen jälkeen (Fustish & Millemann 1978, Young & Williams 1984b, Bauer 1987b, Young ym. 1987, Ziuganov ym. 1994). Tämän on ajateltu olevan seurausta kalan ruumiinnesteiden reagoinnista kiduksille kiinnittyneeseen toukkaan (Young & Williams 1984b, Bauer 1987b). On havaittu, että vain n. 50 % infektoituneista toukista säilyy kystittyneinä vielä 3 kuukauden kuluttua infektoinnista (Young & Williams 1984b, Hastie & Young 2001).

Glokidium-toukka ”louskuttaa” aktiivisesti leukojaan vapauduttuaan naarassimpukasta. Tämän leukojen auki-kiinni-liikkeen tarkoitus on kiinnittää toukan sarananivelhampaat isäntäkalon kiduslehdelle. Leukojen liikkeen tahti harvenee jo muutama tunti vapautumisesta ja 24 tunnin jälkeen toukka näyttää käytännössä hengettömältä (Young & Williams 1984b). Luonnon oloissa toukat kiinnittyvät suurissa määrin epäsopeisiin kohteisiin (muut kuin isäntäkalalajit, vesikasvit jne.) ja erittäin suuri osa toukista putoaa jokipohjalle kiinnittymättä mihinkään (Awakura 1968, Neves ym. 1985). Glokidium-toukat alkavat kasvaa isäntäkalaan kiinnittymisen jälkeen kalan kidukselle muodostuneen pienen kystin sisällä. Toukat kehittyvät kystissä ravinnon ja

suojan turvin juveniileiksi simpukoiksi. Toukkien kasvu kystin sisällä on lämpimän veden aikaan nopeaa ja loisvaiheen kesto on kiinni elinolosuhteista. Samalta maantieteelliseltä alueelta löydettyistä populaatioista on todettu loisvaiheen keston vaihtelevan 3-10 kuukauden välillä (Bauer 1987b). Jokihelmissimpukat osoittavat huomattavaa fenotyyppistä plastisuutta elinkierrossaan elinympäristöolojen mukaan.

2. TUTKIMUKSEN TAUSTA

Syitä jokihelmissimpukan vähenemiseen on tutkittu monissa Euroopan maissa ja Suomessakin. Suurimpana yksittäisenä syynä on havaittu olevan rehevöitymisen ja siitä aiheutuneiden haitallisten lieveilmiöiden virtavesiekosysteemeissä (Bauer ym. 1980, Bauer ym. 1991, Bauer 1992). Rehevöitymisen seurauksena orgaaninen aines lisääntyy ja jokipohjan sedimentaatio kasvaa. Virtavesien pohjahabitaatit ovat monin paikoin muuttuneet ja tämä hankaloittaa erityisesti nuorten simpukoiden elinmahdollisuuksia jokipohjan sisässä loisvaiheen jälkeen. Lisääntynyt sedimentaatio ja pienentynyt pohjan happipitoisuus on tehnyt monista populaatioista ikääntyneitä. Oletettavaa on, että juveniilit simpukat, jotka elävät pohjan sisään kaivautuneina, kuolevat usein liian alhaisen happipitoisuuden takia (Buddensiek ym. 1993). Näin suurin osa esimerkiksi keski-eurooppalaisista populaatioista on yli-ikäntyneitä (Bauer & Wächtler 2001).

Jokihelmissimpukka on kärsinyt myös monimutkaisen elinkiertonsa takia. Lohikalapopulaatiot ovat monista ihmisen toiminnasta aiheutuneista syistä hävinneet tai ainakin pienentyneet dramaattisesti. Tällä on ollut suora heikentävä vaikutus simpukkapopulaatioihin. Kulkeutuminen loisvaiheen aikana isäntäkalojen kyydissä eri alueille on tehokas keino levittäytyä muuten lähes liikkumattomille simpukoille (Bauer & Wächtler 2001). Jokien patoaminen ja muut ihmisen rakentamat kalojen vaellusesteet ovat kuitenkin romahduttaneet kalakantojen ohella myös jokihelmissimpukoiden esiintymisalueita ja heikentäneet niiden levittäytymistä loisvaiheen aikana. Pienentyneet isäntäkalojen populaatiotiheydet ovat uhka monille suursimpukkalajeille (Johnson & Brown 1998), erityisesti isäntäspesifeille jokihelmissimpukoille. Tietoa isäntäkalojen vaikutuksesta lajin esiintymiseen on kuitenkin vähän (Geist 2005).

On arvioitu, että koko maailmassa on olemassa vain noin 100 kestävä ja lisääntymiskykyistä jokihelmissimpukkapopulaatiota, ja jos erilaisia suojelutoimia ei oteta nopeasti käyttöön, saatetaan nekin menettää (Cosgrove ym. 2000). Uhkana on lajin kuoleminen sukupuuttoon. Tästäkään huolimatta eivät kaikki kestävät populaatiot nauti erityissuojelualueiden turvasta (Cosgrove ym. 2000). Onneksi kuitenkin monet kaikkein tärkeimmistä jokihelmissimpukkavirroista sijaitsevat suojelualueilla tai ainakin saavat osakseen erityishuomiota. Myös Suomessa jokihelmissimpukan tila on heikentynyt viime vuosikymmeninä huomattavasti, vaikka laji rauhoitettiin jo v. 1955. Luonnonsuojeluasetuksen mukaan se kuuluu erityisesti suojeltaviin uhanalaisiin lajeihin ja on luonnonsuojelulailla suojeltu. Simpukan ylösnostaminen joen pohjalta ja häiritseminen millään tavalla on kiellettyä. Lainsuoja ei ole kuitenkaan estänyt elinympäristöjen taantumista ja isäntäkalapopulaatioiden heikkenemistä, vaikka suojelutoimia on jonkin verran toteutettukin. Valovirta (1998) raportoi, että 1900-luvun alussa Suomessa oli noin 200 jokihelmissimpukkavirtaa, mutta vuoteen 1998 mennessä vain noin 25 % näistä populaatioista oli hengissä. Etelä-Suomen populaatioissa väheneminen on ollut suurinta (Valovirta 1998). Juveniileja simpukoita on vain vähemmistössä jäljellä olevista suomalaisista populaatioista. Valovirran (1998) mukaan pääuhka ja merkittävin vähenemiseen johtanut tekijä on ollut turvemaiden ja kosteikkojen ojitus. Samat syyt ovat hävittäneet lohikalapopulaatioita Suomessa. Ojitetuilta alueilta huuhtoutuu orgaanista

ainetta ja hapanta vettä jokiin ja niistä on aiheutunut vahingollisia seurauksia mm. jokipohjien sedimentaatioon, hydrologiaan ja veden kemiallisiin ominaisuuksiin. Muita syitä jokihelmisimpukoiden vähenemiseen Suomessa ovat olleet mm. jokien rakentaminen, säännöstely ja perkaus, sekä yleinen veden laadun heikkeneminen (Valovirta 1998). Lisäksi liiallinen kalastus on vähentänyt lohikalakantoja ja vaikuttanut siten suoraan simpukoiden loisvaiheeseen. Tulokaslajit (esim. puronieriä) ovat uhkana alkuperäiskalalajeille ja näin ollen epäsuorasti myös jokihelmisimpukoille. Lohikalojen ja jokihelmisimpukoiden elinympäristövaatimukset ovat mielestäni melko yhtenevät. Elinympäristön heikkenemisen rasitus kohdistuuakin jokihelmisimpukoihin kahdesta suunnasta; suora riippuvuus isäntäkalosta voi olla niille kohtalokas. Isäntäkalojen merkitys lajille on kiistaton ja näin oleellinen osa tutkimustyötä.

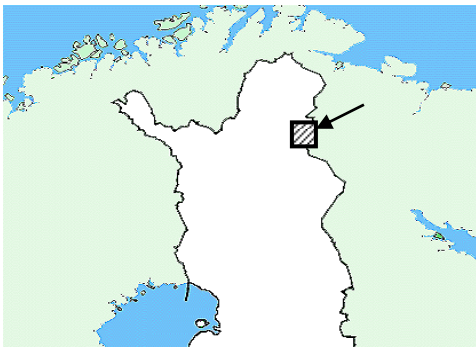
Merkittävimmät populaatiot lajin säilymisen kannalta sijaitsevat nykyisin Kanadassa, Venäjällä, Koillis-Skandinaviassa ja Isossa-Britanniassa. Myös Suomessa, Tsekissä ja Itävallassa on jäljellä tärkeitä populaatioita. On hienoa, että Suomi on tällä harvalukuisten maiden listalla mukana. Suomalaisten populaatioiden selviäminen ja uhanalaisen lajin elinympäristöjen suojeleminen ja parantaminen on kansallinen velvollisuutemme. Suomessa sijaitsevien populaatioiden geenipankki on turvattava ja tässä suojelutyössä elinympäristötekijät ovat avainasemassa. Tämän tutkimuksen tarkoitus on auttaa lajin suojelussa. Jokihelmisimpukan ja isäntäkalojen suhteesta tarvitaan lisää tutkimustietoa, jotta isäntäkalojen asema osataan asettaa suojelutoimissa oikeisiin mittasuhteisiin.

Tehty tutkimus selvitti jokihelmisimpukoiden ja purotaimenten suhdetta yhden puron sisällä. Tavoitteena oli selvittää 1) vaikuttavatko isäntäkalat simpukoiden spatiaaliseen esiintymiseen. Jokihelmisimpukat esiintyvät useimmiten jokipohjilla laikuittain; voisiko tämä selittyä isäntäkalojen spatiaalisella esiintymisellä? Toisena tavoitteena oli selvittää 2) vaikuttaako simpukoiden esiintyminen purotaimenten infektoitumiseen (glokidiumtoukkien määrään kaloissa). Jos purotaimenten välillä olisi alueellisia eroja loisinfection voimakkuudessa, oltiin kiinnostuneita siitä, voisiko erojen selityksenä olla simpukoiden läheisyydessä elävien kalojen altistuminen suuremmalle loispaineelle? Edelleen haluttiin 3) selvittää isäntäkalan koon ja iän vaikutus loisintaan ja soveltuvatko kalan poikaset paremmin isänniksi jokihelmisimpukoille kuin vanhemmat kalat. Myös 4) glokidiumtoukkien kiinnittymis- ja irtoamisajankohdat haluttiin selvittää ja vastata kysymykseen ”kauanko jokihelmisimpukan loisvaihe lappilaisessa purossa kestää?”. Lisäksi glokidiumtoukkien loisvaiheen aikainen kasvu tutkittiin ja sitä peilattiin puron veden lämpötilaan. Tutkimuksessa selvitettiin myös puron kalasto ja kalatiheys, jotka voivat antaa tärkeää lisätietoa jokihelmisimpukan suojelulle. Vastaavaa tutkimusta ei ole Suomessa tehty ja nykyiset tiedot em. asioista perustuvat suurilta osin mm. vanhojen helmenkalastajien havaintoihin ja kertomuksiin. Jokihelmisimpukoiden ja niiden isäntäkalojen välisestä suhteesta on tehty joitakin julkaistuja tutkimuksia (mm. Ziuganov ym. 1994, Österling ym. 2008). Suomesta tällaista aineistoa ei ole kerätty ja lisätutkimusta tarvitaankin kipeästi, jotta suojelutoimia voidaan suunnitella ja toteuttaa paremmin.

3. AINEISTO JA MENETELMÄT

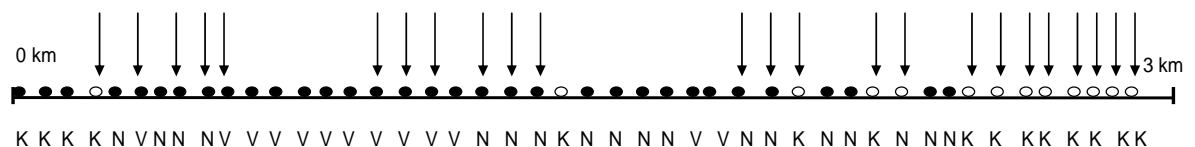
Tutkimuksella oli ”Lupa poiketa jokihelmisimpukan rauhoitussäännöksistä”, joka saatiin Lapin ympäristökeskukselta (LAP-2008-L-505-254, päätökset 2.10.2008 ja 17.6.2009). Tutkimuksen käyttöön saatiin Metsähallituksen hallussa oleva jokihelmisimpukoiden kartoitusaineisto, joka kerättiin osin EU:n rahoittamassa Interreg-hankkeessa v. 2003-2005 (Oulasvirta 2006). Aineisto on ainutlaatuinen Suomessa edustaen poikkeuksellisen suurta otosta Itä-Lapin virtavesiä. Interreg-hankkeen hankepäällikön ja

Alleco Oy:n toimitusjohtaja Panu Oulasvirran kanssa käytyjen keskustelujen perusteella valittiin tutkimuspaikaksi yksi Luttojoen vesistöalueen latvapuroista (Kuva 1). Puron nimeä tai tarkempaa sijaintia ei julkaista, aineistosta ja paikkatiedoista on salassapitosopimus Metsähallituksen kanssa. Puroa asuttaa runsas ja lisääntymiskykyinen jokihelmisimpukkapopulaatio. Kartoitusaineistosta laskettu puron simpukkatiheys on n. 4,6 yks./m². Paikka sijaitsee Petsamon luostarin ja kolttien vanhan helmestysalueen länsirajalla, mutta puro on ilmeisesti ollut tuntematon helmestäjille. Merkkejä helmenpyynnistä ei ole löytynyt (suojelubiologi Matti Mela, Metsähallitus, suullinen tiedonanto). Puro saa alkunsa järvestä ja jatkuu n. 3 km matkan suurempaan jokeen saakka. Alueella on paljon lähteitä. Lähteisessä purossa osa nivapaikoista jää suliksi talvisin. Puron alueella liikkuu silloin tällöin poromiehiä, metsästäjiä ja marjastajia (suojelubiologi Matti Mela, Metsähallitus, suullinen tiedonanto). Alue kuuluu Metsähallituksen omistamiin maihin ja puron ympärillä on talousmetsää. Puron kalastosta ei ollut minkäänlaista kirjallista taustatietoa ennen tätä tutkimusta.



Kuva 1. Tutkimusalue Luttojoen vesistöalueella.

Puron simpukkakartoitukset tehtiin 20-100 m pitkinä tutkimuslinjoina Interreg-hankkeessa v. 2004-2005. Puroa kartoitettiin kaikkiaan n. 2,3 km yhteensä n. 3 km puron pituudesta. Tutkimuslinjoja kartoituksessa oli yhteensä 46 kappaletta, joista 33 linjalla simpukoita esiintyi ja 13 linjalla ei esiintynyt. Tämän tutkimuksen sähkökalastuksiin valittiin kartoitetuista tutkimuslinjoista 24 koealaa (Kuva 2). Koealoista 12 edusti puron korkeimpia simpukkatihelyksiä (simpukka-alat) ja 12 simpukattomia puro-osuuksia (kontrollialat). Koealoista 10 oli koskia, 8 nivoja ja 6 virtasuvantoja. Simpukka-aloista 6 oli nivoja ja 6 virtasuvantoja ja kontrollialoista 10 koskia ja 2 nivoja. Koealat olivat pituudeltaan 20 m ja leveytenä oli puron leveys, joka vaihteli 0,8-2 m välillä. Kontrollialat olivat keskimäärin hieman leveämpiä kuin simpukka-alat. Näin kontrollialojen yhteispinta-ala (860 m²) oli jonkin verran suurempi kuin simpukka-alojen (612 m²). Veden syvyys oli koealoilla 0,1-0,7 m. Koealat vastasivat kartoituslinjojen sijaintia ja ne varmistettiin GPS-paikantimella. Koealat merkittiin puukiiloilla ja 20 m pituus varmistettiin nauhamitalla. Osa koealoista lyhennettiin kartoituslinjoista, jotta niistä saatiin yhdenmukaiset.



Kuva 2. Tutkimuksen koealat (merkitty kuvaan nuolilla) ja aiemmin v. 2004-2005 kartoitetut puron kaikki alueet (musta pallo=simpukoita, valkoinen pallo=ei simpukoita), sekä jokihabitatit (K=koski, N=niva, V=virtasuvanto) n. 3 km pituisen puron matkalla.

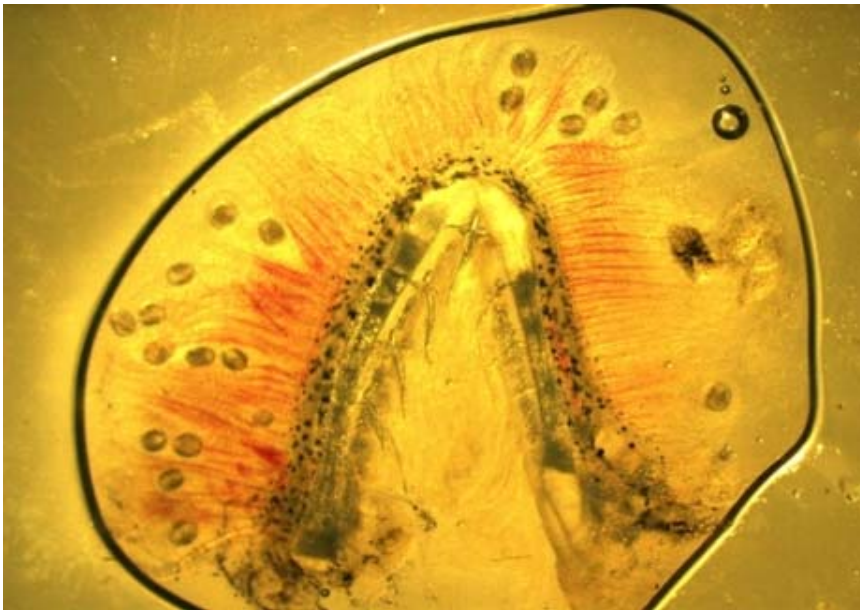
Koealat sähkökalastettiin yhden poistopyynnin menetelmällä 7 kertaa n. 3 viikon välein ajalla 27.5.-22.9.2009. Sähkökalastus toteutettiin aina samalla tavalla yhden päivän aikana, paitsi 1. sähkökalastuskerralla (27.5.) 9 koealaa (6 simpukka- ja 3 kontrollialaa) jäi kalastamatta laitevian takia. Sähkökalastuspäivämäärät olivat 27.5., 17.6., 7.7., 29.7., 18.8., 9.9. ja 22.9. Sähkökalastusta jatkettiin siihen saakka kunnes uudet glokidium-toukat olivat infektoineet kalat. Pääosin sähkökalastettiin rannalta käsin, jotta puroon pohja säilyi koskemattomana. Myös kaloja haavittaessa jokipohjan kosketuksia pyrittiin välttämään. Yhden poistopyynnin menetelmään päädyttiin samasta syystä; jokihelmisimpukoita haluttiin häiritä mahdollisimman vähän, vaikka sähkökalastus itsessään ei vaikutakaan simpukoihin millään tavalla (Hastie & Boon 2001). Matala ja kapea puro, kirkas vesi ja alhainen virtausnopeus mahdollistivat hyvän näkyvyyden sähkökalastettaessa. Jokaisella sähkökalastuskerralla mitattiin veden lämpötila (°C) vesilämpömittarilla samasta mittauspisteestä. Koealat valokuvattiin ja kuvat tallennettiin cd-levylle. Myös mikroskooppikuvat kalojen kiduksilta ovat cd-levyllä tallessa.

Pyydetyt purotaimenet mitattiin (kokonaispituus RT, mm) yksitellen maastossa. Muut pyydetyt kalalajit tunnistettiin ja kirjattiin niiden kappalemäärät ylös. Pyydetyistä purotaimenista aina osa tuotiin Jyväskylän yliopiston bio- ja ympäristötieteiden laitoksen laboratorioon kidustutkimuksiin, nämä kalat myös punnittiin mahdollista myöhempää aineiston käyttöä varten. Laboratoriokalat valittiin satunnaisesti koealoilta, kuitenkin siten, että erikokoisia kaloja tuli otokseen mukaan mahdollisimman edustavasti. Purotaimenterien ikä määritettiin suomunäytteistä. Suomututkimuksessa käytettiin mikrofilmin lukulaitetta (Jyväskylän yliopiston Ympäristöntutkimuskeskus), joka suurentaa suomun valaistulle näytölle. Lappilaisten purotaimenterien hitaan kasvun takia päädyttiin määrittämään kalojen ikä 27.5. ja 22.9. pyydetyistä kaloista. Kesän kasvu oli nähtävissä syksyllä pyydettyjen kalojen suomuista ja muutenkin kevään ja syksyn suomujen vertailu antoi mielestäni parhaan mahdollisen otannan aineistosta iän määrittämisessä. Määrittämisellä ei pyritty täydelliseen tulokseen, vaan kala-aineiston ikäjakaumaa on tulkittava enemmän kvalitatiivisena. Iänmäärittäminen haluttiin ottaa mukaan tutkimukseen, koska aiemmista tutkimuksista oli käynyt ilmi, että isäntäkalojen koko ja ikä saattavat vaikuttaa jokihelmisimpukan loisvaiheen onnistumiseen.

Purotaimenterien tiheys laskettiin syksyn (9.9. ja 22.9.) sähkökalastuskertojen aineistosta. Sähkökalastukset toteutetaan koealastuksissa pääsääntöisesti syksyllä ja tämä huomioiden haluttiin saada muiden tutkimusten kanssa mahdollisimman vertailukelpoinen tulos. Lisäksi kalatiheys laskettiin 29.7. pyydetyistä aineistosta, joka heijasti isäntäkalojen tilanteen koealoilla glokidium-toukkien irtoamishetkellä. Samalla pystyttiin laskemaan juveniilien simpukoiden irtoaminen (yks./100m²) kaloista simpukka- ja kontrollialoille kertomalla koealojen loisinnan abundanssit kalatiheyksillä. Yhden poistopyynnin perusteella lasketut kalatiheydet laskettiin kaavalla T/p , jossa T = saalis ja p = pyydystettävyyden. Pyydystettävyyden arvoina käytettiin 0+ ja 1+ -ikäryhmien kaloille 0,510 ja 2+, 3+ ja 4+ -ikäryhmien kaloille 0,661. Pyydystettävyyden arvot huomioivat yhden poistopyynnin, kalan koon, ja että kaloja pääsee myös karkuun. Tutkija Jukka Syrjänen (Jyväskylän yliopiston bio- ja ympäristötieteiden laitos) on laskenut Keski-Suomen pienten jokien ja purojen taimenille pyydystettävyyden arvoja koko- ja ikäryhmittäin ja niiden tulosten perusteella valittiin em. pyydystettävyyden arvot (J. Syrjänen, julkaisematon). Sähkökalastuslaite (Geomega, jännite 350 V), jota käytettiin tässä tutkimuksessa, oli sama kuin Jyväskylän yliopiston koealastuksissa.

Kaloja tuotiin laboratoriotutkimuksiin 7:ltä eri pyyntikerralta yhteensä 116 kpl, muut pyydetyt kalat vapautettiin takaisin puroon heti pituusmittauksen jälkeen. Purotaimenterien valitsemiseen laboratoriotutkimuksiin siten, että jokaiselta koealalta saataisiin

ainakin 1 kala mukaan. Kalat kuljetettiin hyvin jäähdytetyissä kylmälaukuissa Lapista Jyväskylään. Purotaimenten kiduslehdet preparoitiin yksitellen kahden lasilevyn väliin ja mikroskoipoitiin niiden mahdollinen loisinfektio (Kuva 3). Glokidium-toukat laskettiin kustakin kalasta erikseen kiduslehtikohtaisesti. Mikroskoopin avulla mitattiin kunkin sähkökalastuskerran kaloista 30 glokidium-toukan pituus (μm). Mittaukseen valittiin satunnaisesti toukkia useasta eri kalasta, samoin eri kiduslehdiltä. Toukkia mitattiin edelleen mahdollisimman erikokoisten kalojen kiduksilta. Laboratoriotyöskentelyssä käytettiin aina samoja mikroskooppeja, glokidium-toukkien pituus mitattiin Olympuksen SZX9 -mikroskoopilla 10x50 -suurennoksella ja toukkien pituuden mittaamiseen käytettiin mitta-asteikkosapluunaa. Pituus mitattiin toukan suurimmasta mahdollisesta läpimitasta (jokihelmisimpukan glokidium-toukat eivät ole täysin symmetrisen pyöreitä).



Kuva 3. Mikroskooppikuva purotaimeneen kiduslehdessä, jossa loisii 19 kpl jokihelmisimpukan glokidium-toukkia. Toukat erottuvat kidukselta selvästi tummina, kahvinpapua muistuttavina pallukoina.

Aineiston tilastollinen testaus tehtiin SPSS-ohjelmiston versiolla 15.0. 7:llä eri sähkökalastuksella kerätty aineisto mahdollisesti aineiston tarkastelun kahdessa osassa (kesä/syky) ja yhtenä kokonaisuutena (koko tutkimusajanjakso) tutkittavien asioiden mukaan. Loisinnan prevalenssi ja abundanssi testattiin erikseen kesän (27.5., 17.6., 7.7. 29.7.) ja syksyn (9.9., 22.9.) kaloista. Kesän glokidium-toukat olivat loisineet kaloissa talven yli ja syksyn kaloissa loisivat seuraavan, uuden ”sukupolven” toukat. Kesän aineisto testattiin yksisuuntaisella varianssianalyysillä (1-ANOVA). Aineistolle tehtiin logaritmi-muunnos (\log_{10}) ennen testausta, koska ilman sitä testin mahdollistava ehto varianssien yhtäsuuruuksista ei täyttnyt. Syksyn aineisto testattiin Mann-Whitneyn U-testillä, parametrasta testiä ei voitu käyttää logaritmoidullakaan aineistolla toukka-aineiston suuresta hajonnasta johtuen. Simpukka-alojen simpukkatiheydet ja kalakohtaiset toukkamäärät testattiin kesän ja syksyn aineistoista korrelaatioanalyysillä (Pearsonin ja Spearmanin korrelaatiot). Kesän, elokuun (18.8.) ja syksyn aineistoa verrattiin χ^2 -testillä (loisinnan prevalenssi) ja Kruskal-Wallis testillä (loisinnan abundanssi). Elokuun sähkökalastuskerta oli tutkimusjakson vedenjakaja. Ennen sitä kaloja loisivat ”ylivuotiset” vanhat glokidium-toukat ja sen jälkeen uudet toukat. Purotaimeneen koon vaikutus loisinnan abundanssiin testattiin kesän aineistosta korrelaatioanalyysillä (Pearsonin

korrelaatio). Kalojen ikäluokan vaikutus loisintaan testattiin 1-ANOVA:lla. Aineistolle tehtiin ennen testausta logaritmi-muunnos (\log_{10}) ja kalat jaettiin 5 ikäryhmään suomenäytteiden ja kalojen pituuden perusteella. Purotaimenter määrää ja ikäryhmä koelaloilla testattiin koko tutkimusaineistosta 1-ANOVA:lla. Kalojen eri kiduslehtien välinen loisinnan abundanssi testattiin kesän aineistosta Kruskal-Wallis-testillä. Jokihabitaatti ja simpukoiden esiintyminen testattiin χ^2 -testillä kartoitusaineistosta.

Jokihelmisimpukan loisintaa kuvaavat käsitteet:

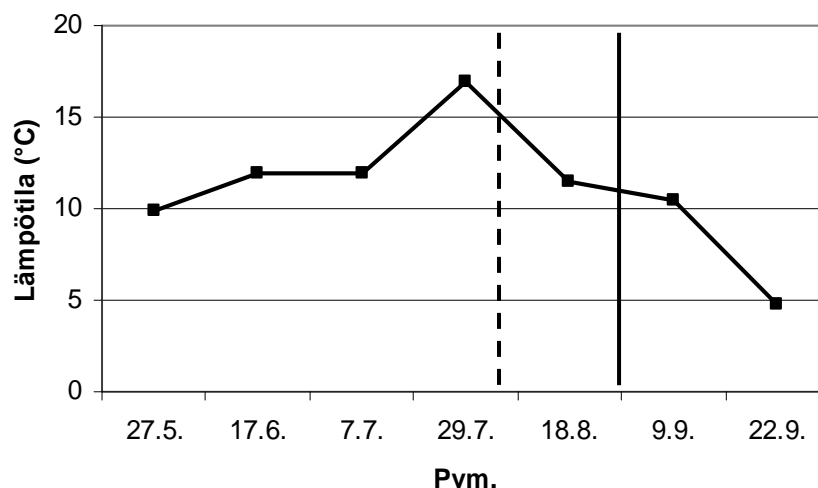
- prevalenssi = loisittujen kalojen prosenttiosuus otoksessa, loisinnan yleisyys
- abundanssi = loisinnan runsauden keskiarvo (toukat/otoksen kaikki kalat)
- intensiteetti = loisinnan voimakkuuden keskiarvo (toukat/otoksen loisitut kalat)

4. TULOKSET

4.1. Jokihelmisimpukat, jokihabitaatti ja loisvaihe

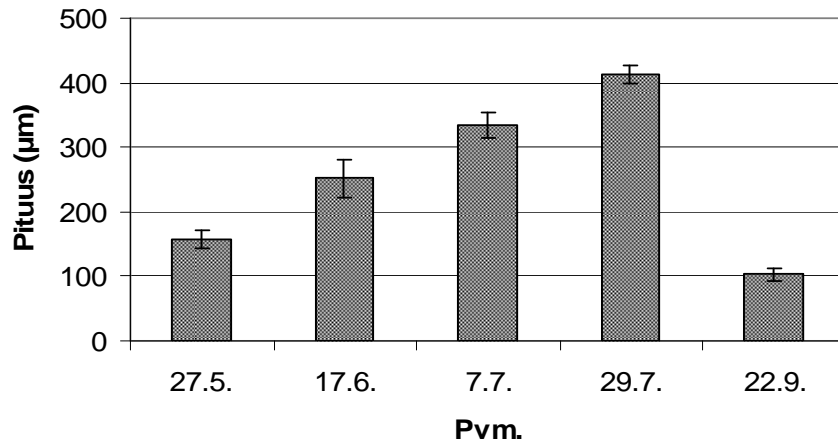
Jokihelmisimpukoita esiintyi puroissa lähes ainoastaan nivoissa ja virtasuvannoissa. Interreg-hankkeen kartoituslinjoista (n=46) 33 oli habitaatiltaan nivoja tai virtasuvantoja. Vain yhdessä niistä ei esiintynyt jokihelmisimpukoita (esiintymisprosentti 97 %). Kartoituslinjoista oli koskia 13 ja vain kahdesta löytyi simpukoita (esiintymisprosentti 15 %). Habitaatti vaikutti tilastollisesti merkitsevästi (χ -testi, Pearson $\chi^2=30,252$, $df=1$, $p<0,001$) simpukoiden esiintymiseen puron sisällä.

Puron veden lämpötila oli tutkimusajanjaksona (27.5.-22.9.2009) korkeimmillaan 16,9 °C (29.7.). Juveniilit simpukat irtosivat kaloista veden lämpötilan kääntyttyä laskuun, aikavälillä 30.7.-17.8. Purotaimenter infektoituivat uusilla *glokidium*-toukilla aikavälillä 19.8.-8.9 (Kuva 4).



Kuva 4. Puron veden lämpötila (°C) sähkökalastuskerroittain. Kuvan katkoviiva osoittaa juveniilien simpukoiden arvioidun irtoamisajankohdan isäntäkaloista ja yhtenäinen pystyviiva uusien *glokidium*-toukkien arvioidun kiinnittymisajankohdan kaloihin.

Glokidium-toukat kasvoivat tasaisesti veden lämmentyä kevään ja kesän aikana (Kuva 5). Keväällä (27.5.) toukat olivat pituudeltaan 157 μm (SD \pm 13 μm) ja ennen irtoamishetkeä (29.7.) 413 μm (SD \pm 14 μm) pitkiä. Seuraava sukupolvi toukkia havaittiin kalojen kiduksilta 9.9. Syksyn uudet toukat olivat 103 μm pitkiä (SD \pm 9 μm).

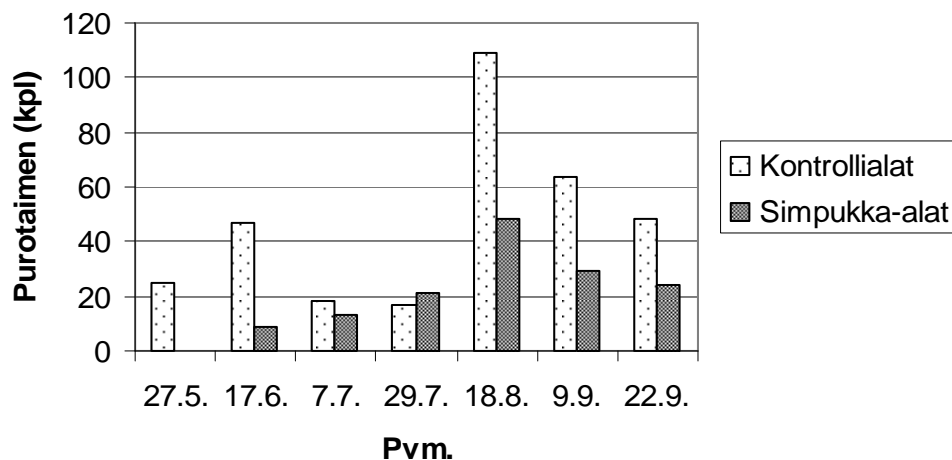


Kuva 5. Glokidium-toukkien keskimääräiset pituudet (\pm SD, n=30/sähkökalastuskerta) tutkimusajanjaksolla. Syksyn uudet toukat mitattiin 22.9. pyydetyistä kaloista.

Kalojen ensimmäisillä (uloimmilla) kiduslehdillä (kalat, n=62) glokidium-toukkia oli 15 (SD \pm 31), toisilla 21 (SD \pm 44), kolmansilla 17 (SD \pm 34) ja neljänsillä 14 kpl (SD \pm 26). Toukkien määrässä ei ollut tilastollisesti merkitsevää eroa eri kiduslehtien välillä.

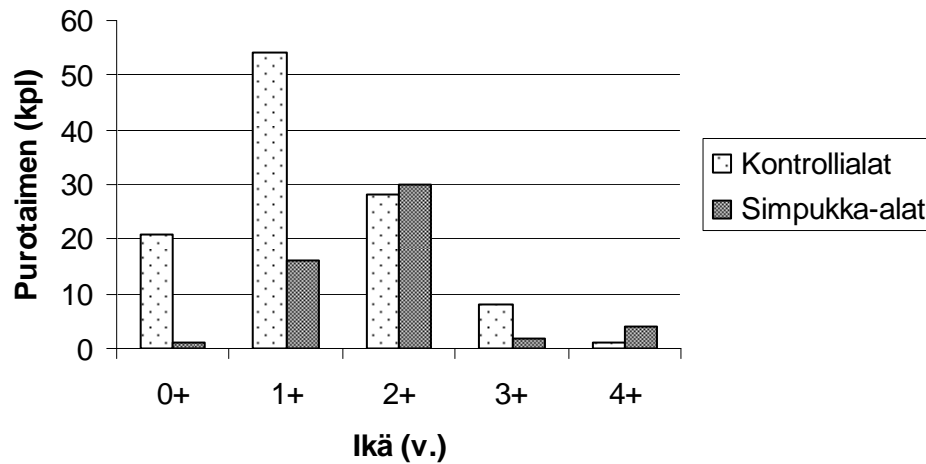
4.2. Kalatiheys, purotaimenten ikä ja puron kalasto

Kalatiheys oli koealoilla keskimäärin 20,4 yks./100 m². Simpukka-alojen kalatiheys oli 15,1 yks./100 m² ja kontrollialojen 24,1 yks./100 m². Koealojen välillä ei ollut tilastollisesti merkitsevää eroa (1-ANOVA, F=3,716, df=1, p=0,078) kalatiheydessä. Purotaimenia saatiin kuitenkin enemmän kontrollialoilta tutkimusajanjaksolla (Kuva 6).



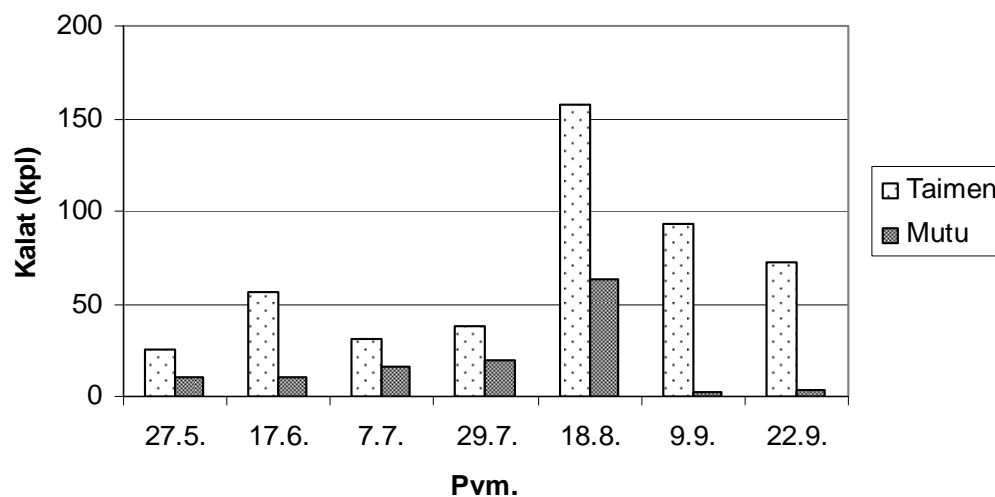
Kuva 6. Koko tutkimusajanjaksona pyydetyt puotaimenet (n=472) kontrollialoilta (kalat, n=328) ja simpukka-aloilta (kalat, n=144).

Purotaimenet olivat viidestä eri ikäryhmästä (Kuva 7). 0+ -ikäryhmän kalat olivat n. 35-50 mm, 1+ -kalat n. 51-90 mm, 2+ n. 91-130 mm, 3+ n. 131-160 mm ja 4+ n. 161-190 mm pitkiä (RT).



Kuva 7. Syksyllä (9.9. ja 22.9.) pyydytetyt purotaimenet (n=165) ja tutkittujen kalojen (n=41) suomenäytteiden perusteella arvioitu ikäjakauma. Kontrollialat (kalat, n=112) ja simpukka-alat (kalat, n=53).

Puron kalasto (Kuva 8) koostui purotaimenista ja muduista (*Phoxinus phoxinus* L.). Elokuussa (18.8.) saatiin myös 2 madetta (*Lota lota* L.). Muita lajeja ei saatu.

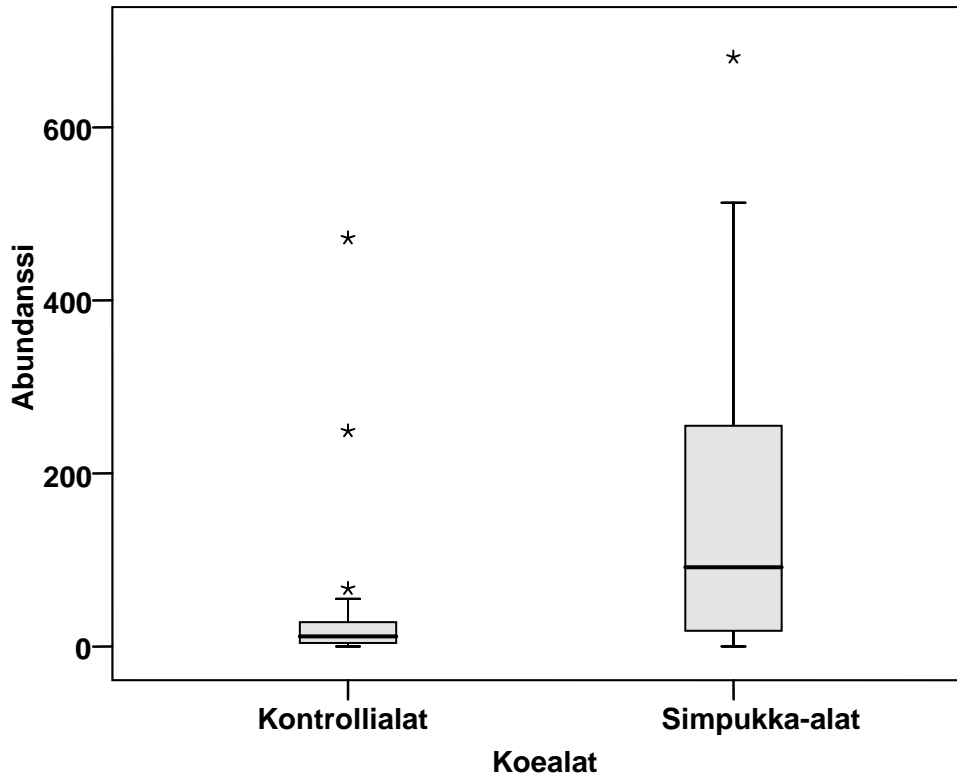


Kuva 8. Koko tutkimusajanjaksona (27.5.-22.9.2009) pyydytetyt purotaimenet (n=472) ja mudut (n=124).

4.3. Loisinta kesällä n. 9-11 kuukautta infektion jälkeen

Kesällä (27.5.-29.7.) simpukka-aloilla loisinnan abundanssi oli 167 (SD±197), minimi 0, mediaani 92 ja maksimi 681 glockidium-toukkaa. Kontrollialoilla vastaavasti 31 (SD±77), minimi 0, mediaani 13 ja maksimi 472. Loisisinnan abundanssit erosivat tilastollisesti merkitsevästi (1-ANOVA, F=11,759, df=1, p=0,001) koealoilla, abundanssi

oli suurempi simpukka-aloilla (Kuva 9). Loisinnan prevalenssi oli simpukka-aloilla 86 % ja kontrollialoilla 93 %.

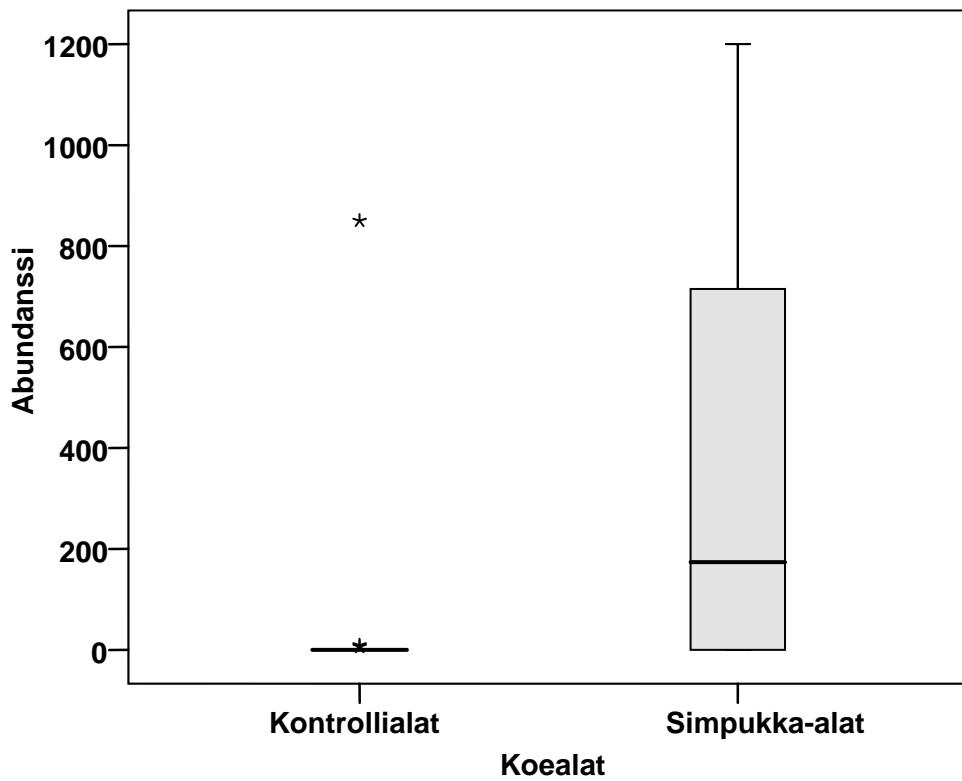


Kuva 9. Viiksilaatikkokuvio (box-plot) kontrollialojen (kalat, n=46) ja simpukka-alojen (kalat, n=16) loisinnan abundansseista kesällä 27.5.-29.7 ennen juveniilien simpukoiden irtoamista isännistä. Kuvion laatikoiden sisällä on keskimmäiset 50 % havaintoarvoista ja laatikon sisäiset viivat osoittavat mediaaniarvot. Laatikoiden ala- ja yläreunat kuvaavat 25 % ja 75 % kvartaaaleja ja viiksien päät osoittavat minimi- ja maksimiarvot. Tähdillä merkityt havainnot ovat poikkeavia arvoja aineistossa.

Huomioiden koelajien kalatiheydet (simpukka-alat 6,2 yks./100 m², kontrollialat 3,7 yks./100 m²) juuri ennen juveniilien simpukoiden irtoamishetkeä (29.7.) juveniileja simpukoita irtosi kaloista simpukka-aloille 1035 yks./100 m² ja kontrollialoille 115 yks./100 m² loisvaiheen jälkeen.

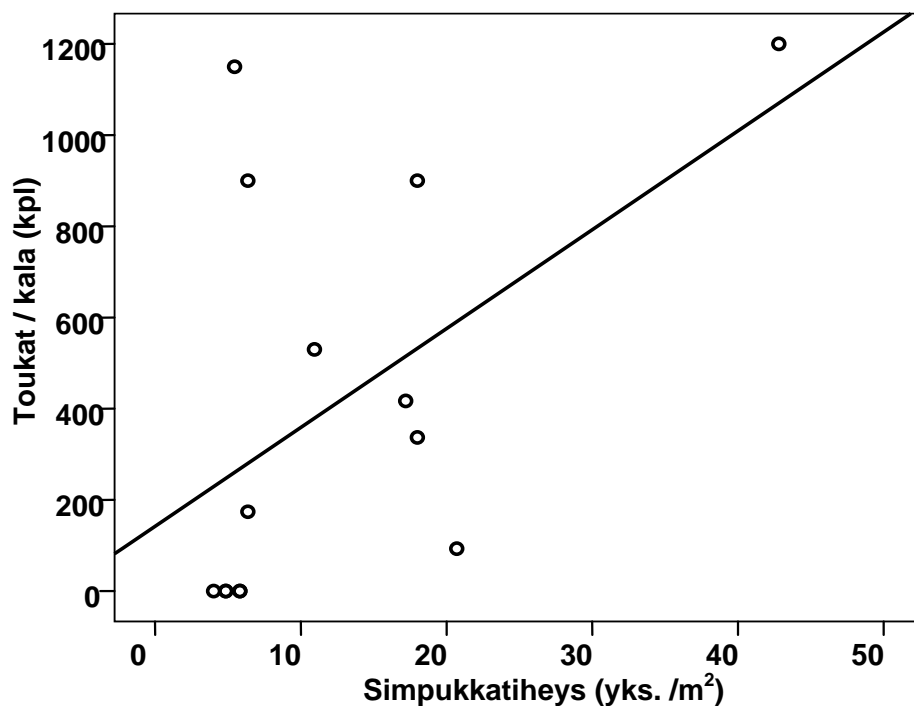
4.4. Loisinta syksyllä välittömästi infektion jälkeen

Syksyllä (9.9. ja 22.9.) simpukka-aloilla loisinnan abundanssi oli 380 (SD±449), minimi 0, mediaani 174 ja maksimi 1200 glokidium-toukkaa. 1200 glokidium-toukkaa oli koko tutkimuksen suurin kalakohtainen toukkamäärä. Kontrollialoilla loisinnan abundanssi oli vastaavasti 54 (SD±212), minimi 0, mediaani 0 ja maksimi 850. Syksyllä toukkien parveilun jälkeen kontrollialoilta saatiin pyydettyä vain 3 infektoitunutta kalaa. Niiden kiduksilla oli yhteensä 865 toukkaa, joista yhdessä kalassa 850 toukkaa. Loisinnan abundanssit erosivat tilastollisesti merkitsevästi (Mann-Whitney, U=62,0, p=0,009) koelajoilla, abundanssi oli suurempi simpukka-aloilla (Kuva 10). Loisinnan prevalenssi oli simpukka-aloilla 60 % ja kontrollialoilla 19 %.



Kuva 10. Viiksilaatikkokuvio (box-plot) kontrollialojen (kalat, n=16) ja simpukka-alojen (kalat, n=15) loisinnan abundansseista syksyllä (9.9. ja 22.9.) glolidium-toukkien parveilun jälkeen.

Simpukkatiheyksien ja kalakohtaisten toukkamäärien välillä oli tilastollisesti merkitsevä (Spearmanin korrelaatio, $r=0,599$, $p=0,024$) positiivinen korrelaatio (Kuva 11).



Kuva 11. Simpukkatiheydet ja toukkamäärät simpukka-aloilla syksyllä toukkien parveilun jälkeen.

4.5. Vaihtelu loisinnassa kahden peräkkäisen vuoden välillä

Loisinnan prevalenssi oli kesällä (27.5.-29.7.) 92 % (kalat, n=62). Elokuussa (18.8.) se oli 0 % (kalat, n=23) ja syksyllä (9.9.-22.9.) 39 % (kalat, n=31). Ero oli tilastollisesti merkitsevä ajankohtien välillä (χ -testi, Pearson $\chi^2=66,410$, $df=2$, $p<0,001$). Prevalenssi erosi tilastollisesti merkitsevästi (χ -testi, Pearson $\chi^2=30,579$, $df=1$, $p<0,001$) siis myös kesän ja syksyn kaloissa. Loisinnan prevalenssi oli kesän kaloissa suurempi kuin syksyn, vaikka kesän kaloissa glokidium-toukat olivat loisineet edellisestä syksystä (v. 2008) asti. Loisinnan intensiteetti oli kesällä (kalat, n=57) 72 (SD±137) glokidium-toukkaa ja syksyllä (kalat, n=12) vastaavasti 547 (SD±439). Kesän maksimi oli 681 toukkaa ja syksyn 1200. Intensiteetti erosi kesällä ja syksyllä tilastollisesti merkitsevästi (Kruskall-Wallis, $\chi^2=14,205$, $df=1$, $p<0,001$), ollen suurempi syksyllä kuin kesällä.

4.6. Purotaimenten koko koealoilla ja kalan koon ja iän vaikutus loisintaan

Purotaimenet olivat suurempia simpukka-aloilla. Koko tutkimusajanjaksolla simpukka-aloilta pyydytetyt ja laboratorioissa tutkitut kalat (n=43) olivat keskipituudeltaan 106 mm (SD±37 mm), minimi oli 43 mm, mediaani 92 mm ja maksimi 190 mm. Kontrollialojen kalat (n=73) olivat vastaavasti keskipituudeltaan 87 mm (SD±33 mm), minimi oli 44 mm, mediaani 80 mm ja maksimi 165 mm. Kalojen pituus erosi tilastollisesti merkitsevästi (1-ANOVA, $F=8,052$, $df=1$, $p=0,005$) koealojen välillä. Kalan pituus ei sen sijaan vaikuttanut tilastollisesti merkitsevästi (Pearsonin korrelaatio, $r=0,233$, $p=0,068$) loisinnan abundanssiin. Selitysaste (r^2) oli 0,054 eli kalan pituus selittää n. 5 % loisinnan abundanssista. Myöskään kalan ikäryhmä ei vaikuttanut tilastollisesti merkitsevästi (1-ANOVA, $F=0,711$, $df=3$, $p=0,549$) loisinnan abundanssiin. Tulos pysyi samanlaisena testattaessa erikseen kesän ja syksyn aineistoja, samoin tarkasteltaessa simpukka- ja kontrollialoja erikseen.

5. TULOSTEN TARKASTELU

Jokihelmisimpukat esiintyivät purossa lähes ainoastaan nivoissa ja virtasuvannoissa. Nivat ja virtasuvannot tarjoavat simpukoille ihanteellisen elinympäristön, jossa virran mukana kulkeutuu ravintoa ja jokipohja pysyy puhtaana, mutta virtaus ei käy niille liian voimakkaaksi. Todennäköisesti koskipaikoissa, varsinkin korkean veden aikaan, virtaus on simpukoille liian voimakas. Suuremmissa virtavesissä jokihabitaatin merkitys ja elinympäristö jokihelmisimpukoille saattaa korostua vieläkin enemmän, erityisesti voimakkailla tulvilla alttiilla valuma-alueilla.

Jokihelmisimpukan loisvaihe kesti itälappilaisessa purossa n. 11 kuukautta. Loisvaihe oli pitkä. Puron alueella ilmasto on kylmä ja puron vesi pysyttelee melko viileänä alueen lähteisyyden takia kesälläkin. Viileässä vedessä glokidium-toukan kasvu on loisvaiheessa hitaampaa ja metamorfoosi juveniiliksi simpukaksi kestää pidempään kuin eteläisemmissä populaatioissa (esim. Keski-Euroopassa). Glokidium-toukat parveilivat naarassimpukoista ja infektoivat kalat aikavälillä 19.8.-8.9. ja irtosivat isännistään aikavälillä 30.7.-17.8. Hedelmöitys, eli jokihelmisimpukoiden ”kutu”, ajoittuu tutkimusalueella todennäköisesti juhannuksen tienoille (suojelubiologi Matti Mela, Metsähallitus, suullinen tiedonanto). Havainto on peräisin paikalliset vesistöt hyvin tuntevalta vanhalta helmenkalastajalta. Toukat kehittyvät naarassimpukoiden kiduslehdillä siis varsin lyhyen ajan kuluessa (n. 2 kk).

Glokidium-toukat kasvoivat kevään ja kesän aikana voimakkaan lineaarisesti veden lämmetessä ja hieman ennen irtoamista isäntäkaloista ne olivat keskimäärin 413 μm

(SD±14 µm) pitkiä. Veden kylmeneminen laukaisee juveniilien simpukoiden irtoamisen. Toukkien kasvu ja irtoamishetki isännästä ovat riippuvaisia veden lämpötilasta (Bauer 1987b, Hastie & Young 2003a). Toukat kasvavat hitaasti isäntäkalan kidukselle kiinnittymisen jälkeen n. 2 kuukauden ajan syksyllä, talven aikana ne eivät kasva. Keväällä vesien lämmitessä kasvu kiihtyy ja metamorfoosi glokidium-toukista juveniileiksi simpukoiksi tapahtuu (Degerman ym. 2009). Ruotsalaisissa kenttätutkimuksissa on todettu juveniilien simpukoiden irtoamisen ajoittuvan touko- tai kesäkuulle, eli selvästi aikaisemmin kuin tässä tutkimuksessa havaittiin. Irrotessaan juveniilit simpukat ovat n. 400 µm pitkiä (Degerman ym. 2009), eli hyvin samaa kokoluokkaa kuin tässä tutkimuksessa. Glokidium-toukkien välinen pituuden ja kasvun vaihtelu oli pientä koko tutkimusajanjakson ajan, eli isäntäkalojen kiduksille päässeet toukat kasvoivat lähes samalla vauhdilla hyvin itsenäisesti kalasta ja kiduslehdessä riippumatta.

Purotamentiheys oli tutkimuspurossa kohtalaisen suuri (20,4 yks./100 m²). Kontrollialoilla oli keskimäärin 9 purotainta enemmän aarilla (100 m²) kuin simpukkaaloilla koko tutkimusajanjakso huomioden. Tähän oli yhtenä syynä se, että varsinkin pienemmät purotaimenet näyttivät viihtyvän hyvin koskipaikoissa. Koalojen koskihabitaaateissa ei sen sijaan esiintynyt jokihelmisimpukoita. Pieniä purotaimenia saatiin suhteellisesti enemmän kuin suuria (Kuva 7). Purotaimenen poikaset nousivat sorasta veteen ennen 7.7. ja niitä saatiin ainoastaan puron alaosan koskesta. Purotaimenia on purossa varmasti riittävästi ylläpitämään elinvoimaista jokihelmisimpukkapopulaatiota. Jokihelmisimpukoiden ja isäntäkalojen suhdetta ovat tutkineet mm. Ziuganov ym. (1994). He päätyivät tutkimuksissaan siihen, että kriittinen minimi-isäntäkalatiheys on 20 yks./100 m², jotta simpukkapopulaatio säilyy ja pysyy yllä kestävästi. Geist ym. (2006) havaitsivat tutkimuksissaan kuitenkin selvästi pienempien isäntäkalatiheyksien (esim. 1,2 yks./100m²) ylläpitävän kestävästä simpukkapopulaatiota. Mielestäni isäntäkalojen minimitiheydet täsmällisinä lukuina ilmaistuina ovat jokseenkin epämääräisiä, paikkakohtaisia ja niitä on vaikea lähteä yleistämään. Lisäksi omat tuloksemme viittaavat siihen, että kalatiheysarvioon vaikuttaa koekalastuksen ajankohta. Suurin saalis saatiin elokuussa, keväällä ja kesällä saaliit olivat selvästi pienemmät. Tästä syystä taimenten tiheysarviot ja sähkökalastuksen toimivuus voivat vaihdella pyyntiajankohdan (veden virtaama, lämpötila) ym. tekijöiden suhteen. Kalatiheyttä tulisi tutkia ja testata laajemmin monenlaisissa jokihelmisimpukoiden asuttamissa virtavesissä ja eri isäntäkalalajeilla. On kuitenkin päivänselvää, että vahvat taimen- ja lohikannat edesauttaisivat myös uhanalaisen jokihelmisimpukan suojelutyössä. Tehdyn tutkimuksen perusteella isäntäkala ei ole jokihelmisimpukalle sen loisvaiheessa pelkästään ravinnonlähde ja suojapaikka, vaan isäntäkalat vaikuttavat suoraan myös simpukoiden esiintymiseen. Simpukat esiintyvät purossa laikuittain. Simpukka- ja kontrollialojen kalojen loisinnan abundanssieron perusteella voidaan olettaa myös purotainten osoittavan purossa tietynlaista paikallisuutta. Isäntäkalojen esiintyessä paikallisesti puron sisällä simpukoiden laikuittainen esiintyminen ”ruokkii itse itseään” paikallisen infektoitumisen ja paikallisen juveniilien simpukoiden isännistään irtoamisen kautta. Irtoamishetkellä isäntäkalasta on erittäin tärkeää millaiseen pohjahabitaattiin juveniili simpukka putoaa. Ehkä sattumakin osaltaan määrää missä isäntäkala irtoamishetkellä on ja soveltuuko juuri se pohjahabitaatti juveniilille simpukalle kasvupaikaksi. Juveniili simpukka kaivautuu joen pohjan sisään, jossa pitää olla riittävästi ravintoa ja happea. Pohjan laadun tutkimus koskien erityisesti juveniilien simpukoiden erityistarpeita olisikin tärkeää ja ajankohtaista, koska monin paikoin jokipohjat ovat muuttuneet erityisesti ihmistoiminnan vaikutuksesta.

Purotainten esiintyminen ja sijainti suhteessa jokihelmisimpukoihin vaikutti loisinfektion yleisyyteen ja voimakkuuteen toukkien parveilla naarassimpukoista elo-

syyskuun vaihteessa. Tätä ounasteltiinkin jo ennen varsinaisen tutkimuksen alkua ja ilmiöstä oli todisteita Ruotsista, jossa Österling ym. (2008) tutkivat 10 ruotsalaista puroa. Tämän Pro gradu -tutkielman tutkimuksessa simpukka-alojen loisinnan intensiteetti oli syksyllä suuri. Suurin kalakohtainen toukkamäärä (n. 1200 toukkaa) oli kalassa, joka pyydettiin puron tiheimmältä simpukka-alalta (42,8 yks./m²). Toiseksi suurin kalakohtainen toukkamäärä (1150 toukkaa) oli kalassa, jonka koealan simpukattiheys oli 5,5 yks./m² eli hieman yli puron tiheyskeskiarvon. Simpukattiheyden ja kalakohtaisen toukkamäärän välillä oli tilastollisesti merkitsevä positiivinen korrelaatio simpukka-aloilla (Kuva 11). Tulos korostaa simpukattiheyden merkitystä jokihelmisimpukkakantojen ylläpitäjänä ja karkeasti ottaen voidaankin todeta, että mitä tiheämmin simpukoita esiintyy, sitä enemmän glokidium-toukkia kaloissa loisii toukkien parveilun jälkeen, ja sitä enemmän juveniileja simpukoita jokipohjalle loisivaiheen jälkeen irtoaa. Suotuisassa elinympäristössä (mm. sedimentistä puhdas jokipohja ja riittävä isäntäkalatiheys) jokihelmisimpukoiden tihentymät pitävät simpukkapopulaatioita kestävästi yllä. Syksyllä kontrollialoilta saatiin pyydettyä vain 3 infektoitunutta kalaa. Niiden kiduksilla oli yhteensä 865 toukkaa, joista yhdessä kalassa 850 toukkaa. 850 toukan infektoima kala pyydettiin kontrollialalta, jonka ylä- ja alapuolisella alalla oli simpukoita. Ylävirtaan päin oleva simpukka-ala sijaitsi n. 100 m päässä tästä kontrollialasta. Yhdellä kolmesta kontrollialojen infektoituneesta kalasta oli 5 toukkaa kiduksillaan. Kalan etäisyys oli peräti n. 700 m lähimpiin simpukoihin ylävirtaan päin. Tämä kontrolliala sijaitsi kaikkein kauimpana simpukoista purossa, mutta alan ja lähimpien simpukoiden välissä oli koski. Voimakkaammassa virrassa glokidium-toukat voivat kulkeutua pitkiäkin matkoja. Hyvin oletettavasti loisinnan intensiteetti nousee kuitenkin sitä suuremmaksi mitä lähempänä kala sijaitsee lisääntyviä naarassimpukoita. Simpukattiheys vaikuttaa loisinnan intensiteettiin toukkien parveilun jälkeen, kuten tässä tutkimuksessa havaittiin. Aikaisempien tutkimusten mukaan (mm. Bauer 1987a) naarassimpukat vapauttavat toukat samoihin aikoihin hyvin lyhyen ajan sisällä. Toukat kulkeutuvat virran mukana alavirtaan päin, eli suurin potentiaali voimakkaalle loisinnan intensiteetille on kaloilla, jotka sijaitsevat välittömästi suurten simpukattiheyksien ("hot-spots") alapuolella.

Tehty tutkimus osoitti isäntäkalojen vaikuttavan jokihelmisimpukoiden spatiaaliseen esiintymiseen. Juveniileja simpukoita putosi kaloista laskennallisesti selvästi enemmän simpukka-aloille (1035 yks./100 m²) kuin kontrollialoille (115 yks./100 m²) loisivaiheen jälkeen. Tämä viittaa vahvasti siihen, että isäntäkalojen mahdollinen paikallinen esiintyminen saattaa osaltaan vaikuttaa jokihelmisimpukoiden laikuittaiseen esiintymiseen puron sisällä. Simpukoiden välittömässä läheisyydessä paikallisesti esiintyvät kalat infektoituvat glokidium-toukilla ja pudottavat juveniilit simpukat todennäköisesti pääsääntöisesti samoille paikoille purossa. Purotainten esiintyessä paikallisesti ne suosivat tiettyä elinympäristöä ainakin suurimmaksi osaksi puron sisällä. Millään muulla tavalla on vaikea selittää simpukka-alojen tilastollisesti merkitsevästi suurempaa loisinnan abundanssia verrattuna kontrollialoihin n. 9-11 kuukauden jälkeen loisinfektioista. Ennen tutkimusta ajattelin, että purotainten liikkuisivat enemmän ja satunnaisemmin purossa ja näin ollen infektoituneet kalat levittäytyisivät tasaisemmin puron sisällä ainakin pidemmällä aikavälillä. Toisaalta eri sähkökalastuskertojen välinen saaliiden vaihtelu voi viitata ainakin osan purotainten populaation kaloista liikkumiseen puron sisällä (ehkä jopa mahdolliseen vaeltamiseen ylempään järveen tai alempaan jokeen). Kalojen liikkeitä ei kuitenkaan tutkittu tässä tutkimuksessa, eikä niistä saatu riittävästi tietoa edes hyvien arvailujen pohjaksi. Isäntäkalojen liikkeitä olisi syytä jatkossa tutkia jokihelmisimpukan suojelun kannalta. Lohikalapopulaatioissa voi olla paikallisina pysytteleviä ja vaeltavia yksilöitä. Kalojen liikkeistä saisi kerättyä tietoa kalamerkintää (esim. Carlin- tai ankkurimerkintä) apuna käyttäen, mutta kalojen pieni koko juuri tässä purossa asettaa

nykyisille kalamerkinnässä käytössä oleville merkintätavoille omat haasteensa. Mustepisteet tai muut vastaavat ”tatuoinnit” painettuna kalan iholle toimivat sinänsä pienempien kalojen merkinnässä, mutta niiden pysyvyys iholla pidemmällä aikavälillä on epävarmaa.

Loisinnan prevalenssi kaloissa erosi kesällä (vanhat toukat) ja syksyllä (uudet toukat) tilastollisesti merkitsevästi. Kaikki sukukypsät naarassimpukat eivät tuota glokidium-toukkia joka vuosi (Bauer 1987a). Tutkimuksissa on havaittu että n. 60 % sukukypsistä naarassimpukoista tuottaa toukkia vuosittain ja yksi lisääntyvä naaras tuottaa keskimäärin n. 4 miljoonaa toukkaa (Young & Williams 1984b, Bauer 1987a). Jokihelmissimpukan pitkä elinikä mahdollistaa lisääntymispanostuksen allokoinnin. Sääolot ja ravinnon saatavuus vaikuttavat varmasti paljon siihen, milloin naaraat panostavat lisääntymiseen. Todennäköisesti v. 2008 oli ainakin sään suhteen edullisempi simpukoille kuin v. 2009. Se voisi selittää loisinnan prevalenssieron kahden peräkkäisen toukkasukupolven välillä. Purossa oli kesällä (heinä- ja elokuussa) v. 2009 poikkeuksellisen vähän vettä (suojelubiologi Matti Mela, Metsähallitus, suullinen tiedonanto).

Aiempien tutkimusten (mm. Bauer & Vogel 1987, Ziuganov ym. 1994) perusteella kookkaammat ja iäkkäämmät kalat ovat soveltuneet huonommin isänniksi jokihelmissimpukan glokidium-toukille. Toukkien kiinnittyessä isäntäkalojen kiduksille ne kohtaavat kalan immuunipuolustuksen ja mahdollinen aiempi infektoituminen estää uuden loisinfektion (mm. Bauer & Vogel 1987, Ziuganov ym. 1994). Kaloilla on lisäksi pitkä aika puolustautua loisista vastaan, koska jokihelmissimpukan loisvaihe on pitkä (Degerman ym. 2009). Lohikalajien 0+ -poikaset eivät ole olleet aiemmin kosketuksissa glokidium-toukkien kanssa ja tätä on pidetty syynä niiden hyvään soveltuvuuteen isänniksi (Young & Williams 1984b). Lisäksi kalan poikasilla on ehkä ohuimmat kidusseinämykset ja näin ollen kidusloisen on helpompi infektoida kala (Bauer 1987b). Tässä tutkimuksessa ei kuitenkaan saatu minkäänlaista näyttöä kookkaampien ja vanhempien kalojen mahdollisesta immuunivasteesta tai niiden muuten huonommasta soveltuvuudesta jokihelmissimpukan toukkavaiheen isänniksi. Osassa aiemmissä aiheen tutkimuksissa (mm. Österling ym. 2008) on tutkimuksiin valittu vain 0+ -kaloja. Tämän tutkimuksen tulosten perusteella pelkkä kalan poikasten tutkiminen ei ole millään muotoa perusteltua. Samanlaiseen tulokseen päätyivät Geist ym. (2006) tutkittuaan eurooppalaisia jokihelmissimpukavirtoja. Heidän tutkimuksensa perusteella kestävä simpukkapopulaatio ei välttämättä ole riippuvainen 0+ -kaloista ja alhainen isäntäkalatiheys voi kompensoitua suuremmilla ja iäkkäämmillä isäntäkaloilla, jotka ovat mahdollisesti aiemmin olleet vähän kosketuksissa glokidium-toukkiin. Suuremmilla kaloilla on iso kapasiteetti kantaa loisia kiduksillaan. Kookkaat kalat pumppaavat paljon vettä kidustensa läpi ja ne voivat saada huomattavan määrän glokidium-toukkia kiduksilleen (Bauer & Vogel 1987). Kookkailla kaloilla on myös suuri kiduspinta-ala. Se mahdollistaa korkean loisinnan intensiteetin. Iäkkäämmiltä isäntäkaloilta (yli 3+ -ikäryhmän taimenilta) onkin tutkimuksissa Skotlannissa ja Saksassa löydetty useiden tuhansien glokidium-toukkien intensiteettejä/kala (Altmüller & Dettmer 2000, Hastie & Young 2003b).

Tutkimuksen koealat pyrittiin valitsemaan mahdollisimman edustavasti. 12 koealaa edusti suuria simpukkatihelyksiä ja 12 koealalla ei simpukoita ollut. Koealat sijaitsivat kauttaaltaan koko 3 km pitkän puron alueella ja jokihelmissimpukoiden laikuittainen sijainti purossa antoi hyvän pohjan tämän tyyppiselle tutkimusasetelmalle (Kuva 2). Myös eri jokihabitaatit tulivat koealoilla sopivassa suhteessa edustetuiksi, kontrollialoilla painottuivat koskihabitaatit ja simpukka-aloilla nivat ja virtasuvannot. Purosta kartoitettiin Interreg-hankkeessa lähes 80 % koko alasta, eli simpukoiden sijaintitiedot olivat kattavat. Onnistuimme tutkimuspuron ja koealojen valinnassa mielestäni hyvin ja saimme

muodostettua sellaisen tutkimusasetelman, että tutkimuksen kysymyksiin oli mahdollista vastata tutkimustyön jälkeen. Vastaaventyypistä tutkimusasetelmaa on käyttänyt myös Geist ym. (2006) jokihelmisimpukan isäntäkalapopulaatioiden tutkimuksessa. Kenttätutkimuksen yksi heikkous voi olla tulosten yleistettävyys. On oikeutettua kysyä, missä määrin tämän tutkimuksen tulokset ovat yleistettävissä. Tutkimuskohteena oli vain yksi puro ja sen jokihelmisimpukka- ja purotaimenpopulaatiot. Puron simpukkapopulaatio on poikkeuksellisen runsas Suomessa. Myös purotaimenitiheys on korkeahko. Lajien runsauteen liittyvillä tekijöillä voi olla vaikutuksensa tutkimuksen tuloksiin ja olisikin erittäin mielenkiintoista toteuttaa vastaava tutkimus paikassa, jossa populaatioitiheydet ovat pienemmät. Oletan, että tulokset olisivat hyvin samansuuntaiset puroissa, joissa olisi vähemmän simpukoita. Glokidium-toukkia parveilisi tällöin vähemmän ja vieläpä enemmän paikallisesti (paitsi hyvin voimakkaassa virtauksessa). Jos taimenet osoittaisivat esiintymisessään samankaltaista paikallisuutta kuin tässä tutkimuksessa, tulos voisi olla vieläkin räikeämpi simpukka- ja kontrollialojen kalojen loisinnan abundansseissa. On selvää, että tulosten yleistettävyden voima paranisi, jos tutkimuksessa olisi ollut mukana useita puroja. Useasta eri paikasta kerätty aineisto saattaisi paljastaa yhteisen säännönmukaisuuden ja sellaisilla tuloksilla olisi parempi ennustearvo. Toisaalta laajempi aineisto voisi osoittaa myös sen, että säännönmukaisuutta ei välttämättä löydy, vaan purot ja niiden eliöyhteisöt ovat omia toiminnallisia kokonaisuuksiaan. Kasvavaa tieteellistä tutkimusta tarvitaan joka tapauksessa jokihelmisimpukan suojelutoimien pohjalle lisää. Tutkimukseen olisi hyvä yhdistää mm. aikasarjoja, joiden avulla saadaan tietoa eri vuosilta ja purojen mahdollinen sisäinen vaihtelu selviäisi. Seurantatutkimukset toisivat mukanaan edelleen tarkempaa tietoa uhanalaisista populaatioista ja niiden tilan kehityksestä.

Heinäkuuisilla sähkökalastuskerroilla pyydettyjä kaloja tutkittaessa havaittiin, että glokidium-toukat näkyivät kalojen kiduksilla pieninä valkeina pallukoina paljalla silmillä katsottuina. Näköhavaintoa helpotti, jos loisinnan intensiteetti oli kalassa suuri. Yksi tutkimuksen oivalluksista kenttätoiden lomassa olikin, että jokihelmisimpukoiden kartoitustyössä sähkökalastus (tai kalojen kerääminen muulla tavalla, esim. perhokalastus väkäsettömillä koukuilla) voi metodina olla kokeilemisen arvoinen. Tässä tutkimuksessa purotaimenten loisinnan prevalenssi oli kesällä n. 90 %. Prevalenssi oli suuri ja oletettavasti se on pienempi virroissa, joissa simpukattiheys on pienempi. Kaloja tulisikin tutkia kymmeniä ja pyyntiponnistus tulisi kohdistaa tasaisesti joen eri alueille, painottaen kuitenkin nivoja ja virtasuvantoja. Kenttäoloissa kalat voitaisiin nukkuttaa ja varovasti kiduskanta raottamalla (vaikka suurennuslasia apuna käyttäen) todeta mahdollinen loisinfektio. Näin kaloja ei tarvitsisi välttämättä tappaa. Kesäkuu ja heinäkuun alku olisi Lapissa otollisinta aikaa jokihelmisimpukakartoitusten sähkökalastuksiin (jos kalat tutkitaan kentällä), koska glokidium-toukat ovat silloin muutama viikko ennen irtoamistaan kookkaita ja nähtävissä paljain silminkin. Ehdottomasti kaikkein varmin tapa todeta loisinfektio olisi kuitenkin tutkia kalojen kidukset mikroskoopilla. Tutkimuskaloja voitaisiin pyytää syksyllä toukkien parveilun jälkeen, sekä keväällä ja kesällä ennen juveniilien simpukoiden irtoamisajankohtaa kaloista. Talvisin ja kylmän veden aikaan (<5 °C) ei ole suositeltavaa, eikä tietysti kovin järkevääkään sähkökalastaa. Sähkökalastus kartoitustyön apuna antaisi hyviä suuntaviivoja tarkemmalle simpukoiden etsinnälle (mm. vesikiikaroinneille ja sukelluksille). Jokihelmisimpukoita ei tarvitsisi sähkökalastusta apuna käyttäen etsiä virtavesistä (joita on mm. Lapissa valtavasti) umpimähkään. Pyyntneissä tulisi noudattaa suurta varovaisuutta ja välttää joessa kahlaamista viimeiseen asti. Mielestäni kartoituspyynnit pystyttäisiin viemään helposti läpi pelkästään rannalta käsin. Pyynti kannattaisi kohdistaa valikoiden helposti kalastettaviin ja saavutettaviin paikkoihin. Tämä nopeuttaisi ja helpottaisi toimintaa, säästäisi sähkökalastajien voimia ja samalla varmistaisi jokipohjan koskemattomuuden. Näin simpukoita ei häirittäisi

vahingossa mm. turhalla kahlaamisella jokiuoman yli. Skotlannissa tehdyn tutkimuksen mukaan (Hastie & Boon 2001) sähkökalastus ei näytä vaikuttavan jokihelmisimpukoiden selviämiseen (koosta riippumatta, 10-120 mm) lyhyellä aikavälillä. Koejakso kesti tutkimuksessa 35 päivää, jonka aikana simpukoita seurattiin (mm. kuoren sulkeutumismuutos, kaivautumiskyky ja hedelmällisyys) sähkökalastuksen (kolmen poistopyynnin menetelmä) jälkeen. Em. tutkijat olivat kuitenkin sitä mieltä, että varotoimenä olisi parasta, jos vältettäisiin toistuvaa sähkökalastusta simpukkaesiintymien päällä ja niiden läheisyydessä. Sähkökalastus tapahtuu yleensä joessa kahlaamalla. Huolimattomasti toteutettuna kahlaamisesta on paljon enemmän haittaa simpukoille, kuin jokeen johdetusta sähkövirrasta. Sähkökalastus on varsin paljon käytetty menetelmä etenkin arvokkaiden lohikalakalakantojen arvioinneissa virtavesissä Suomessakin. On äärimmäisen tärkeää tietää jokihelmisimpukoiden sijaintipaikat kalataloustarkkailujen sähkökalastuksia suunniteltaessa ja toteutettaessa, jotta simpukoiden talleamista ei niissä vahingossa pääse tapahtumaan. Tähän on melko hyvät valmiudet jo nykyäänkin, koska tietoisuus simpukoiden olinpaikoista on kasvanut mm. kartoitushankkeiden jälkeen. Sijaintitiedot, lainsuoja ja tieteellisen tiedon kasvu mm. lajin ekologiasta tarkoittavat yleisellä tasollakin sitä, että jäljellä olevien populaatioiden häirintä vahingossa on estettävissä.

Uhanalaisten akvaattisten lajien suojelussa jokihelmisimpukat ja lohikalat ovat kärkipäässä. Molemmat lajit ovat omalla tavallaan kiehtovia ja taloudellisesti myös erittäin arvokkaita. Jokihelmisimpukan arvo puhtaana jokiluonnon indikaattorilajina ja ilmentäjänä on mielestäni mittaamaton. Jokihelmisimpukkayksilön luontoarvoksi on määritetty 589 euroa. Suomen arvioitu simpukkamäärä on n. 3 miljoonaa yksilöä, joista yli 90 % elää Lapin läänin alueella (Valovirta ym. 2003). Jäljellä olevien populaatioiden yhteenlaskettu luontoarvo on näin ollen maassamme n. 1,8 miljardia euroa. On esitetty hypoteesi, että jokihelmisimpukoiden esiintyminen virtavedessä edesauttaisi lohikalajien elinmahdollisuuksia (Ziuganov ym. 1994). Simpukat suodattavat suuren osan joen vedestä ja pitävät jokipohjan puhtaana lohikalajien lisääntymis- ja poikasalueilla. Puhtaalla sorapohjalla lohikalajien mätimunanat saavat riittävästi happea. Jokihelmisimpukoiden häviäminen ja radikaali väheneminen onkin saattanut vaikuttaa lohikalajien tärkeiden sedimentistä puhtaiden jokipohjien taantumiseen ja samalla kalojen lisääntyminen ja mätimuna- ja poikasvaiheet ovat kärsineet (Cosgrove ym. 2000). Simpukat siivilöivät orgaanista ainesta vedestä ja siirtävät sitä myös eri muodossa jokipohjalle. Ne eivät käytä kaikkea siivilöimäänsä ainesta ravinnokseen. Osa siivilöidystä aineksesta pakkautuu simpukan sisällä eräänlaiseen ”limapakettiin”, joka erittyy simpukasta ulos ja laskeutuu joen pohjalle (Howard & Cuffey 2006). Bakteerit hajottavat tästä limasta oivallista ravintoa selkärangattomille eläimille (esim. hyönteisten toukille), jotka puolestaan ovat lohikalajien tärkeää ravintoa (Vaughn & Hakenkamp 2001). Lisäksi simpukoiden kuoriin kasvaa vesisammalia ja vesisammalet ja niiden lähiympäristö muodostavat virtavesissä usein todellisia akvaattisten lajien eläintarhoja ja tarjoavat erityisesti ihanteellisen kasvupaikan monimuotoiselle vesiselkärangattomien yhteisölle (Bowden ym. 1999, Korsu 2004). Nykyisten jokihelmisimpukapopulaatioiden suojelu ja palauttaminen mm. vanhoihin simpukkavirtoihin voisikin edesauttaa lohikalakantojen elvyttämistä ja suojelua. Hyvänä esimerkkinä jokihelmisimpukoiden ja sen isäntäkalalajien toimivasta suhteesta voidaan pitää Kuolan niemimaata Luoteis-Venäjällä, jossa elää jokihelmisimpukan merkittävimmät ja runsaimmat populaatiot koko maailmassa (Ziuganov ym. 1994). Samassa virtavesiekosysteemissä simpukoiden kanssa elävä Atlantin lohen jokipopulaatio on yksi maailman suurimmista, ellei suurin. Samoin joen toisen jokihelmisimpukan isäntäkalalajin, taimenen, populaatiotiheydet ovat Kuolan alueella poikkeuksellisen suuret. Jokihelmisimpukka on vähäravinteiseen ja karuun jokiekosysteemiin kuuluva olennainen

osa sen toiminnallista kokonaisuutta. Jokihelmisimpukat ja lohikalat hyötyvät toisistaan (Ziuganov ym. 1994, Ziuganov & Neves 1998). On jopa esitetty että nämä lajit elävät keskenään symbioosissa (Ziuganov ym. 1994, Cosgrove ym. 2000).

Jokihelmisimpukka kuuluu Euroopan Unionin habitaattidirektiivin liitteen II lajeihin, joiden suojelemiseksi tulee perustaa erityisiä suojelualueita. Joistakin maista on esimerkkejä erilaisista suojelutoimenpiteistä populaatioiden pelastamiseksi. Saksassa on yritetty jo 1990-luvun puolivälistä lähtien parantaa habitaatteja ja istuttaa viljeltyjä juveniileja simpukoita (Buddensiek 1995). Simpukkakantojen palauttamista on Venäjällä yritetty infektoimalla Atlantin lohia glokidium-toukilla (Ziuganov ym. 1994). Jokihelmisimpukan suojelussa on pidettävä mielessä sellainen matemaattinen tosiasia, että jos naarassimpukan lisääntymisen kokonaiskeston pidetään 50 vuoden ajanjaksoa, niin sinä aikana jokaisen naaraan tulee tuottaa vähintään 2 elinkykyistä aikuista simpukkaa, jotta populaatio säilyy samalla tasolla kuin aikaisemmassa sukupolvessa. Tällä matematiikalla joka vuosi 0,04 jälkeläistä/naaras tulee selvitä vuosittain (Hastie & Young 2003b). Luonnossa kasvaneen juveniilin simpukan eloonjäämisprosentin on tutkittu olevan n. 5 % loisvaiheen jälkeen. Siis vain n. 5 % loisvaiheen onnistuneesti läpikäyneistä juveniileista simpukoista selviää lisääntymiskykyiseksi aikuiseksi saakka (Young & Williams 1984b). Heikentyneessä elinympäristössä juveniilien simpukoiden mahdollisuudet kasvaa aikuisiksi ja päästä lisääntymään ovat entisestään heikentyneet.

Jokihelmisimpukka on mahdollista vielä pelastaa ja niiden kannat palauttaa kestäväälle tasolle ainakin joissakin paikoissa. Pioneerityötä tarvitaan ja se on jo monissa maissa, myös Suomessa, aloitettu. Pudasjärven kunnan alueella sijaitsevaan puroon istutettiin ensimmäistä kertaa maassamme Länsi-Suomen ympäristökeskuksen laboratoriossa viljeltyjä juveniileja simpukoita kesällä 2007. Istutettujen simpukoiden toivotaan nyt selviytyvän ja kasvavan aikuisiksi lisääntymiskykyisiksi simpukoiksi. Suojelutyössä saatetaan tarvita järjestelmällistä poikasviljelyä, sekä esimerkiksi kalakantojen suojelussa ja elinolosuhteiden parantamisessa jo käytössä olevia toimenpiteitä, kuten virtavesikunnostuksia. Suojelustrategioiden täytyisi ehdottomasti perustua tieteelliseen tutkittuun tietoon siitäkin huolimatta, että suojelutoimille on jokihelmisimpukan kohdalla akuutti tarve (Geist 2005). Lajin valtava lisääntymispotentiaali on suuri voimavara ja mahdollisuus populaatioiden elvyttämisessä ja palauttamisessa. Havaintoja fekunditeetin vähenemisestä ei ole havaittu vanhoiltakaan naarassimpukoilta (Bauer 1987a). Näin aivan pienetkin ja usein yli-ikäntyneet populaatiot voivat toipua onnistuneilla suojelutoimilla (Geist 2005). Lajin suojelun kannalta olisi tärkeää, että laadittaisiin yhteinen tieteelliseen tietoon pohjautuva yleisohjeisto, jotta tärkeitä populaatioita kyetään suojelemaan parhaalla mahdollisella tavalla koko niiden esiintymisalueella (Cosgrove & Hastie 2001). Suojelun kannalta on oleellista, että lajin ekologiasta saavutetaan tieteellisten tutkimusten kautta parempi ymmärrys. Näin voidaan arvioida mm. habitaattien nykytilaa ja ihmisen aiheuttamia vaikutuksia, sekä miettiä parantavia toimenpiteitä. Myös mahdolliset sopeumat eri olosuhteisiin ja yksilöiden ja populaatioiden geneettinen vaihtelu tulisi ottaa suojelussa huomioon (Geist & Kuehn 2005). Ennen kaikkea tarvitaan halua ja tahtoa lajin suojeluun, joka kumpuaa usein kansalaisaktiivisuuden kautta. Tietoutta kiehtovan lajin historiasta, merkityksestä ja ekologiasta tulee yrittää nostaa. Mielestäni joidenkin tarkkaan valittujen jokihelmisimpukkaesiintymien sijaintitiedot voitaisiin julkaista. Ihmisen omilla näköhavainnoilla ja kokemuksilla on poikkeuksellisen vahva vaikutus asenteiden muodostumiseen. Lajin suojelu saisikin varmasti lisäpotkua, jos esim. kansallispuiston tai suojelun alueen yhteyteen perustettaisiin paikka, jossa simpukoita voisi omin silmin ihaila luontaisessa elinympäristössään ja lukea lajin tarinaa opastaulusta tai vastaavasta. Tällaisen

aivan poikkeuksellisen luontoelämyksen tarjoamiseen luulisi saavan rahoitusta, jos vain halua löytyy. Olen lisäksi melko vakuuttunut, että simpukat saisivat olla jokipohjalla tällaisessa luontokohteessa koskemattomina ja rauhassa. Tätä voitaisiin toki haluttaessa varmistaa erilaisin keinoin. Lainsäädännöllä on kiistaton asemansa kamppailussa jokihelmisimpukkaa uhkaavan sukupuuton rajamailla. Makean veden habitaattien heikkenemisen tai suoranaisten tuhoamisen on viimeinkin loputtava. Uskon, että tieteellisellä tutkimustyöllä on suuri merkitys lainsäädännönkin kannalta. On helpompaa esittää päättäjille asioita lakien ja asetusten säätämisen pohjalle, kun tiedetään uhanalaisten lajien ekologiasta paremmin ja voidaan konkreettisesti osoittaa syitä ja seurauksia ja perustella korjaavien toimenpiteiden tarpeellisuutta.

YHTEISTYÖ JA KIITOKSET

Pro gradu -tutkielmani liittyi Jyväskylän yliopiston bio- ja ympäristötieteiden laitoksella v. 2008 alkaneeseen Maj ja Tor Nesslingin säätiön rahoittamaan projektiin ”Uhanalaisen raakun suojelugeneettiset ja suojeluekologiset tutkimukset”. Tämä tutkimus sai em. projektilta avustusta Lapin matkoihin ja majoitukseen ja ilman Nesslingin säätiön huomattavaa projektirahaa ei tätä tutkimusta olisi voitu tehdä ainakaan tässä mittakaavassa. Tutkielmaan myönnettiin lisäksi kaksi apurahaa: Olvi-säätiöltä ja Suomen Biologian seura Vanamo Ry:ltä. Haluan esittää erityiskiitokset kaikille Pro gradu -tutkielmaani taloudellisesti tukeneille tahoille.

Tutkimuksen suunnitteluvaiheessa tehtiin yhteistyötä Alleco Oy:n toimitusjohtaja Panu Oulasvirran kanssa. Keskustelujemme pohjalta saimme valittua tutkimusasetelman kannalta sopivan puron tähän tutkimukseen ja olen siitä erittäin kiitollinen. Interreg-hankkeen kartoitusaineisto on Metsähallituksen hallussa ja sen käytön luvan saamiseen ja neuvotteluyhteyteen Metsähallitukseen vaikutti suuresti tutkielmani ohjaaja, professori Jouni Taskinen Jyväskylän yliopiston bio- ja ympäristötieteiden laitokselta. Haluan kiittää Jounia siitä, että pääsin tekemään tutkielmani osana poikkeuksellisen mielenkiintoista projektia. Keskustelut, jotka kanssasi koko prosessin aikana kävin, auttoivat tutkielman jäsentelyssä ja ohjasivat työtä oikeaan suuntaan. Myös aineiston tilastollinen testaaminen oli helpompaa tuellasi. Erityiskiitos ohjaajalleni kuuluu siitä, että koin työskenteleväni aina keskellä välitöntä ja rentoa ilmapiiriä, ja ajasta, jota löytyi aina kun sitä tarvitsin.

Metsähallitukselta projektissa oli mukana suojelubiologi Matti Mela, joka osallistui myös kenttätöihin pitkin kesää. Matti toimi Ivalossa paikallisena tukihenkilönä sähkökalastuksissa, ja niihin liittyvissä muissa töissä, ja haluankin esittää erityiskiitokset Matille hänen varauksettomasta ajastaan ja suuresta mielenkiinnostaan tätä tutkimusta kohtaan. Sähkökalastuksissa olivat mukana myös Markku Seppänen (eräsuunnittelija, Metsähallitus, Lappi), Olli Nousiainen (laboratoriomestari, bio- ja ympäristötieteiden laitos, Jyväskylän yliopisto), Jarmo Huhtamella (eräsuunnittelija, Metsähallitus, Lappi), Frederick Sekyi (opiskelija, bio- ja ympäristötieteiden laitos, Jyväskylän yliopisto) ja Santtu Vänilä (jatko-opiskelija, bio- ja ympäristötieteiden laitos, Jyväskylän yliopisto). Kiitän kaikkia em. henkilöitä siitä, että tutkimuksen kenttätyöt hoituivat suunnitellusti. Toivon, että koitte miellyttäviä hetkiä Lapin kesän kauniissa luonnossa ja saitte mukavia muistoja matkoiltanne. LuK Jouni Salonen (opiskelija/työharjoittelija, bio- ja ympäristötieteiden laitos, Jyväskylän yliopisto) toimi tutkimusavustajana sähkökalastuksissa ja kalatutkimuksissa koko projektin ajan. Jounin rooli oli erityisen tärkeä tämän tutkimuksen kenttätöissä. Suuret kiitokset avustasi ja ystävyystä, joka välillemme syntyi. Lopuksi vielä kiitos tutkija Jukka Syrjäselle (bio- ja ympäristötieteiden laitos, Jyväskylän yliopisto) mielenkiinnostasi tätä tutkimusta kohtaan, vinkeistäsi ja avustasi laiteasioissa.

KIRJALLISUUS

- Altmüller R. & Dettmer R. 2000. Successful species and habitat protection for the freshwater pearl mussel (*Margaritifera margaritifera*) in Lower Saxony (north Germany). *Natur und Landschaft Stuttgart* 75: 384-388.
- Awakura T. 1968. The ecology of parasitic glochidia of the freshwater pearl mussel. *Sci. Rep. Hokkaido Fish Hatch.* No. 23.
- Bauer G. 1987a. Reproductive strategy of the freshwater pearl mussel *Margaritifera margaritifera*. *J. Anim. Ecol.* 56: 691-704.
- Bauer G. 1987b. The parasitic stage of the freshwater pearl mussel (*Margaritifera margaritifera* L.). III. Host relationships. *Arch. Hydrobiol.* 76: 413-423.
- Bauer G. 1988. Threats to the freshwater pearl mussel *Margaritifera margaritifera* L. in Central Europe. *Biol. Conserv.* 45: 239-253.
- Bauer G. 1992. Variation in the life span and size of the freshwater pearl mussel. *J. Anim. Ecol.* 61: 425-436.
- Bauer G. 1997. Host relationships at reversed generation times: *Margaritifera* (Bivalvia) and salmonids. *Ecol. Stud.* 130: 69-79.
- Bauer G. 1998. Allocation policy of female freshwater pearl mussels. *Oecologia* 117: 90-94.
- Bauer G. & Vogel C. 1987. The parasitic stage of the freshwater pearl mussel *Margaritifera margaritifera* L. Host response to glochidiosis. *Arch. Hydrobiol.* 76: 393-402.
- Bauer G. & Wächtler K. 2001. *Ecology and evolution of the freshwater mussels Unionoida*. Springer, NY, 394 s.
- Bauer G., Hochwald S. & Silkenat W. 1991. Spatial distribution of freshwater mussels: The role of host fish and metabolic rate. *Freshwat. Biol.* 26: 377-386.
- Bauer G., Schrimppff E., Thomas W. & Herrmann R. 1980. Relations between the decline of the freshwater pearl mussel (*Margaritifera margaritifera*) in the Fichtelgebirge and the water quality. *Arch. Hydrobiol.* 88: 505-513.
- Bowden W., Arscott D., Pappathanasi D., Finlay J., Glime J.M., LaCroix J., Liao C.-L., Hershey A., Lampella T., Peterson B., Wollheim W., Slavik K., Shelley B. & Chesterton M.B. 1999. Roles of bryophytes in stream ecosystems. *J. N. Am. Benthol. Soc.* 18: 151-184.
- Buddensiek V. 1995. The culture of juvenile freshwater pearl mussels *Margaritifera margaritifera* L. in cages: A contribution to conservation programmes and the knowledge of habitat requirements. *Biol. Conserv.* 74: 33-40.
- Buddensiek V., Engel H., Fleischauer-Roessing S. & Wächtler K. 1993. Studies on the chemistry of interstitial water taken from defined horizons in the fine sediments of bivalve habitats in several northern German lowland waters. 2. Microhabitats of *Margaritifera margaritifera* L., *Unio crassus* (Philipsson) and *Unio tumidus* (Philipsson). *Arch. Hydrobiol.* 127: 151-166.
- Cosgrove P.J. & Hastie L.C. 2001. Conservation of threatened freshwater pearl mussel populations: River management, mussel translocation and conflict resolution. *Biol. Conserv.* 99: 183-190.
- Cosgrove P., Hastie L. & Young M. 2000. Freshwater pearl mussels in peril. *British Wildlife* 11: 340-347.
- Degerman E., Alexandersson S., Bergengren J., Henrikson L., Johansson B-E., Larsen B.M., & Söderberg H. 2009. *Restoration of freshwater pearl mussel streams*. WWF Sweden, Solna.
- Fustish C.A. & Millemann R.E. 1978. Glochidiosis of salmonid fishes. II. Comparison of tissue response of Coho and Chinook salmon to experimental infection with *Margaritifera margaritifera* (L.) (Pelecypoda: Margaritanidae). *J. Parasitol.* 64: 155-157.
- Geist J. 2005. *Conservation genetics and ecology of European freshwater pearl mussels (Margaritifera margaritifera L.)*. Univ. München, Wiss.-Zentr, 132 s.
- Geist J. & Kuehn R. 2005. Genetic diversity and differentiation of central European freshwater pearl mussel (*Margaritifera margaritifera* L.) populations: implications for conservation and management. *Mol. Ecol.* 14: 425-439.
- Geist J., Porkka M. & Kuehn R. 2006. The status of host fish populations and fish species richness in European freshwater pearl mussel (*Margaritifera margaritifera*) streams. *Aquat. Conserv.: Mar. Freshwat. Ecosyst.* 16: 251-266.
- Hastie L.C. & Boon P.J. 2001. Does electrofishing harm freshwater pearl mussels?. *Aquat. Conserv.: Mar. Freshwat. Ecosyst.* 11: 149-152.

- Hastie L.C. & Young M.R. 2001. Freshwater pearl mussel (*Margaritifera margaritifera*) glochidiosis in wild and farmed salmonid stocks in Scotland. *Hydrobiologia* 445: 109-119.
- Hastie L.C. & Young M.R. 2003a. Timing of spawning and glochidial release in Scottish freshwater pearl mussel (*Margaritifera margaritifera*) populations. *Freshwat. Biol.* 48: 2107-2117.
- Hastie L.C. & Young M.R. 2003b. Conservation of the freshwater pearl mussel 2. Relationship with salmonids. *Conserving Natura 2000 Rivers Conservation Techniques Series No. 3*. English Nature, Peterborough, 48 s.
- Howard J. & Cuffey K. M. 2006. The functional role of native freshwater mussels in the fluvial benthic environment. *Freshwat. Biol.* 51: 460-474.
- Johnson P.D. & Brown K.M. 1998. Intraspecific life history variation in the threatened Louisiana pearlshell mussel, *Margaritifera hembeli*. *Freshwat. Biol.* 40: 317-329.
- Jungbluth J., Coomans H. & Grohs H. 1985. *Bibliography of the freshwater pearl mussel Margaritifera margaritifera (Linnaeus, 1758) (Mollusca: Pelecypoda)*. Univ. Amsterdam Zoological Museum, Amsterdam, 220 s.
- Korsu K. 2004. Response of benthic invertebrates to disturbance from stream restoration: The importance of bryophytes. *Hydrobiologia* 523: 37-45.
- Neves R.J., Weaver L.R. & Zale A.V. 1985. An evaluation of host fish suitability for glochidia of *Villosa vanuxemi* and *V. nebulosa* (Pelecypoda: Unionidae). *Am. Midl. Nat.* 113: 13-19.
- Oulasvirta P. (toim.). 2006. *Pohjoisten virtojen raakut*. Metsähallitus, Jyväskylä, 153 s.
- Smith D.G. 2001. Systematics and distribution of the recent Margaritiferidae. Teoksessa: Bauer G. & Wächtler K., *Ecology and evolution of the freshwater mussels Unionoida*, Springer, NY, 33-49.
- Valovirta I. 1998. Conservation methods for populations of *Margaritifera margaritifera* (L.) in Finland. *Journal Of Conchology* 2: 251-256.
- Valovirta I., Tuulenvire P. & Englund V. 2003. *Jokihelmisimpukan ja sen elinympäristön suojelun taso LIFE-luonto -projektissa*. Helsingin yliopisto, Helsinki, 53 s.
- Vaughn C.C. & Hakenkamp C.C. 2001. The functional role of burrowing bivalves in freshwater ecosystems. *Freshwat. Biol.* 46: 1431-1446.
- Young M. & Williams J. 1984a. The reproductive biology of the freshwater pearl mussel *Margaritifera margaritifera* (Linn.) in Scotland. I. Field studies. *Arch. Hydrobiol.* 99: 405-422.
- Young M. & Williams J. 1984b. The reproductive biology of the freshwater pearl mussel *Margaritifera margaritifera* (Linn.) in Scotland. II. Laboratory studies. *Arch. Hydrobiol.* 100: 29-43.
- Young M., Purser G.J. & Al-Mousawi B. 1987. Infection and successful reinfection of brown trout (*Salmo trutta* (L.)) with glochidia of *Margaritifera margaritifera* (L.). *Am. Malacol. Bull.* 5: 125-128.
- Ziuganov V. & Neves R.J. 1998. *The recreational fishery for Atlantic salmon and the ecology of salmon and pearl mussels in the Varzuga River, northwest Russia*. Virginia Tech, Virginia, USA.
- Ziuganov V., Zotin A., Nezhlin L. & Tretiakov V. 1994. *The freshwater pearl mussels and their relationships with salmonid fish*. VNIRO Publishing, Moscow, 104 s.
- Österling E.M., Greenberg L.A. & Arvidsson B.L. 2008. Relationship of biotic and abiotic factors to recruitment patterns in *Margaritifera margaritifera*. *Biol. Conserv.* 141: 1365-1370.