

**Pro gradu -tutkielma**

**Jättikatkan (*Gammaracanthus lacustris*) ja  
jäännehalkoisjalkaisen (*Mysis relicta*) koko- ja  
tiheysjakaumat Saimaan Paasivedellä**

**Jouni Salonen**



**Jyväskylän yliopisto**

Bio- ja ympäristötieteiden laitos

Akvaattiset tieteet

23.06.2010

JYVÄSKYLÄN YLIOPISTO, Matemaattis-luonnontieteellinen tiedekunta

Bio- ja ympäristötieteiden laitos

Akvaattiset tieteet

SALONEN JOUNI: Jättikatkan (*Gammaracanthus lacustris*) ja  
jäännehalkoisjalkaisen (*Mysis relicta*) koko- ja tiheysjakaumat  
Saimaan Paasivedellä

Pro gradu: 38 s.

Työn ohjaajat: Prof. Jouni Taskinen, FT Timo Marjomäki

Tarkastajat: Prof. Jouni Taskinen, FT Katja Pulkkinen

Kesäkuu 2010

---

Hakusanat: makroöyriäinen, relikti, vertikaalijakauma

## TIIVISTELMÄ

Reliktisten makroöyriäisten elintapoja on tutkittu maailmanlaajuisestikin hämmästyttävän vähän eikä etenään elinympäristönsä suhteen vaativana pidetystä jättikatka (*Gammaracanthus lacustris*) ole tehty julkaisuja juuri lainkaan. Tutkimuksen tavoitteena oli selvittää lajin syvyyskohtaisia koko-, tiheys- ja sukupuolijakaumia sekä eri vuosien ja alueiden välisiä eroja Saimaan Paasivedellä. Lokakuussa 2006 – 2008 30 m alapuolisista vesikerroksista otetuista näytteistä saatiin samalla tietoa myös jäännehalkoisjalkaisen (*Mysis relicta*) vertikaalijakaumista samoissa olosuhteissa. Myös oka- (*Pallaseopsis quadrispinosa*) ja valkokatkaa (*Monoporeia affinis*) tavattiin joitakin yksilöitä. Mahdollisesti jopa neljävuotiaaksi elävän jättikatkan havaittiin suosivan syvimpiä vesikerroksia, sillä keskitiheys kasvoi tasaisesti syvemmälle mentäessä. Myös pituuden ja syvyyden välillä oli positiivinen yhteys, eli erityisesti vanhemmat yksilöt viihtyvät syvemmällä. Syvältä (50 – 60 m) saadut jättikatkat olivat lisäksi useammin naaraita, ja kantavan naaraan alkioiden lukumäärä kasvoi yksilön pituuden myötä. Jättikatkojen pituuksissa ja tiheyksissä oli selviä vuosien välisiä eroja: erityisesti vuonna 2006 jättikatkat olivat monilla syvyyksillä kookkaampia ja niiden tiheys oli suurempi kuin vertailuvuosina. Alueiden väliset erot olivat sen sijaan lähes olemattomia. Kaikkiaan Paasiveden alueella elää arviolta 90 000 000 jättikatkaa. Myös jäännehalkoisjalkaisten isokokoisimmat yksilöt näyttävät viihtyvän syvemmällä kuin nuoremmat, sillä yksilöpituus korreloi positiivisesti syvyyteen. Sen sijaan keskitiheys oli suurimmillaan matalimmissa tutkimussyvyyksissä (30 – 35 m), ja tiheyden ja syvyyden välinen korrelaatio olikin negatiivinen. Vuosien välisiä eroja havaittiin keskipituudessa, joka oli vuonna 2006 lähes jokaisessa syvyysvyöhykkeessä suurempi kuin muina vuosina. Alueiden välisiä merkitseviä eroja ei jäännehalkoisjalkaistenkaan keskitiheyksissä tai -pituuksissa ollut.

UNIVERSITY OF JYVÄSKYLÄ, Faculty of Mathematics and Science

Department of Biological and Environmental Science

Aquatic Sciences

SALONEN JOUNI: Size and density distributions of *Gammaracanthus lacustris* and *Mysis relicta* in Paasivesi, Lake Saimaa

Master of Science Thesis: 38 p.

Supervisors: Prof. Jouni Taskinen, PhD Timo Marjomäki

Inspectors: Prof. Jouni Taskinen, PhD Katja Pulkkinen

June 2010

---

Key Words: macro-crustacean, relict, vertical distribution

## ABSTRACT

The ecology of relict macrocrustaceans is surprisingly poorly investigated even globally. Especially, there are only a few publications about *Gammaracanthus lacustris*, a species considered to have extremely tight environmental requirements. Therefore, the aim of this study was to investigate the vertical size, density and sex distributions of this species, as well the differences between different years and areas in Paasivesi, Lake Saimaa. The samples, which were collected in October 2006 – 2008 from water layers below 30 m, gave us also information about the vertical distribution of *Mysis relicta* in the same environment. In addition, some *Pallaseopsis quadrispinosa* and *Monoporeia affinis* individuals were also caught. *G. lacustris*, which may live even four years, was observed to favor markedly the deepest zones of the lake as the mean density increased uniformly with depth. There was also a positive connection between the size (mean length) of *G. lacustris* and water depth, indicating that especially the older individuals favor the deepest zones. Individuals caught at depth zone between 50 m and 60 m were usually females, and the amount of developing embryos in the egg sacks of egg-carrying females increased with the length of individual. There were clear differences between years in mean length and density of *G. lacustris*. In 2006 the mean length and density were greater at many depth zones than in 2007 and 2008. However, differences between the three study areas in the lake were not significant. 90 000 000 *G. lacustris* could be estimated to occur in Lake Paasivesi. Also the largest individuals of *M. relicta* seem to favor the deeper zones than the smaller ones, as the mean length correlated positively with depth. Instead, mean density of *M. relicta* was greatest at the shallowest zones of this study (30 - 35 m) and the correlation between density and depth was therefore highly negative. Differences between years were observed in the mean length of *M. relicta*, which was greater in 2006 at almost every depth zone than in the other years. There were no significant mean length or density differences of *M. relicta* between the three study areas within the lake.

# Sisältö

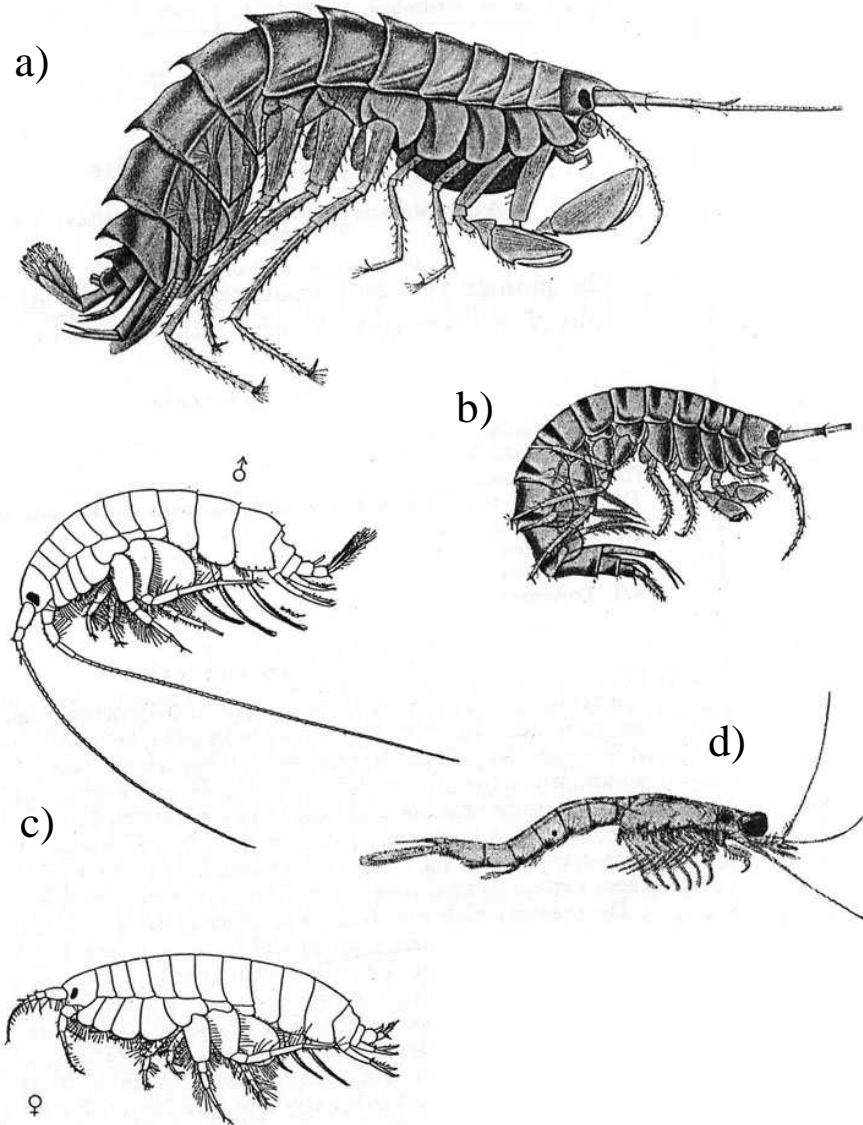
<b>1. JOHDANTO</b> .....	<b>1</b>
<b>2. TUTKIMUKSEN TAUSTA</b> .....	<b>2</b>
2.1. Jättikatka .....	2
2.2. Jäännehalkoisjalkainen .....	4
2.3. Okakatka .....	7
2.4. Valkokatka .....	7
<b>3. AINEISTO JA MENETELMÄT</b> .....	<b>9</b>
3.1. Tutkimusalue .....	9
3.2. Laitteisto ja näytteenotto .....	10
3.3. Tilastomenetelmät .....	12
<b>4. TULOKSET</b> .....	<b>14</b>
4.1. Pituus- & tiheyskeskiarvot sekä jättikatkojen sukupuolijakauma & fekunditeetti .....	14
4.2. Pituuksien & tiheyksien yhteydet syvyyteen sekä eri lajien yksilötiheyksien väliset yhteydet .....	18
4.3. Sulkuhaavinäytteistä saadut kokonaistiheydet ja -lukumääräarvot .....	19
4.4. Pituus- & tiheyskeskiarvojen vuosien välinen vaihtelu eri syvyyksissä .....	20
4.4.1 Jättikatka .....	20
4.4.2 Jäännehalkoisjalkainen .....	22
4.5. Pituus- & tiheyskeskiarvojen alueiden välinen vaihtelu eri syvyyksissä .....	25
4.5.1 Jättikatka .....	25
4.5.2 Jäännehalkoisjalkainen .....	26
4.6. Ympäristöolosuhteet .....	28
<b>5. TULOSTEN TARKASTELU</b> .....	<b>29</b>
<b>Kiitokset</b> .....	<b>35</b>
<b>Kirjallisuus</b> .....	<b>35</b>

## 1. JOHDANTO

Suomessa tavattavien reliktiäyriäispopulaatioiden (jättikatka, jäänehalkoisjalkainen, okakatka, valkokatka) syntyhistoria ajoittuu noin 10 000 vuoden taakse ja viimeisimmän jääkauden aikaisiin tapahtumiin (mm. Segerstråle 1956, 1966, 1976). Tällöin nykyisen Itämeren sekä Etelä-Suomen paikalla sijaitti suuri Yoldiameri muun mantereen ollessa ikijään peitossa. Silloisen ilmaston lämpenemisen seurauksena mannerjää alkoi sulaa, minkä johdosta jäänreuna siirtyi hiljalleen pohjoisemmaksi, mikä puolestaan aiheutti samalla merenpinnan dramaattisen laskun. Tämän seurauksena nykyisen Etelä-Suomen alueella sijainneista syvänteistä syntyi uusia järviä, joihin jäi Yoldiameren suolaista vettä sekä siinä eläneitä eliöitä. Osa syntyneisiin järviin jääneistä lajeista sopeutui hiljalleen elinolosuhteiden muutokseen, esimerkiksi suolapitoisuuden laskuun, ja ne eriytyivät näin omiksi lajeikseen merellisistä sukulaisistaan. Tätä yleisesti hyväksyttyä teoriaa tukevat erityisesti liikkuvuudeltaan rajoitetun jättikatkan esiintyminen vain muinaisen Yoldiameren peittämällä alueella sijaitsevilla vesistöissä.

Vaikka lajien syntyhistoria tunnetaan ja eri äyriäislajien merkitys vesiemme ekosysteemissä on kiistattoman suuri, on reliktiäyriäisten levinneisyydestä, elintavoista ja ekologiasta olemassa hyvin vähän julkaistua tietoa. Etenkään jättikatka ei tiedetä juuri mitään, vaikka lajia pidetään harvinaisena ja herkkänä ympäristömuutoksille (mm. Haapala 2006). Esimerkiksi ilmastonmuutoksen myötä tapahtuvat muutokset vesistöissämme, mm. lämpeneminen, rehevöityminen ja tulokaslajit, voivat uhata lajin säilymistä ja näin ollen tietoa lajin ekologiasta ja elinympäristövaatimuksista tarvitaan. Samoin vesiemme biodiversiteetin säilymisen kannalta on harvinaisen ja täten mahdollisesti uhanalaisen lajin elintapojen selvittäminen tärkeää, sillä saadun tietämyksen perusteella on lajin olemassaolon turvaaminen tulevaisuudessa helpompaa. Myös reliktiäyriäisten vertikaalijakauman tutkiminen on perusteltua, koska ainakaan jättikatkan osalta ei asiaa ole tutkittu ilmeisesti maailmanlaajuisestikaan ollenkaan, vaan järvikohtaisissa tutkimuksissa on yleensä vain todettu, että lajia joko esiintyy tai ei esiinny. Syvyysjakaumatietojen ja samalla koko vesipatsaasta mitattujen ympäristöolosuhdearvojen (mm. lämpötila, happipitoisuus) avulla saadaan tärkeää tietoa eri ympäristötekijöiden merkityksestä tutkituille eliöille. Tutkimuksen ensisijaisena tavoitteena olikin siis selvittää erityisesti jättikatkakantojen tiheyksiä ja pituuksia sekä eri vuosien ja eri alueiden välisiä tiheys- ja pituuseroja Paasiveden alueen syvyysvyöhykkeillä. Samalla saimme tietoa myös jäänehalkoisjalkaisten sekä oka- ja valkokatkojen pituuksista ja tiheyksistä samoissa olosuhteissa. Myös jättikatkojen sukupuolijakaumaa, fekunditeettiä sekä kantavien naaraiden osuutta tutkittiin.

Tein myös kandidaatin tutkielmani (Luukkanen & Salonen 2008) samasta aihepiiristä, sillä se käsiteli kyseisten makroäyriäisten koko- ja syvyysjakaumia Saimaan Yövedellä 0 – 80 m syvyyksissä lokakuussa 2007. Tällöin jättikatkatheyden havaittiin olevan suurin 70 – 80 m syvyysvyöhykkeellä, kun jäänehalkoisjalkaisten tiheys oli suurimmillaan 45 m syvyudessa. Lisäksi havaittiin jäänehalkoisjalkaisten pienin keskipituus 40 m syvyudessa. LuK-tutkielman teon yhteydessä kävin myös keräämässä osan tässä työssä käytetyistä näytteistä lokakuussa 2008.



Kuva 1. Tutkimuksessa käsiteltävät lajit (Segerstråle 1962): a) Jättikatka (*Gammaracanthus lacustris*), b) Okakatka (*Pallaseopsis quadrispinosa*), c) Valkokatka (*Monoporeia affinis*) (uros ja naaras) d) Jäännehalkoisjalkainen (*Mysis relicta*).

## 2. TUTKIMUKSEN TAUSTA

### 2.1. Jättikatka

Jättikatka (*Gammaracanthus lacustris*) (Kuva 1a) on vesistöjemme reliktiäyriäisistä suurin ja harvinaisin. Tämä alkujaan Jäämerestä lähtöisin olevan laji elää ainoastaan Pohjois-Euroopan syvissä ja puhtaissa vesissä, jonne sen oli mahdollista aikoinaan levitä 12 000 – 9 000 vuotta sitten samaan aikaan muiden reliktiäyriäisten kanssa (mm. Segerstråle 1966, 1976, 1982). Tätä *Amphipoda*-lahkoon kuuluvaa 25 – 45 mm pituiseksi kasvavaa äyriäistä pidetään yleisesti indikaattorilajina, jonka esiintyminen kertoo vesistön puhtaudesta (mm. Väinölä & Rockas 1990, Haapala 2006). Sitä on löydetty Suomesta vain Satakunnasta Kainuuseen ulottuvan vyöhykkeen eteläpuolella sijaitsevista 23 järvestä.

Matalin näistä on Nuasjärvi Kainuussa (maksimisyvyys 38 m) ja pinta-alaltaan pienin Suur-Jukajärvi Kaakkois-Suomessa (361 ha). Järviä, joissa lajia esiintyy, on kuitenkin todennäköisesti paljon enemmän, sillä jättikatkaesiintymiä on löydetty viime vuosina ajoittain lisää uusien ja tarkempien syvännetutkimusten myötä ja tutkimuksia on yleisesti tehty varsin vähän. Esimerkiksi Ruotsissa lajia on löydetty jopa vain 21 ha suuruisesta järvestä (Haapala 2006). Särkän ym. (1990) ja Väinölän ym. (2001) mukaan jättikatka ei pysty liikkumaan alkuperäisiltä elinaluiltaan esimerkiksi virtavesiä pitkin toisiin järviin, eikä lajia olekaan tavattu lainkaan sellaisissa vesistöissä, jotka eivät olleet jääkauden aikana missään vaiheessa yhteydessä nykyisen Itämeren alueella sijainneeseen, mutta paljon suurempaan, Yoldiamereen tai jotka eriytyivät siitä suhteellisen aikaisin. Esimerkiksi Pielisestä ja Puruvedestä ei ole jättikatkaa löydetty (Väinölä & Rockas 1990), vaikka ne syvyytensä ja puhtautensa puolesta sopisivatkin sen elinympäristöksi ja vaikka vain vähän etelämpänä on ominaisuuksiltaan samanlaisia Yoldiamereen kuuluneita järviä, joissa lajia esiintyy. Myöskään Lapin vesistöissä ei jättikatkaa esiinny. Segerstrålen (1950, 1966, 1982) mukaan se on hävinnyt myös Itämerestä, vaikka laji siis sitä kautta Pohjois-Eurooppaan aikoinaan levisi. Väinölän & Rockas'n (1990) mukaan humuksen määrä tai järven rehevyys ei näyttäisi vaikuttavan merkittävästi jättikatkan esiintymiseen, sillä jättikatkaa löydettiin myös suhteellisen rehevästä ja aiemmin saastuneena pidetystä Lohjanjärvestä. Särkän (1976) mukaan veden humuspitoisuudella on kuitenkin merkitystä: jättikatkoja löydettiin vain järivistä, joissa humusta oli selvästi vähemmän suhteessa muihin tutkittuihin ja ainoastaan muita reliktiäyriäisiä sisältäviin järviin. Tutkiessaan jättikatkoja sisältäviä järviä Särkkä (1976) huomasi myös niiden happipitoisuuden olevan suurempi, korkeuden merenpinnasta olevan pienempi, pinta-alan olevan lähes kolminkertainen, keskisyvyyden lähes kaksinkertainen ja maksimisyvyyden yli nelinkertainen verrattuna järviin, joissa esiintyi ainoastaan muita reliktisiä makroäyriäisiä. Jättikatalla näyttäisi siis olevan varsin tiukat elinympäristövaatimukset ainakin suhteessa muihin tutkimuksessa käsiteltäviin relikteihin. Haapalakin (2006) löysi yksilöitä vain happioloiltaan parhaasta järvestä. Rassin ym. (2001) uhanalaisuusluokituksessa jättikatka kuuluu silmälläpidettäviin lajeihin. Ainakin Ruotsissa jättikatkaa on tosin istutettu onnistuneesti järviin, joissa sitä ei ole aiemmin ollut (Hill ym. 1990), joten sukupuutto lajia tuskin uhkaa.

Jättikatka on peto, joka käyttää ravintonaan mm. eläinplanktonia, muita äyriäisiä sekä esimerkiksi surviaissääsken toukkia (Hill ym. 1990). Itse se on monien syvänekalojen, mm. mateen, järvitaimenen, kuoreen ja härkäsimpun, ravintokohde (mm. Hill ym. 1990, Bagge 1992, Hammar ym. 1996). Todennäköisesti myös saimaannorppa syö sitä (prof. Jouni Taskinen, Jyväskylän yliopisto, suullinen tiedonanto). Kalapredaation vältteleminen ja oma ravinnontarve lienevätkin pääsyyt jättikatkojen mahdollisiin vertikaalivaelluksiin sekä syvissä vesikerroksissa viihtymisiin. Eri vesikerroksissa se liikkuu tarvittaessa nopeasti pitkien raajojensa avulla (Jouni Taskinen, suullinen tiedonanto).

Jättikatkan lisääntymisestä tiedetään vähän ja esimerkiksi Suomessa aiheesta ei ole julkaistu tietoja juuri lainkaan. Lajilla kuitenkin tiedetään olevan vuosittain kaksi syvänteissä tapahtuvaa lisääntymiseen liittyvää parveiluajankohtaa (dos. Ilpo Hakala, Helsingin yliopisto, kirjallinen tiedonanto). Parittelu tapahtuu keväällä jäidenlähdön aikaan, jonka jälkeen naaraille kehittyy alkiopussi (ns. embryosäkki) rinnan-vatsan alueelle. Alkiopussia kantavia naaraita on havaittu mm. Paasivedellä jo elokuussa (Bagge ym. 1996). Poikaset, joita on Saimaan Paasiveden ja Yöveden katkoille tehtyjen tutkimusten perusteella yhdellä naaraalla yleensä 50 – 150 kpl, kehittyvät näissä pusseissa loppusyksylle-alkutalvelle asti, jolloin naaraat kerääntyvät jälleen syvänteisiin vapauttamaan poikaset veteen (Jouni Taskinen, suullinen tiedonanto & Ilpo Hakala,

kirjallinen tiedonanto). Hakalan (kirjallinen tiedonanto) mukaan poikaset viettävät ensimmäisen talvensa pohjasedimenttiin kaivautuneena, mutta aikuiset yksilöt liikkuvat myös talvella avovedessä. Ruotsissa istutettujen jättikatkojen havaittiin lisääntyvän ensimmäisen kerran toisena elinvuotenaan ja naaraiden kantavan alkio-pussia helmikuulle asti (Hill ym. 1990). Lisäksi lajin elinkierron havaittiin olevan vain kaksivuotinen. Myös Lammin Pääjärven elinkierto on kaksivuotinen (Ilpo Hakala, kirjallinen tiedonanto). Omien näytteenottojemme ja tutkimustemme (Luukkanen & Salonen 2008) yhteydessä olemme löytäneet pieniä jättikatkan poikasia jo lokakuun alussa otetuista näytteistä, mutta on mahdollista että nosto monen kymmenen metrin syvyydestä tai esimerkiksi säilöntäaineena käytetty etyylialkoholi aiheutti pyydystetyille eliöille shokkitilan, minkä seurauksena osa vielä kehittymättömistä embryoista vapautui veteen etuajassa.

Myöskään jättikatkojen syvyysjakaumista ei aiempia julkaisuja juuri löydy. Hill'n ym. (1990) mukaan yksilöt elävät syvällä, pääosin pohjan lähetyvillä, ja hakeutuvat erityisesti kesällä alle 8 °C veteen. Paasiveden syvänetutkimuksissa (Bagge 1992, Bagge ym. 1996) havaittiin jättikatkaa esiintyvän sekä syksyllä että kesällä pääosin vain yli 50 m syvyyksissä, mutta muutamia yksilöitä saatiin myös 38 m syvyydestä. Oletettavasti yllämainitut tulokset perustuvat valoisaan aikaan otettuihin näytteisiin. Mustonen (2007) löysi jättikatkoja Saimaan Paasivedeltä päivällä 30 – 60 m syvyyksistä, mutta yöllä yksilöitä tavattiin jopa vain 15 m syvyydessä. Sjönerbergin & Valtan (2009) mukaan vuorokaudenaikaista vaellusta ei Paasiveden jättikatkoilla kuitenkaan tapahdu. Mainittuja opinnäytetöitä perusteellisempia tutkimuksia ja julkaisuja ei jättikatkojen mahdollisesta vertikaalivaelluksesta ole tehty.

## 2.2. Jäännehalkoisjalkainen

*Malacostraca*-alaluokan *Mysidacea*-lahkoon kuuluva jäännehalkoisjalkainen (*Mysis relicta*) (Kuva 1d) on Suomesta tavattavista reliktiäyriäisistä yleisin ja tunnetuin. Jo yli 50 vuotta sitten oli tiedossa 87 suomalaista järveä, joissa lajia tavataan (Segestråle 1956). Tämän n. 15 mm pituisen lajin on havaittu selviävän humuspitoisemmissa, vähähappisemmissa (Särkkä 1976) sekä matalammissa (maksimisyyvyys 10 m) (Haapala 2006) järvissä kuin muut tämän tutkimuksen lajit, ja näin ollen se onkin monessa järvessä ainoa siellä elävä reliktiäyriäinen. Suurina tiheyksinä lajia tavataan kuitenkin lähinnä vain oligotrofisissa ja kylmissä vesissä, ja esiintymistiheys yleensä kasvaa järven maksimi-, keski- ja näkösyvyyksien mukana (Horppila ym. 2003, Zmudzinski 1990). Jäännehalkoisjalkainen on nopea liikkumaan ja laajentamaan elinalueitaan. Se leviää helposti alapuolisiin vesistöihin jopa kanavia ja putkistoja pitkin (Särkkä ym. 1990, Næsje ym. 2003). Sen levinneisyysalue laajenikin Yoldiameren aikoina jopa Iso-Britanniaan asti (Segestråle 1962). Lajia tavataan myös USA:ssa, ja onnistuneita istutuksiakin on tehty runsaasti erityisesti 50-70-luvuilla, jolloin lajin ekologia ei ollut vielä kovin tarkkaan selvillä (mm. Næsje ym. 2003, Koksvik ym. 2009). Tällä vuosituhannella jäännehalkoisjalkaiset on jaettu useaan eri lajiin lähinnä niiden syntyhistorian perusteella: esimerkiksi USA:ssa tavattavat, Atlantista eriytyneet lajit tunnetaan nykyään nimillä *M. diluviana* ja *M. segerstralei* (Audzijonyte & Väinölä 2005). Nimitys *M. relicta* jäi Pohjois-Euroopassa elävälle Yoldiamerestä lähtöisin olevalla lajille. Suhteellisen laajasta levinneisyydestään ja sopeutuvuudestaan huolimatta tämäkin reliktilaji on herkkä ympäristömuutoksille. Esimerkiksi Puolassa esiintymien lukumäärä väheni merkittävästi 1980-luvulla lisääntyneiden teollisuusasteiden myötä (Zmudzinski 1990). Myös Itämeressä sekä Saksan vesistöissä jäännehalkoisjalkaisen on havaittu väistävän vähähappisia syvänteitä siirtymällä ylempiin vesikerroksiin tai kokonaan toisille alueille (Salemaa ym. 1990, Scharf & Koschel 2004). Horppila ym. (2003) havaitsivat puolestaan



Hiidenvedellä jäänehalkoisjalkaisten väistävän kesän mittaan heikkeneviä happioloja nousten kohti pintaa niin, että syyskuussa yksilötiheys oli suurimmillaan 0 – 8 m syvyysvyöhykkeellä, missä happeakin oli eniten.

Jäännehalkoisjalkainen on monien kalalajien, mm. muikun, mateen, kiiskan, sillin, kuoreen ja härkäsimpun ravintokohde (Seegerstråle 1950, Bagge & Hakkari 1982, Bagge 1992, Horppila ym. 2003, Lehtiniemi & Lindén 2006). Omat havaintomme näytteenottojen yhteydessä tutkimusalue Muikulla kertovat, että myös jättikatka käyttää jäännehalkoisjalkaista ravintonaan. Itse se syö sekä eläin- että kasviplanktonia (erityisesti keväällä, jolloin yksilöt ovat pienempiä eikä eläinplanktonia ole vielä kovin runsaasti saatavilla) ja detritusta (Bagge 1992, Viherluoto ym. 2000, Næsje ym. 2003), joten se on paitsi ravintokohde myös kilpailija monelle kalalajille, ja näin ollen sen paikka ravintoverkossa ei ole aina selvä. Tämän takia monet istutukset ovatkin tuottaneet yllättäviä lopputuloksia, kun yleensä arvokalojen lisäravinnoksi tarkoitettut jäännehalkoisjalkaiset ovat pienentäneet rajusti järven planktonitiheyttä ja täten edelleen planktonsyöjäkalojen lukumäärää (Spencer ym. 1999, Næsje ym. 2003). Esimerkiksi Montana-järvessä USA:ssa yksi järven yleisimmistä eläinplanktonlajeista hävisi kokonaan jäännehalkoisjalkaisen istutuksen myötä (Spencer ym. 1999). Myös Norjassa tehtyjen istutusten jälkeen järven kasvi- ja eläinplanktoniyhteisöt muuttuivat rajusti (Koskvik ym. 2009). Jäännehalkoisjalkaisten on havaittu pystyvän käyttämään ravintonaan myös okakatkoja (Parker 1980) sekä jopa kalanpoikasia (Seala & Binkowski 1988).

Lajilla on elinympäristöstä riippuen 1-4-vuotinen elinkierto. Se parittelee loppukesällä, kantaa sen jälkeen alkio pussia talven yli ja vapauttaa 10 – 30 alkiota sisältävän embryosäkin sisällön yleensä keväällä syvässä vedessä (Hakala 1978, Morgan & Threlkeld 1982, Kjellberg ym. 1991, Næsje ym. 2003). Koiraat kuolevat pian parittelun jälkeen syksyllä ja naaraat alkioiden vapauttamisen jälkeen keväällä (mm. Hakala 1978, Morgan 1980, Næsje ym. 2003). Sekä Suomessa (Hakala 1978, 1979), Norjassa (Næsje ym. 2003) että Saksassa (Scharf & Koschel 2004) on kuitenkin vesistöjä, joissa yksilöiden eri aikaan tapahtuva lisääntyminen aiheuttaa vaihtelua kannan ikärakenteeseen: myöhemmin kuoriutuneet yksilöt eivät ehdi kasvaa loppukesän aikana sukukypsiksi vaan parittelevat vasta seuraavan vuoden syksyllä vapauttaen poikaset sitä seuraavana keväänä. Näiden kaksivuotiaaksi eläneiden yksilöiden poikaset vapautuvat näin ollen keväällä ensimmäisten joukossa, jolloin ne pystyvät kasvamaan kesän aikana riittävän suuriksi lisääntyäkseen itse jo saman vuoden syksyllä, minkä seurauksena ne kuolevat lisääntymisen jälkeen seuraavana kesänä vain yksivuotisen elinkierron kokeneina. Näiden jälkeläiset elävät puolestaan jälleen kaksivuotiaiksi. Yksilötiheydet ovatkin suurimmillaan uuden sukupolven myötä alkukesällä: esimerkiksi Hakalan (1978) mukaan jopa 8 yksilöä / m<sup>3</sup>. Kannan koko pienenee kalapredaation takia kesän aikana jopa alle puoleen, ja talvisin se on enää vain noin 10 % kesän huippulukemista (Hakala 1978, Horppila ym. 2003). Kannan biomassa on sen sijaan mm. Hakalan (1978) ja Næsjen ym. (2003) mukaan pienimmillään juuri uusien poikasten vapautumisen aikoihin keväällä, mikä johtuu kookkaiden naaraiden kuolemista lisääntymisen jälkeen. Suurin biomassa havaittiin syksyllä ennen parittelua ja sen jälkeen tapahtuvaa koiraiden kuolemaa.

Jäännehalkoisjalkaisella on havaittu voimakkaita sekä vuorokautisia, vuosittaisia että alueellisia vertikaalivaelluksia. Erityisesti vuorokausivaellus korostuu loppukesällä ja syksyllä, kun valoa on päivällä runsaasti mutta yöllä vähän. Yksilöt nousevat pimeään aikaan lähes pintakerrokseen, mutta pysyttelevät päiväsaikaan useiden kymmenien metrien syvyydessä riippuen veden kirkkaudesta ja järven syvyydestä (mm. Hakala 1978, Beeton & Bowers 1982, Næsje ym. 2003). Erityisesti juveniilien yksilöiden on todettu tekevän pitkiä vertikaalivaelluksia, ja niitä tavataan tavallisesti lähempänä pintaa kuin vanhempia

(Spencer ym. 1999, Hakala 1978, Horppila ym. 2003, Næsje ym. 2003). Esimerkiksi Hakalan (1978) ja Sjönerbergin & Valtan (2009) mukaan maksimitiheys on päivällä yleensä 10 m syvemällä kuin yöllä, jolloin joitakin yksilöitä voidaan tavata jopa aivan pinnassa. Jäännehalkoisjalkaisen silmä vaurioituu herkästi liiallisen valon takia (Lindström 1999), ja laji välttää yli  $10^{-4}$  lux kirkkautta (Rudstam & Johannsson 2009). Juuri tätä arvoa alemmat valoisuudet rajoittavat monien kalalajien näkökykyä, ja täten pääsyynä vertikaalivaelluksiin pidetäänkin paitsi ravinnonhankintaa, myös visuaalisen predaation välttelemistä. Yksilöiden on todettu aistivan herkästi planktonsyöjäkalojen läsnäolon ja säätelevän tämän takia mm. ruokailun kohdetta, intensiteettiä ja ajankohtaa sekä liikkumistaan (mm. Lasenby & Langford 1973, Hakala 1979, Beeton & Bowers 1982, Lampert 1989, Viherluoto & Viitasalo 2001, Hays 2003, Lehtiniemi & Lindén 2006, Boscarino ym. 2007). On myös huomattu, että kalattomissa järvissä ei vertikaalivaellusta yleensä esiinny, vaan äyriäiset ja eläinplankton elävät tällöin lähellä pintaa ympäri vuorokauden (Gliwicz & Pijanowska 1988, Lampert 1989, Hays 2003). Myös litoraalivyöhykkeellä eläviltä jäännehalkoisjalkapopulaatioilta vaelluskäyttäytyminen puuttuu, sillä siellä ne pystyvät piiloutumaan saalistajiltaan kasvillisuuden sekaan (Viherluoto & Viitasalo 2001). Monet kalalajit eivät pysty saalistamaan pimeässä, ja näin pelagiaalisen alueen jäännehalkoisjalkainen voi nousta yöllä ylempiin vesikerroksiin syömään planktonia ilman uhkaa siitä, että tulisikin itse syödyksi (Hakala 1978). Todisteena tälle toimivat mm. ei-toivottuihin lopputuloksiin johtaneet istutukset: huolimatta jäännehalkoisjalkaisten suurista yksilöitiheyksistä eivät planktonsyöjäkalat ole pystyneet käyttämään niitä ravintonaan yhtä hyvin kuin muuta planktonia, minkä seurauksena lajista on tullut kaloille lähinnä ravintokilpailija. Näitä tapauksia on havaittu erityisesti syvissä vesissä, missä jäännehalkoisjalkaiset pystyvät pakenemaan planktonsyöjäkaloja päiväsaikaan syvänteisiin (Næsje ym. 2003). Horppila ym. (2003) puolestaan osoittivat joidenkin yksilöiden pakenevan kaloja happioloiltaan hyvinkin epäsuotuisiin olosuhteisiin, joten kalapredaatiolla on todistetusti merkittävä vaikutus jäännehalkoisjalkaisten vertikaalivaelluksiin. Myös Pohjois-Amerikan suurilla järvillä tehdyt tutkimukset ovat tuottaneet samansuuntaisia tuloksia. Esimerkiksi Michigan-järven jäännehalkoisjalkaisten yksilöitiheys korreloi merkitsevästi ainoastaan syvyyden kanssa mutta ei veden lämpötilan tai planktonin määrän kanssa (Pothoven ym. 2004). Ontario-järvellä (Gal ym. 2004) puolestaan huomattiin, että kalatiheydellä on enemmän merkitystä jäännehalkoisjalkaisten vertikaalijakaumaan kuin valon määrällä ja lämpötilalla. Esimerkiksi 0 – 10 m syvyyksissä oli runsaasti kaloja mutta ei juuri lainkaan jäännehalkoisjalkaisia. Myös Morgan & Threlkeld (1982) ja Kotta & Kotta (2001) ovat osoittaneet, että pelkkä lämpötila ei selitä jäännehalkoisjalkaisten olinpaikkaa vesistöissä. Sen sijaan Hakalan (1978) mukaan etenkin vanhemmat yksilöt välttävät yli 7 °C lämpötilaa, sillä hän havaitsi jäännehalkoisjalkaisten liikkuvan Lammin Pääjärvellä (maksimisyvyys 87 m) vuosittain myös horisontaalisesti vältellen selvästi alueita, joissa veden lämpötila oli tai nousi yli 7 °C. Maksimitiheyden syvyyskeskiarvo myös nousi kesän kuluessa oletettavasti lämpötilan nousun seurauksena. Myös Ontario-järvellä yksilöitiheys oli Gal'n ym. (2004) mukaan suurimmillaan 6,2 - 7 °C lämpötilassa, samoin Boscarinon ym. (2007) mukaan laji suosii 6 – 8 asteista vettä ja välttää yli 12 °C lämpötilaa. Pitää kuitenkin muistaa, että lämpötilanvaihtelut vaikuttavat vahvasti elinalueiden valintaan myös kaloilla, joita jäännehalkoisjalkaiset siis pyrkivät väistämään. Onkin todettu (Rudstam ym. 1999), että jäännehalkoisjalkainen kasvaa nopeimmin, kun veden lämpötila on 12 °C ja että se pystyy selviytymään jopa 17-asteisessa vedessä. Vasta 26 °C lämpötila on sille tappava.

Talven jäännehalkoisjalkaiset viettävät Hakalan (1978, 1979) mukaan pohjan tuntumassa. Norjassa sen sijaan huomattiin vertikaalivaellusta tapahtuvan jonkin verran

myös talvella, mutta yleisesti populaation olevan tuolloin jakautunut tasaisesti eri syvyyksiin (Næsje ym 2003). Jurvelius ym. (2007) havaitsivat Paasivedellä 0 – 40 m vesikerroksissa yksilötiheyden olleen lokakuussa suurimmillaan syvimmissä tutkituissa vesikerroksissa. Bagge (1992) puolestaan löysi Saimaan selkävesiltä yksilöitä tasaisen runsaasti 21 – 75 m syvyyksiltä.

### 2.3. Okakatka

*Amphipoda*-lahkoon kuuluva okakatka (*Pallaseopsis quadrispinosa*) (Kuva 1b) on muista reliktiäyriäisistä poiketen lähtöisin Baikal-järvestä (mm. Segerstråle 1962, 1982), eli se on alkujaankin makean veden laji eikä sillä ole merellisiä lähisukulaisia. Okakatka kasvaa 10 - 20 mm pituiseksi ja elää samankaltaisilla alueilla muiden reliktiäyriäisten kanssa, mutta sitä on tavattu usein myös virtavesissä (Segerstråle 1956), joita pitkin se pystyy Särkän ym. (1990) mukaan liikkumaan myös ylävirtaan uusille elinalueille. Segerstråle (1956) löysikin yksilöitä jopa Lapista asti, ja tuolloin oli tiedossa kaikkiaan 73 järveä tai jokea, missä tätä lajia tavataan. Okakatkaa on tavattu jäänehalkoisjalkaisen tavoin myös matalammissa, humuspitoisissa ja jopa vähähappisissa vesissä (Hill ym. 1990, Särkkä ym. 1990, Haapala 2006). Yleisesti tämänkin reliktilajin, erityisesti vanhempien yksilöiden, on kuitenkin havaittu suosivan syvempiä, viileämpiä ja kirkaampia vesiä ja häviävän likaantuneilta alueilta (Hill ym. 1990, Särkkä ym. 1990, Zmudzinski 1990). Sitä on saatu mm. Konnevedeltä saaliiksi sekä pohjanäytenoutimella että troolaamalla avovedessä yli 6 metrin syvyydessä (Särkkä 1972). Päijänteellä yksilöitä saatiin enemmän 20 – 40 m syvyyksiltä kuin tätä syvemältä (Särkkä ym. 1990). Zmudzinkin (1990) mukaan okakatkojen löytyminen litoraalivyöhykkeeltä voi merkitä myös syvänteiden vedenlaadun heikentymistä.

Okakatalla on selkäkilven takaosassa nimensä mukaisesti neljä pientä okaa, joiden avulla se on suhteellisen helppo erottaa pienistä jättikatkokyksilöistä. Okakatka on kaikkiruokainen syöden mm. kasvi- ja eläinplanktonia sekä surviaissääsken toukkia (Hill 1988). Lajia käyttävät ravinnokseen mm. ahven, made, härkäsimppu, kuore, kiiski, muikku ja monet lohikalat erityisesti syksyllä ja talvella, jolloin esim. hyönteisiä on vähän saatavilla (Bagge ym. 1982, Hill ym. 1990, Hammar ym. 1996). Okakatka lisääntyy syksyllä litoraalivyöhykkeen kivikkopohjilla vain parin metrin syvyydessä (Hill ym. 1990, Haapala 2006). Alkioiden vapauttamisajankohta vaihtelee lajilla marraskuusta heinäkuuhun, ja jotkut yksilöt voivat lisääntyä useammankin kerran (Hill 1988). Ruotsissa on kokeiltu onnistuneesti myös okakatkan istuttamista (Hill ym. 1990).

### 2.4. Valkokatka

Valkokatkaa (*Monoporeia affinis*, tunnettu myös nimellä *Pontoporeia affinis*) (Kuva 1c) joka sekin kuuluu *Amphipoda*-lahkoon, pidetään erityisen herkkänä ihmisen toiminnan vaikutuksille, ja esimerkiksi Puolasta se hävisi kokonaan 1980-luvulla (Zmudzinski 1990). Myös Tanskassa ja Norjassa on järviä, joissa lajia tiedetään esiintyneen aiemmin, mutta joista sitä ei ole enää löydetty (Väinölä & Rockas 1990). Haapala (2006) puolestaan löysi yksilöitä eniten tutkimuksensa hapekkaimmasta järvestä, ja Baggen (1992) mukaan valkokatkat puuttuvat vähähappisilta alueilta kokonaan. Suomessa valkokatkan on kuitenkin havaittu pystyvän palaamaan myöhemmin uudelleen puhdistuneille alueille (Särkkä ym. 1990), joista se on ensin hävinnyt. Segerstråle (1956) löysi kaikkiaan 55 järveä, joissa lajia esiintyi. Esiintymisjärvien määrä lienee kuitenkin suurempi, mutta tuoreempia ja tarkempia tietoja ei ole julkaistu. Laji kasvaa maksimissaan noin 10 mm mittaiseksi, ja sen sukupuolet on varsin helppo erottaa toisistaan, sillä koiraan tuntosarvet ovat erittäin pitkät verrattuna naaraan tuntosarviin (Kuva 1). Valkokatkin lisääntyy

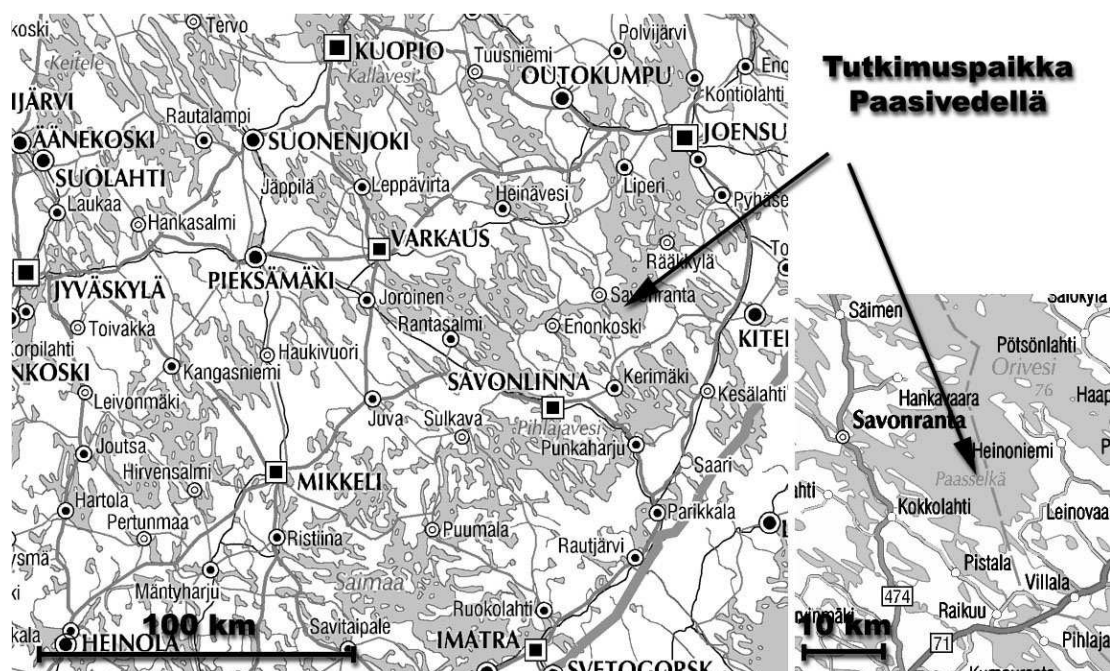
kylmänä vuodenaikana: se nousee syksyllä yöaikaan pohjan yläpuolelle parittelemaan, kantaa parikymmentä alkioita sisältävää embryosäkkiä keskitalven yli ja vapauttaa poikaset veteen helmi-huhtikuussa (Segerstråle 1950, 1971, Johnson 1987, Uitto & Sarvala 1991, Johnson & Wiederholm 1992), joskin muutamissa tapauksissa sen on havaittu lisääntyvän kesäaikaan (Segerstråle 1973). Samanlaista käyttäytymistä on havaittu sen pohjois-amerikkalaisella sukulaislajilla (*P. hoyi*) (Segerstråle 1971), jota pidettiin 70-luvun lopulle asti samana lajina eurooppalaisen valkokatkan kanssa (Segerstråle 1977). Lisääntymisajankohtaan onkin laboratorio-olosuhteissa havaittu vaikuttavan lähinnä valon määrä veden lämpötilan sijaan (Segerstråle 1970). Valkokatkan elinkierron pituus vaihtelee elinolosuhteista riippuen yhdestä neljään vuoteen (Leonardsson ym. 1988, Uitto & Sarvala 1991), mutta se lisääntyy kuitenkin vain kerran elämässään (Segerstråle 1950, 1971, Leonardsson ym. 1988). Se syö pääasiassa detritusta (Johnson 1987, Lehtonen 1996). Valkokatka on tärkeää ravintoa mm. kuorelle ja härkäsimpulle (Segerstråle 1950, Hammar ym. 1996).

Valkokatka elää pääosin profundaalivyöhykkeellä (mm. Johnson 1987) suosien enemmän muta- kuin kivikkopohjia (Lindström & Fortelius 1990, Bagge 1992). Segerstrålen (1950) mukaan sitä tavataan runsaasti erityisesti Itämeren rannikolla, mutta sisävesillä se on harvinaisempi. Lajin syvyysjakaumasta on jonkin verran tutkimustietoa Ruotsista ja Itämerestä. Esimerkiksi mesotrofista 20 m syvyistä Erken-järveä vuosina 1982 – 1983 tutkinut Johnson (1987) havaitsi valkokatkatihyden ja -biomassan olleen suurimmillaan 12 m syvyydellä Paasivedellä puolestaan Bagge (1992) löysi kesällä yksilöitä selvästi eniten kaikkein syvimmiltä alueilta (50 – 75 m). Segerstrålen (1950) mukaan valkokatkat viettävät valoisan ajan pohjan tuntumassa piilotellen mutta vaeltavat pimeään tullen avovedessä. Vaelluskäyttäytyminen on samantyyppistä kuin jäännehalkoisjalkaisilla, sillä valkokatkoistakin nuoremmat yksilöt tekevät pidempiä vertikaalivaelluksia kuin aikuiset (Segerstråle 1950). Itämeressä Donner ym. (1987) huomasivat valkokatkapopulaation vaeltavan eri syvyyksissä valon määrästä riippuen heinäkuun puolivälistä lokakuun alkuun asti. Syyksi arveltiin ennen kaikkea ravinnon hankintaa, mikä lienee todennäköistä, sillä esimerkiksi Hill (1992) havaitsi, että valkokatkojen kesken esiintyy runsaasti lajinsisäistä ravintokilpailua, mikä aiheutti paikoin juveniilien yksilöiden joukkokuolemia. Tämä puolestaan johtaa vuosittaiseen kannanvaihteluun: esimerkiksi ruotsalaisella Mälaren-järvellä on valkokatkakannan koon osoitettu vaihtelevan alueesta riippuen joko 5-6 tai 9-10 vuoden sykleissä (Johnson & Wiederholm 1989). Samoin Vänern-järvellä suoritettussa pitkäaikaisseurannassa (Johnson & Wiederholm 1992) todettiin populaatiotiheyden vaihtelevan samoilta alueilta eri vuosina otetuilla pohjanäytteillä huomattavasti (230 – 2149 yksilöä/m<sup>2</sup>). Myös Segerstråle (1950) oli havainnut huomattavia kannanvaihteluita mutta ei osannut sanoa syytä siihen. Lindström & Fortelius (1990) huomasivat valkokatkojen vaeltavan aktiivisesti yöaikaan sekä horisontaalisesti että vertikaalisesti myös akvaariokokeissa. Samoissa kokeissa lämpötilan nousun havaittiin vähentävän vaeltamista. Ruotsissa on havaittu valkokatkojen tiheyden ja pituuden korreloivan sekä veden lämpötilan että saatavilla olevan ravinnon (piilevät) kanssa (Johnson & Wiederholm 1992).

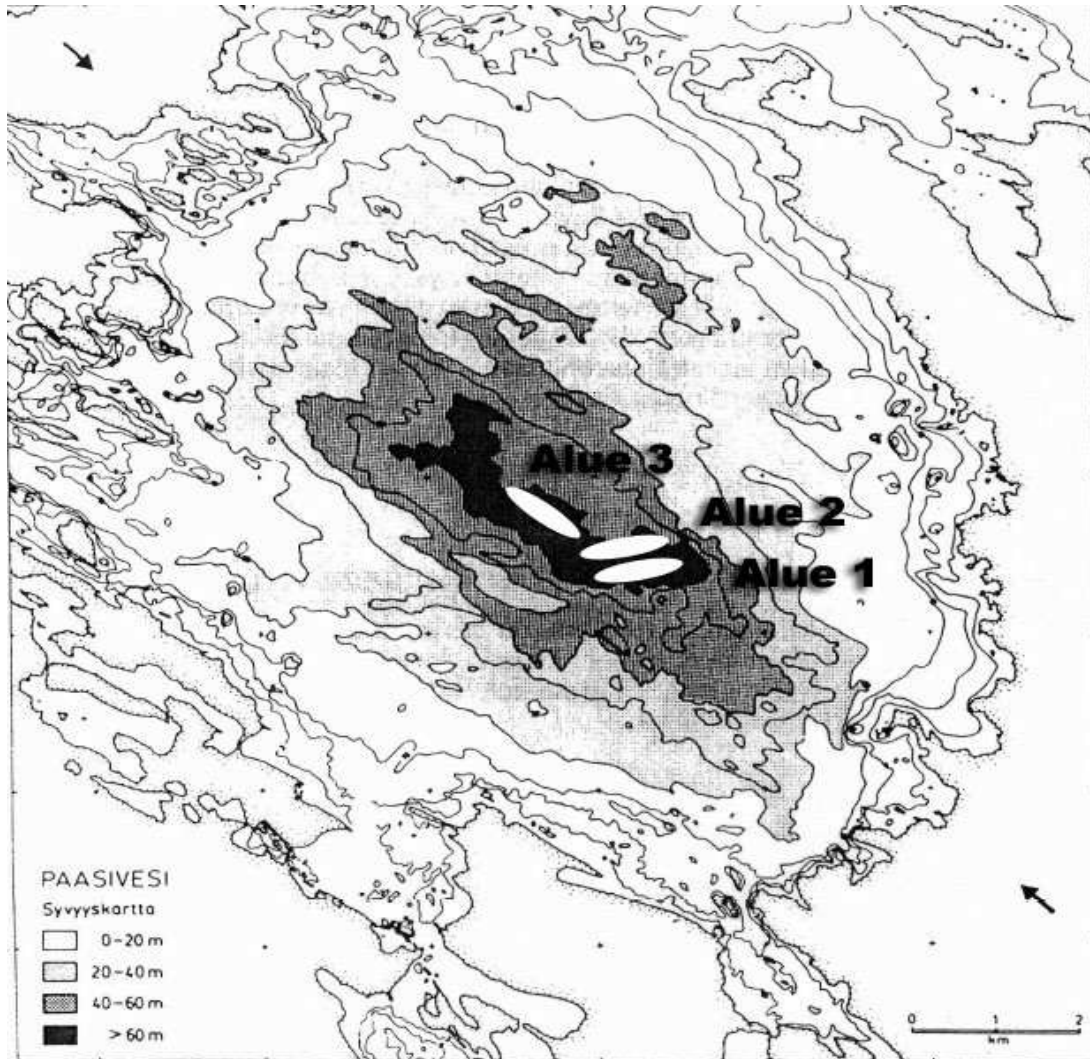
### 3. AINEISTO JA MENETELMÄT

#### 3.1. Tutkimusalue

Itä-Suomessa sijaitseva Saimaaseen kuuluva Paasivesi on laaja ja syvä (maksimisyvyys lähes 75 m) meteoriiitin synnyttämä (Pesonen ym. 1999) ja siksi lähes ympyränmuotoinen allas, jolla on karttatietojen perusteella syvyyttä yleisesti 20 – 30 m (Kuvat 2 & 3). Leveyttä selällä on noin 10 km. Alueen keskisyvyys on 21 m ja kokonaispinta-ala 100 m<sup>2</sup> (Bagge ym. 1996). Muinaiseen Yoldiamereen kuuluneen Paasiveden korkeus merenpinnasta on 76 m. Vedenlaadultaan oligotrofinen Paasiveden alue kuuluu lähes koko muun Saimaan tavoin luokkaan erinomainen (Pohjois-Karjalan ympäristökeskus 2008).



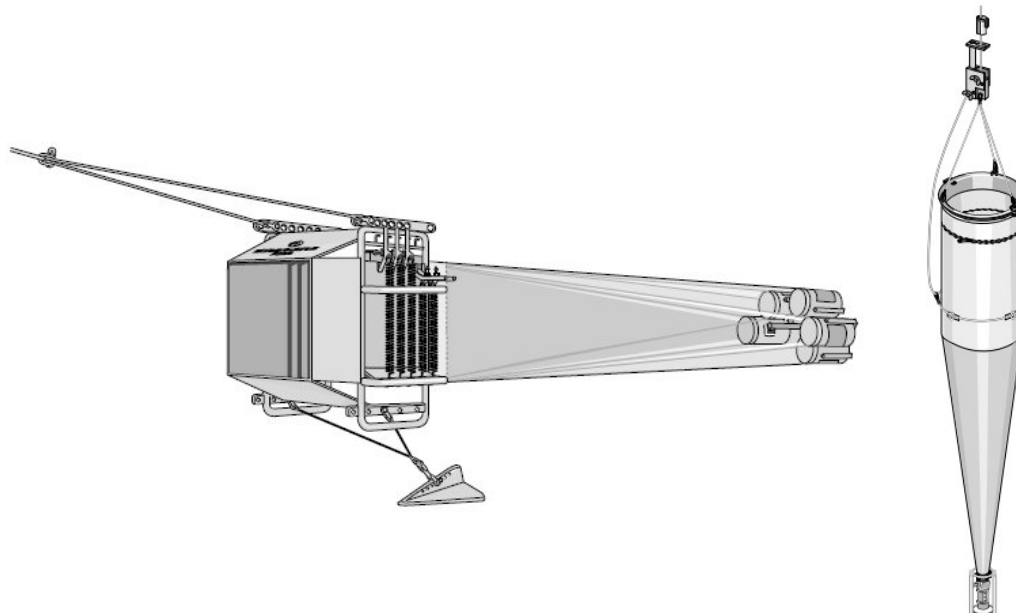
Kuva 2. Paasiveden tutkimusalue koillisella Saimaalla (Genimap Reittikartta Suomi 2004).



Kuva 3. Paasiveden tutkimusalueen syvyyskartta (Veriö 1990) ja näytteenottoalueet.

### 3.2. Laitteisto ja näytteenotto

Vertikaalinäytteet kerättiin tutkimusalus R/V Muikun Hydro-Bios GmbH Multi Plankton Sampler MultiNet Type Midi -laitteella 5 m syvyysvälein. Kyseinen laitteisto koostuu laivan hytin tietokoneella sijaitsevasta komentoyksiköstä sekä ruostumattomasta teräksestä valmistetusta veteen laskettavasta kehikosta, johon on kiinnitetty 5 tietokoneohjelman kautta sähköisesti avattavaa ja suljettavaa verkkohaavia (Kuva 4). Näytteenottohaavin pituus on 250 cm ja solmuväli 500  $\mu\text{m}$ . Haavin suuaukon leveys on 50 cm, samoin korkeus. Laitetta voidaan käyttää sekä vertikaaliseen että horisontaaliseen näytteenottoon.



Kuva 4. Näytteenotoissa käytetyt laitteet. Vasemmalla Multi Plankton Sampler MultiNet Type Midi ja oikealla WP2 Closing Net -sulkuhaavi (Hydro-Bios Apparatebau GmbH 2006).

Tässä tutkimuksessa laitetta vedettiin liikkuvan tutkimusaluksen sivulla horisontaalisesti niin, että yksi haavikehikko oli kerrallaan auki ja tämän kehikon sisään joutunut aines kulkeutui haaviin. Näytteenoton maksimisyvyys on noin 5 – 10 m pohjan yläpuolella, sillä tätä syvemmällä arvokkaan laitteiston rikkoutumisen riski on liian suuri mahdollisten pohjakosketusten takia. Laitteiston automaattisesti mitaamat ja tietokoneen näytöltä reaaliaikaisesti nähtävät vetosyvyydet olivat siis Paasiveden syvänteen tapauksessa 1, 5, 10, 15, 20, 25, 30, 35, 40, 45, 50, 55, 60 ja 65 m. Tosin syvyysanturi sijaitsee laitteen yläosassa siten, että keskimääräinen syvyys oli noin 20 – 30 cm ilmoitettua suurempi. Vedon pituus kussakin syvyudessa oli noin 3 min, jonka jälkeen laite nostettiin seuraavaan näytteenottosyvyyteen. Tämän noin 10 – 20 s kestäneen noston aikana samanaikaisesti sekä suljettiin edellisen syvyyden haavi että avattiin seuraavan syvyydsvyöhykkeen haavi, mikä tapahtui tietokoneohjelmiston nappia painamalla. Näin ollen saimme otettua näytteen 5 syvyydestä yhden vedon aikana ilman että laitetta tarvitsi nostaa välillä pois vedestä. Tosin viimeistä näytettä otettaessa haavia ei voi enää sulkea, joten viides näyte oli aina kokoomanäyte neljännen haavin näytteenottosyvyyden ja pinnan väliltä. Jokaisesta syvyydestä otettiin yhteensä 3 rinnakkaisnäytettä. Laitteessa olevan virtausmittarin avulla saimme myös tiedot kunkin vedon aikana haavin läpi kulkeneesta vesitilavuudesta suoraan tietokoneelle.

Jokaisen 5 vedon jälkeen laite nostettiin aluksella olevan vinssin avulla pystysuoraan asentoon ilmaan ja haavit huuhdeltiin ulkopuolelta vesisuihkulla, jotta eliöitä ei jäisi kiinni havakseen aiheuttamaan harhaisuutta nyt otettuihin ja seuraavaksi otettaviin näytteisiin. Huuhtelun jälkeen jokaisesta haavista irrotettiin halkaisijaltaan 11 cm leveä muovinen siivilällä (solmuväli 500  $\mu\text{m}$ ) varustettu peräosa, jonne haavien sisäpuolelle joutuneet riittävän isot eliöt olivat noston aikana kulkeutuneet. Eliöt ja osa vedestä siirrettiin muovipurkkeihin, joihin lisättiin säilyvyyden takaamiseksi 80-prosenttiseksi laimennettua etyylialkoholia noin puolet purkin tilavuudesta. Purkkeihin oli etukäteen kirjoitettu vedenkestävällä tussilla koodit kullekin syvyydelle ja toistolle, samoin jokaisen purkin sisällä oli vielä tietokoneella kirjoitettu paperilappu, jossa myös kyseinen koodi.

Näytteenoton jälkeen purkit kuljetettiin säilytettäväksi ja tutkittavaksi joko Itä-Suomen yliopiston tiloihin Joensuuhun tai Jyväskylän yliopiston Ambiotican laboratorioihin.

Tutkimuksessa käytetyt näytteet kerättiin 04.10.2006 ja 03.10.2007 1 – 60 m syvyyksiltä sekä 08.10.2008 30 – 65 m syvyyksiltä. Kaikki näytteet tutkittiin, mutta yhteneväisyyden ja vuosittaisten vertailujen vuoksi mukaan otettiin vain 30 – 60 m näytteet kultakin vuodelta. Lisäksi kokoomanäytteet jätettiin tutkimuksen ulkopuolelle. Myös äyriäisten esiintyminen puolsi tätä menettelyä, sillä erityisesti päätutkimuskohdetta jättikatkkaa ei löytynyt lainkaan alle 30 m syvyydeltä otetuista näytteistä. Näytteet otettiin klo 10 - 16 välisenä aikana aina saman, Paasiveden syvimmän syvänteen päältä. WGS84-koordinaatit näytteenottolinjan aloituspisteelle olivat 62°08.347'N & 29°25.045'E, ja lopetuspisteelle 62°08.347'N & 29°26.901'E (Alue 1, Kuva 3). Lisäksi vuonna 2007 otettiin myös vertailunäytteitä 45 – 60 m syvyyksistä kahdelta muulta samassa laajassa syvänteessä sijaitsevalta alueelta (Kuva 3). Vertailualueiden etäisyys toisistaan oli alle 2000 m. Alueen 2 aloitus- ja lopetuspisteet olivat WGS84-koordinaatein 62°08.472'N & 29°25.045'E – 62°08.472'N & 29°26.901'E, ja alueelle 3 ne olivat 62°09.005'N & 29°24.131'E – 62°08.485'N & 29°25.792'E.

Vuonna 2008 näytteitä otettiin alueelta 1 myös horisontaalisesti Hydro-Bios GmbH WP2 -sulkuhaavilla (Kuva 4). Tämä tehtiin erityisesti pohjavyöhykkeen äyriäistiheysarvioita mutta myös laitteistovertailua varten. Kyseinen 95 cm pitkä, 200 µm solmuvälillä varustettu halkaisijaltaan 57 cm leveä haavi laskettiin siihen kiinnitetyn köyden avulla käsin pohjaan asti pysähdyksissä olevasta aluksesta tarkkaillen samalla veden syvyyttä köyteen etukäteen merkitystä mittajanasta. Tämän jälkeen putoamisen aiheuttaman häiriön annettiin tasaantua hetki, jonka jälkeen haavia alettiin nostaa ylöspäin. Haavi suljettiin 30 m syvyydessä köyttä pitkin pudotetun 800 g painavan lähetinkuulan avulla. Aluksella haavin alaosa ruuvattiin auki ja sen sisältämät eliöt valutettiin säilytyspurkkeihin, joihin lisättiin etyylialkoholia. Sulkuhaavinäytteitä otettiin yhteensä 11 kpl, ja nämäkin näytteet otettiin päivällä valoisaan aikaan.

Näytteenottojen yhteydessä mitattiin myös veden fysikaalis-kemiallisia ominaisuuksia pystysuunnassa laskettavalla CTD-luotaimella, joka mittaa 0,5 s välein tiedot mm. lämpötilasta, happi- ja klorofyllipitoisuudesta sekä valaistusolosuhteista. Nämäkin tiedot saimme laitteesta suoraan tietokoneelle.

### 3.3. Tilastomenetelmät

Ennen tilastollisia analysointia kunkin yksilön pituus määritettiin 0,5 mm tarkkuudella muovilla laminoituneen millimetripaperin päällä taivuttamalla eläin suoraksi peitinlasia vasten ja laskemalla eliön silmien ja hännän pään välinen etäisyys. Keskipituuksia ja -tiheyksiä eri syvyyssyöhykkeillä oli tarkoitus analysoida tämän jälkeen pääosin keskiarvoja tutkivan kaksisuuntaisen varianssianalyysin voimin. Testin vaatimat normaalisuusoletukset ja/tai varianssien yhtäsuuruudet eivät kuitenkaan toteutuneet juuri lainkaan edes muunnoksien kautta, jolloin päävaikutuksia tai muutamaan otteeseen havaittuja yhdysvaikutuksia ei voitu tutkia tarkemmin varianssianalyysillä. Päävaikutuksia tutkittiin tällöin erikseen parametrittömällä Kruskal-Wallis'n testillä ja SPSS 15.0 for Windows -tietokoneohjelmistolla. Hypoteesit olivat:

$H_0$ : Jättikatkan/jäännehalkoisjalkaisen tiheyksissä/pituuksissa ei ole vuosien/alueiden välisiä syvyyssyöhykekohtaisia eroja

$H_1$ : Jättikatkan/jäännehalkoisjalkaisen tiheyksissä/pituuksissa on vuosien/alueiden välisiä syvyyssyöhykekohtaisia eroja



Myös vuosien & alueiden välisten kokonaiskeskitiheyksien ja -pituuksien eroja tutkittiin samalla testillä samoin hypoteesein. Mahdolliset pareittaiset vertailut suoritettiin tämän jälkeen Mann-Whitney'n testillä.

Tämän lisäksi analysoin kokonaistiheys- ja pituuskeskiarvoja suhteessa syvyyteen paitsi graafisesti, myös Spearmanin järjestyslukuihin perustuvien korrelaatiokertoimien avulla seuraavin hypoteesein:

$H_0$ : Havaittujen makroäyriäislajien tiheyksien/pituuksien ja syvyyden välillä ei ole yhteyttä

$H_1$ : Havaittujen makroäyriäislajien tiheyksien/pituuksien ja syvyyden välillä on yhteys

Laskin korrelaatiot paitsi koko aineistolle, myös erikseen kullekin vuodelle & alueelle sekä vielä vuosittaiset ja alueelliset aineistot yhdistäen. Tiheyksien osalta laskin myös koko aineiston eri lajitiheyksien keskinäiset korrelaatiot samoilla hypoteeseilla.

Myös jättikatkan sukupuolijakaumista saimme tietoa. Syvyysvyöhykkeet tiivistettiin kahteen luokkaan (30 – 45 m ja 50 – 60 m), minkä jälkeen käytin tilastollisena analyysimenetelmänä jakaumien vertailuun  $\chi^2$ -testiä ja seuraavia hypoteeseja:

$H_0$ : Jättikatkojen sukupuoliosuudet ovat yhtä suuret kaikilla syvyysvyöhykkeillä

$H_1$ : Jättikatkojen sukupuoliosuudet eivät ole yhtä suuret kaikilla syvyysvyöhykkeillä

Jättikatkojen sukupuolet määritettiin mittausten yhteydessä Gledhill'n ym. (1993) teoksen avulla. Tunnistus tapahtui vatsan puoleisiin morfologisiin piirteisiin perustuen. Jättikatalla on yhteensä seitsemän jaoketta, joissa kussakin yksi raajapari (pereopodi) (Kuva 1). Koiraalla on yksi pari genitaalisiä papilloja, jotka sijaitsevat seitsemännen raajaparin välissä. Varsinkin suuremmilta koirailta ne on yleensä hyvin helppo löytää. Naaraalla on toisen ja viidennen raajaparin laattamaisten kidusten välissä kaksi ovariota, jotka ovat ruumiin pituussuuntaan sijoittuvia pitkänomaisia litteitä levyjä. Nämä ovariot muodostavat myöhemmin suuren alkio pussin, mistä kantava naaras on erittäin helppo tunnistaa. Näihin mainittuihin piirteisiin perustuen tunnistuksessa kukin alkio pussiton yksilö tutkittiin vatsapuolelta petrimaljan päällä. Lisäksi avasimme kantavien naaraiden alkio pussin, ja laskimme sen sisältämien alkioiden lukumäärän. Alkioiden lukumäärää suhteessa naaraan kokoon tutkin myös Spearmanin korrelaatiokertoimen avulla:

$H_0$ : Jättikatkanaaraan pituudella on yhteys alkioiden lukumäärään

$H_1$ : Jättikatkanaaraan pituudella ei ole yhteyttä alkioiden lukumäärään

Pohjan ja 30 m väliseltä syvyysvyöhykkeeltä otettujen sulkuhaavinäytteiden sekä Multi Plankton Sampler -laitteella 30 – 60 m syvyydeltä saatujen keskitiheysarvojen perusteella laskin myös arvion äyriäisten tiheyksistä yli 60 m syvyydessä. Karttatietojen (Kuva 3) perusteella Paasiveden yli 60 m syväne on noin 5 000 m pitkä ja 600 m leveä. Näytteenottopaikan 1 maksimisyvyydeksi saatiin CTD-luotaimella 72,483 m. 40 – 60 m syvyysvyöhykkeen leveydeksi arvioin 7 000 m ja leveydeksi 3 000 m. Syvänteen voidaan olettaa olevan kärjellään seisovan kartion muotoinen, jolloin sen tilavuuden sekä eri laitteistoilla otettujen näytteiden tiheyksien perusteella saatiin arvio jättikatkojen vuosittaisesta kokonaislukumäärästä koko Paasiveden alueella.

## 4. TULOKSET

### 4.1. Pituus- & tiheyskeskiarvot sekä jättikatkojen sukupuolijakauma & fekunditeetti

Jättikatkoja tutkittiin yhteensä 527 yksilöä, joista naaraita 199 kpl (56 %), koiraita 159 kpl (44 %) sekä vuoden 2006 yksilöitä, jotka sukupuolta ei voitu näytteiden huonon säilyneisyyden takia määrittää, 169 kpl. Kaikkien tutkimuksessa mukana olleiden yksilöiden keskipituus oli  $25,2 \pm 0,24$  mm, ja pituus vaihteli välillä 15,5 – 40,5 mm (Kuva 6). Vuosien 2007 – 2008 yksilöillä (n=358) keskipituus oli  $24,2 \pm 0,26$  mm, naarailla  $24,5 \pm 0,37$  mm (vaihteluväli 15,5 – 39,0 mm) ja koirailta  $23,8 \pm 0,38$  mm (vaihteluväli 16,5 – 36,0 mm). Kokonaiskeskipituus kasvoi tasaisesti syvemmälle mentäessä siten, että se oli syvimmällä tutkitulla syvyysvyöhykkeellä (60 m) lähes 5 mm (24 %) suurempi kuin matalimmalla, 30 m syvyydellä (Taulukko 1).

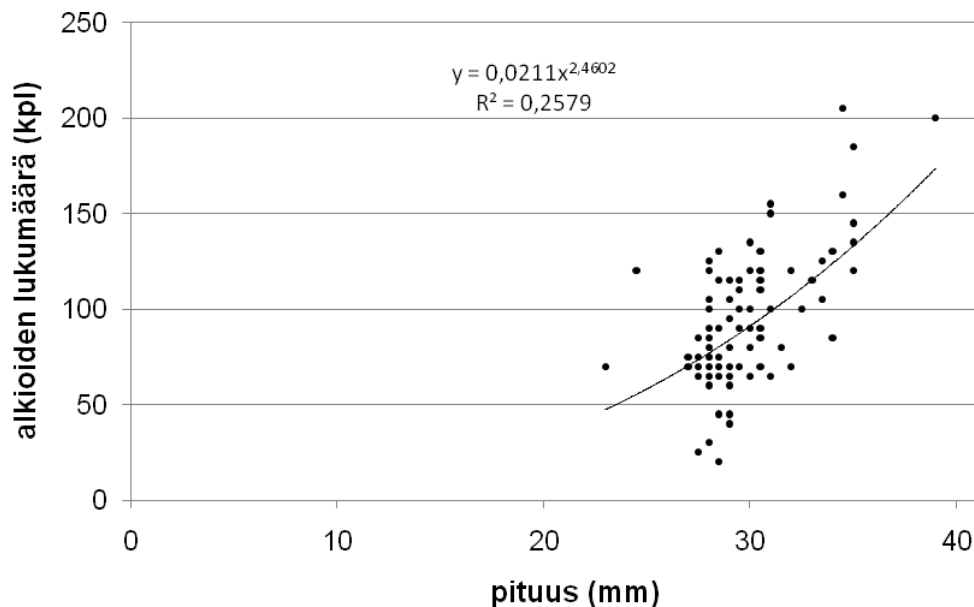
Jättikatkojen kokonaiskeskitiheys oli  $0,16 \pm 0,02$  yksilöä/m<sup>3</sup>. Tiheyskin kasvoi tasaisesti syvyyden myötä siten, että suurimmillaan se oli 60 m syvyudessa, missä katkatiheys oli yli 60-kertainen 30 m syvyyteen verrattuna (Taulukko 1).

Samat havainnot keskitiheyksien ja -pituuksien välisistä suhteista syvyyteen tehtiin myös erikseen eri vuosina ja alueilla näiden välisissä keskinäisissä vertailuissa (Kappaleet 4.4 & 4.5, Kuvat 8, 9, 12 & 13).

Taulukko 1. *Gammaracanthus lacustris* -yksilöiden pituuksien ja tiheyksien keskiarvot sekä keskiarvon keskivirheet (S.E.) eri syvyyksissä Paasivedellä lokakuussa 2006 – 2008.

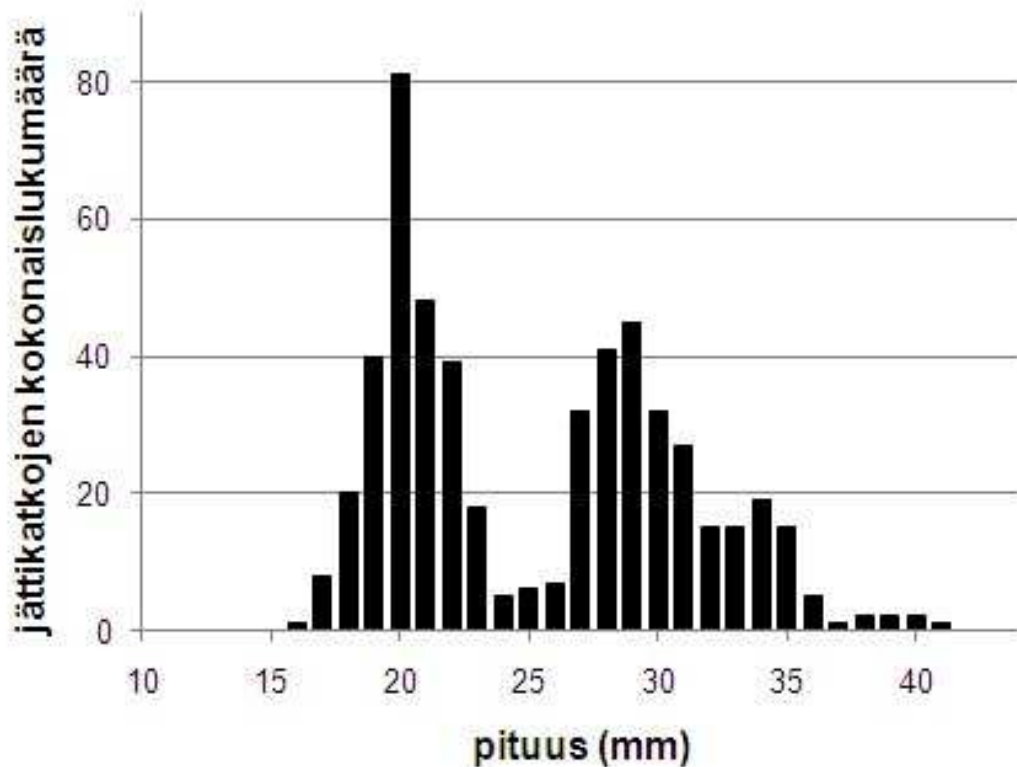
Syvyys (m)	Pituus (mm)		Tiheys (kpl/m <sup>3</sup> )	
	Keskiarvo	S.E.	Keskiarvo	S.E.
30	20,8	0,75	0,01	0,00
35	22,3	1,55	0,03	0,01
40	22,4	2,00	0,02	0,01
45	22,6	0,76	0,06	0,02
50	25,0	0,72	0,14	0,03
55	25,5	0,41	0,32	0,06
60	25,7	0,36	0,38	0,05
Yhteensä	25,2	0,24	0,16	0,02

Jättikatkan sukupuolijakaumissa havaittiin merkitsevä ero syvyysvyöhykkeiden välillä ( $\chi^2$ -testi,  $p=0,038$ ). Naaraita oli suhteessa enemmän (57 %) syvältä (50 – 60 m) otetuissa näytteissä kuin 30 – 45 m syvyysvyöhykkeellä, missä niiden osuus kaikista yksilöistä oli 35 %. Naaraista 43 % (86 kpl, mikä on 24 % kaikista yksilöistä, joille sukupuolimääritys tehtiin) kantoi alkioita. Alkioita yhdellä kantavalla naaraalla oli keskimäärin  $95 \pm 4$  kpl, ja lukumäärä vaihteli välillä 20 – 205. Myös alkioiden kehitymisasteessa oli suuria yksilöiden välisiä eroja. Joidenkin naaraiden poikaset olivat jo useamman millimetrin mittaisia selvästi katkaksi tunnistettavia yksilöitä, mutta osalla alkioitujen sisältö koostui vasta pienistä hyvin kehittymättömän näköisistä parimillisistä palloista. Jättikatkanaaraan pituudella havaittiin joka tapauksessa olevan merkitsevä positiivinen yhteys alkioiden lukumäärään (Spearman  $r_s=0,521$ ,  $p<0,001$ ) (Kuva 5).



Kuva 5. Paasivedeltä 30 – 60 m syvyydeltä lokakuussa 2007 – 2008 saatujen kantavien *Gammaracanthus lacustris* -naaraiden pituuden suhde alkioiden lukumäärään (havaintopisteet ja regressiokäyrä sekä sen yhtälö ja selitysaste  $R^2$ ).

Pituusjakaumasta (Kuva 6) erottui selvästi kolme, mahdollisesti jopa neljä eri ikäryhmää: ensimmäistä vuottaan elävien jättikatkojen voidaan olettaa koostuvan alle 25 mm mittaisista yksilöistä, joita oli yhteensä 260 kpl. 25 – 32 mm mittaiset katkat elävät todennäköisesti toista ikävuottaan. Yli 32 mm mittaisia jättikatkoja tavattiin 62 kpl, ja jakauma on oikealle vino (Kuva 6) eli mahdollisesti mukana oli myös neljättä vuottaan eläviä yksilöitä. Myös alkiopussillisten naaraiden pituusjakauma tukee tätä ikäryhmäteoriaa, sillä yli 98 % kaikista alle 25 mm mittaisista naaraista oli alkiopussittomia, kun sen sijaan toisen ikäryhmän (25 – 32 mm) naaraista 95 % oli pussillisia ja näitä isommat yksilöt olivat puolestaan kaikki kantavia.



Kuva 6. Paasivedeltä 30 – 60 m syvyydeltä lokakuussa 2006 – 2008 saatujen *Gammaracanthus lacustris* -yksilöiden kokonaispituusjakauma.

Jäännehalkoisjalkaisia löytyi yhteensä 5522 yksilöä. Niiden kokonaiskeskipituus ja keskiarvon keskivirhe oli  $13,9 \pm 0,04$  mm sekä pituuden vaihteluväli 6,0 – 23,5 mm (Kuva 7). Suurimmat keskipituusarvot havaittiin 55 m ja 60 m syvyyksissä (Taulukko 2). Pienimmillään keskipituus oli 30 m syvyydessä ( $12,9 \pm 0,09$  mm) ja jättikatkojen tapaan jäännehalkoisjalkaisten keskipituus nousi tasaisesti syvyyden myötä (Taulukko 2).

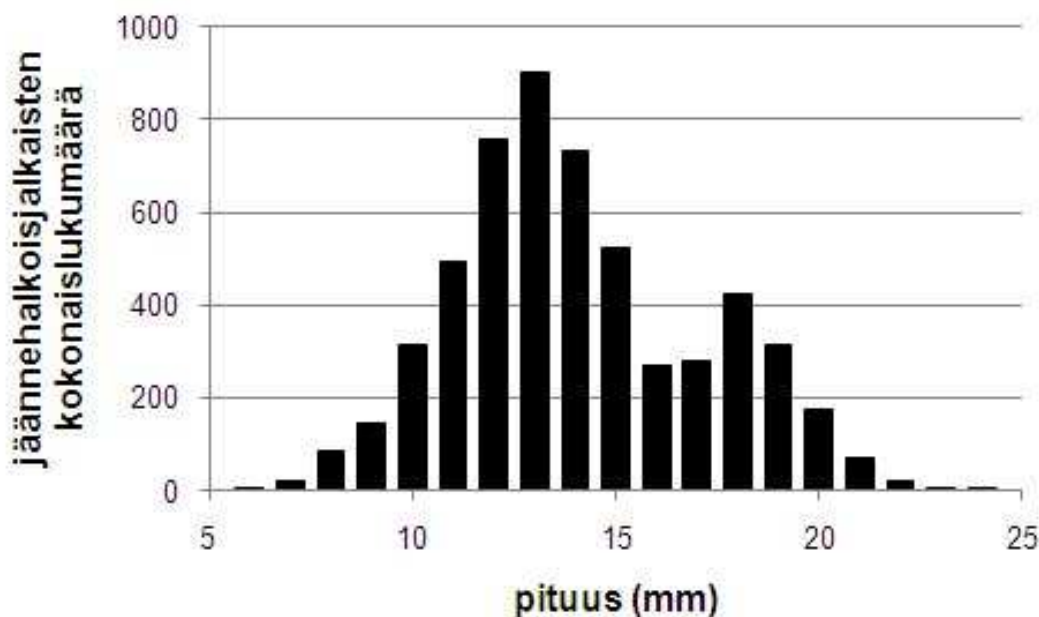
Jäännehalkoisjalkaisten keskitiheys oli sen sijaan suurimmillaan 30 m syvyydessä pienentyen selvästi syvemmälle mentäessä (Taulukko 2): 60 m syvyydessä tiheyskeskiarvo oli jo yli kolmanneksen pienempi ja tiheys laskikin varsin tasaisesti syvemmälle mentäessä. Koko aineiston keskitiheys keskivirheineen oli  $1,68 \pm 0,07$  yksilöä/m<sup>3</sup>.

Kuten jättikatkan, myös tämänkin lajin osalta tiheys- ja pituuskeskiarvoja suhteessa syvyyteen tutkittiin myös erikseen vuosittaisina ja alueellisina aineistoina. Eroja suhteessa kokonaiskeskiarvoista saatuihin tuloksiin ja muodostettuihin päätelmiin ei ollut.

Taulukko 2. *Mysis relicta* -yksilöiden pituuksien ja tiheyksien keskiarvot sekä keskiarvon keskivirheet (S.E.) eri syvyyksissä Paasivedellä lokakuussa 2006 – 2008.

Syvyys (m)	Pituus (mm)		Tiheys (kpl/m <sup>3</sup> )	
	Keskiarvo	S.E.	Keskiarvo	S.E.
30	12,9	0,09	2,21	0,26
35	13,4	0,09	1,97	0,29
40	13,1	0,12	1,61	0,26
45	14,0	0,10	1,58	0,14
50	14,4	0,10	1,73	0,12
55	14,5	0,12	1,53	0,16
60	14,5	0,11	1,41	0,13
Yhteensä	13,9	0,04	1,68	0,07

Vuosittaisten pituusjakaumien perusteella jäänehalkoisjalkaisella on Paasivedellä 1- tai 2-vuotinen elinkierto (Kuva 7). Ensimmäistä kesäänsä eläviä (6,0 – 16,0 mm) oli kaikkiaan yli kolminkertainen määrä (4239 kpl) 2-vuotiaisiin (yli 16,0 mm) nähden (1283 kpl).



Kuva 7. Paasivedeltä 30 – 60 m syvyyksistä lokakuussa 2006 – 2008 saatujen *Mysis relicta* -yksilöiden kokonaispituusjakauma.

Okakatkoja tavattiin 37 kpl. Keskipituus oli  $15,0 \pm 0,78$  mm ja keskitiheys  $0,011 \pm 0,002$  yksilöä/m<sup>3</sup>. Valkokatkojen (n=138) keskipituus oli  $4,09 \pm 0,94$  mm ja keskitiheys  $0,045 \pm 0,008$  yksilöä/m<sup>3</sup>. Näidenkin lajien pituuden ja tiheyden yhteyttä syvyyteen arvioitiin korrelaatioanalyysillä (Taulukot 3 & 4), mutta muita tutkimuksia ei pienehköjen aineistojen vuoksi näille lajeille tehty.

#### 4.2. Pituuksien & tiheyksien yhteydet syvyyteen sekä eri lajien yksilötiheyksien väliset yhteydet

Sekä jättikatkojen (Taulukko 1) että jäänehalkoisjalkaisten (Taulukko 2) keskipituus nousi siis tasaisesti syvyyden myötä. Korrelaatioanalyysillä havaittiin molemmilla lajeilla pituuden ja syvyyden välillä olevan voimakas positiivinen yhteys (Taulukko 3). Syvyydellä ei sen sijaan ollut yhteyttä oka- tai valkokatkojen pituuksiin.

Taulukko 3. Spearmanin korrelaatiokertoimet ( $r_s$ ) eri lajien keskipituuksille suhteessa syvyyteen (30 – 60 m) ja muiden lajien tiheyksiin. Merkitsevät p-arvot merkitty tähdellä.

		<b>Jättikatka- pituus</b>	<b>Jäänehalk. -pituus</b>	<b>Okakatka- pituus</b>	<b>Valkokatka- pituus</b>
<b>Syvyys</b>	$r_s$	* 0,129	* 0,169	0,184	-0,026
	P	0,003	< 0,001	0,274	0,759
	N	527	5522	37	138

Jättikatkatiheden havaittiin myös kasvavan tasaisesti syvyyden myötä (Taulukko 1). Myös tilastollisesti analysoiden yksilötiheyden yhteys syvyyteen oli selvä, sillä syvyyden ja katkatiheden välillä oli voimakas positiivinen yhteys (Taulukko 4). Jäänehalkoisjalkaisten keskitiheden ja syvyyden välillä oli sen sijaan negatiivinen korrelaatio (Taulukko 4), eli tiheys laski myös tilastollisesti merkitsevästi syvemmälle mentäessä (Taulukko 2). Okakatkatiheden ja syvyyden välillä havaittiin puolestaan suuntaa-antava negatiivinen korrelaatio (Taulukko 4). Tutkittaessa eri lajien tiheyksien yhteyttä toisiinsa, huomattiin jättikatkatihedellä olevan negatiivinen yhteys sekä jäänehalkoisjalkaisten että okakatkojen tiheyksiin, mutta yhteys valkokatkatihetyteen oli positiivinen. Muiden lajien tiheyksien välillä ei ollut keskinäisiä korrelaatioita.

Taulukko 4. Spearmanin korrelaatiokertoimet ( $r_s$ ) eri lajien tiheyksille suhteessa syvyyteen (30 – 60 m) ja muiden lajien tiheyksiin. Merkitsevät p-arvot merkitty tähdellä.

		Syvyys	Jättikatka- tiheys	Jäännehalk. -tiheys	Okakatka- tiheys	Valkokatka- -tiheys
<b>Syvyys</b>	$r_s$	1	* 0,813	* -0,275	-0,214	0,169
	p		< 0,001	0,013	0,055	0,13
	N	81	81	81	81	81
<b>Jättikatka- tiheys</b>	$r_s$	* 0,813	1	* -0,450	* -0,220	* 0,222
	p	< 0,001		< 0,001	0,049	0,046
	N	81	81	81	81	81
<b>Jäännehalk. -tiheys</b>	$r_s$	* -0,275	* -0,450	1	0,081	- 0,122
	p	0,013	< 0,001		0,472	0,278
	N	81	81	81	81	81
<b>Okakatka- tiheys</b>	$r_s$	-0,214	* -0,220	0,081	1	-0,175
	p	0,055	0,049	0,472		0,118
	N	81	81	81	81	81
<b>Valkokatka- -tiheys</b>	$r_s$	0,169	* 0,222	-0,122	-0,175	1
	p	0,13	0,046	0,278	0,118	
	N	81	81	81	81	81

### 4.3. Sulkuhaavinäytteistä saadut kokonaistiheydet ja -lukumääräarviot

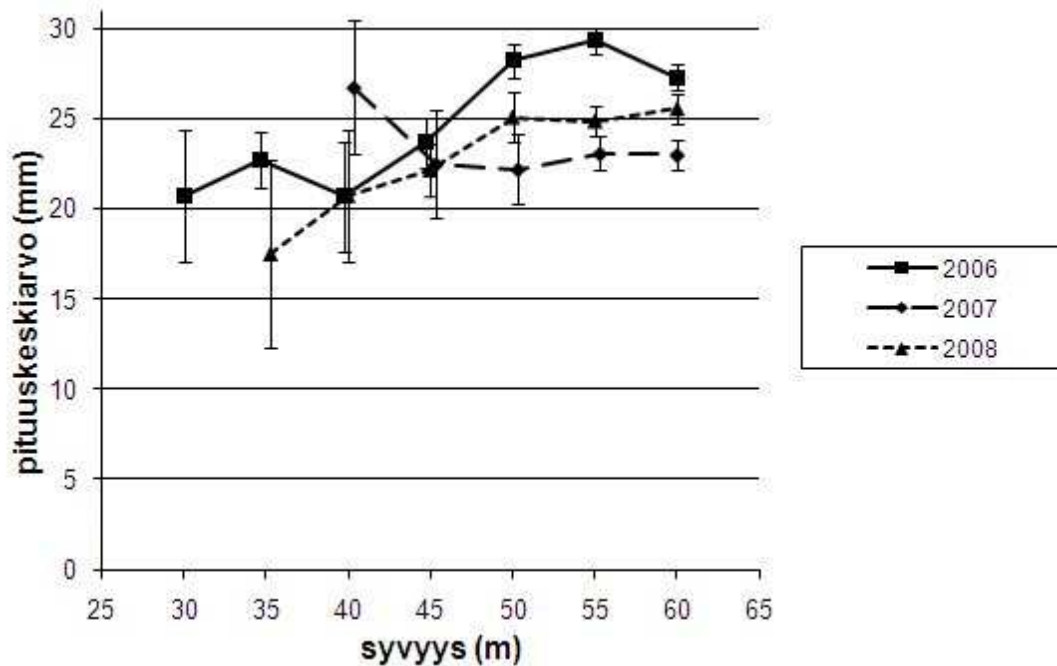
Sulkuhaavilla (Kuva 4), joka laskettiin näytteenottoaikan pohjaan asti noin 67 m syvyyteen, saatiin kaikkiaan 20 jättikatkaa, 162 jäännehalkoisjalkaista ja 1 okakatka. Kokonaistiheyksiksi 30 – 67 m vyöhykkeelle saadaan näin jättikatalle  $0,19 \pm 0,04$  yksilöä/m<sup>3</sup> ja jäännehalkoisjalkaiselle  $1,56 \pm 0,24$  yksilöä/m<sup>3</sup> (okakatalle  $0,01$  yksilöä/m<sup>3</sup>). Suhteutettuna nämä arvot horisontaalisilla vedoilla saatuihin 30 – 60 m vesipatsaan tiheyksiin (jättikatka  $0,16 \pm 0,02$  yksilöä/m<sup>3</sup>, jäännehalkoisjalkainen  $1,68 \pm 0,07$  yksilöä/m<sup>3</sup>) nähdään, että jättikatkoja on pohjan läheisyydessä tiheämmässä ja jäännehalkoisjalkaisia harvemmassa kuin muualla: Paasiveden syvänteen profundaalivyöhykkeen (60 – 67 m) jättikatkatihesarvioksi saadaan  $0,33$  yksilöä/m<sup>3</sup> mikä on yli kaksinkertainen 30 – 60 m vyöhykkeen tiheyteen nähden. Jäännehalkoisjalkaisia taas on 60 – 67 m arviolta  $1,05$  yksilöä/m<sup>3</sup>, eli vain noin kaksi kolmannesta ylemmän vesikerroksen jäännehalkoisjalkaisten tiheydestä.

Nämä tiheysarviot voitiin nyt suhteuttaa Paasiveden profundaalivyöhykkeen eli yli 60 m syvyisen alueen arvioituun tilavuuteen ( $72\,500\,000$  m<sup>3</sup>). Jättikatkoja oli tässä syvyysvyöhykkeessä arviolta  $24\,000\,000$  yksilöä. 40 – 60 m välisellä vyöhykkeellä niitä elää puolestaan noin  $67\,000\,000$  kpl. 0 – 40 m väliselle vesipatsaalle ei tiheysarvioita tehty sillä jättikatkoja saatiin 30 – 35 m syvyyksiltä vain  $14$  yksilöä (näistäkin  $13$  kpl vuonna 2006). Tätä matalimmilta vyöhykkeiltä ei saatu yhtään yksilöä, ja esimerkiksi Saimaan Yöveden näytteenottokokemusten perusteella (Luukkanen & Salonen 2008) ei jättikatkoja saada 0 – 30 m syvyyksistä kuin satunnaisesti. Näin ollen jättikatkojen kokonaislukumäärä Paasivedellä voidaan arvioida varsin tarkasti pelkästään yli 35 m syvyyksien tiheysarvioita hyväksikäyttäen. Nämä tiedot yhdistäen saadaan Paasiveden alueen jättikatkapopulaation kooksi arviolta  $90\,000\,000$  yksilöä.

#### 4.4. Pituus- & tiheyskeskiarvojen vuosien välinen vaihtelu eri syvyyksissä

##### 4.4.1 Jättikatka

Jättikatkojen keskipituus oli vuonna 2006 suurempi kuin muina vuosina lähes jokaisella syvyydellä (Kuva 8). Tilastollisesti merkitseviä eroja oli kuitenkin vain 50 m ( $\chi^2=7,586$ ,  $p=0,023$ ), 55 m ( $\chi^2=27,532$ ,  $p<0,001$ ) ja 60 m ( $\chi^2=15,355$ ,  $p<0,001$ ) syvyyksissä (Kruskal-Wallis), missä havaittiin erityisesti juuri vuoden 2006 katkapituuksien eroavan merkitsevästi muiden vuosien pituuksista (parivertailu, Mann-Whitney) (Taulukko 5). Esimerkiksi 55 m syvyydellä keskipituus oli vuonna 2006 ( $29,3 \pm 0,71$  mm) jopa yli 6 mm suurempi kuin vuonna 2007 ( $23,1 \pm 0,98$  mm) ja 60 m syvyydelläkin keskipituusero samojen vuosien välillä oli yli 4 mm (Kuva 8).



Kuva 8. Paasivedeltä lokakuussa 2006 – 2008 saatujen *Gammaracanthus lacustris* -yksilöiden pituuskeskiarvot sekä keskiarvon keskivirheet eri syvyyksissä.

Taulukko 5. Mann-Whitney'n testisuureet (U) ja p-arvot (p) Paasivedeltä lokakuussa 2006 – 2008 saatujen jättikatkojen keskipituuksien vuosien välisissä pareittaisvertailuissa eri syvyyksissä. Merkitsevät p-arvot merkitty tähdellä. Huomaa, että katkoja ei saatu 30 m syvyydeltä vuosina 2007 ja 2008, eikä 35 m syvyydeltä vuonna 2007.

Syvyys	2006 - 2007		2006 - 2008		2007 - 2008	
	U	p	U	p	U	p
35 m	-	-	1	0,192	-	-
40 m	2	0,564	3	0,767	2	1,000
45 m	19	0,633	71	0,210	15	0,488
50 m	45	* 0,019	135	0,057	36	0,312
55 m	320	* < 0,001	491	* < 0,001	461	0,214
60 m	651	* < 0,001	849	* 0,026	654	* 0,041

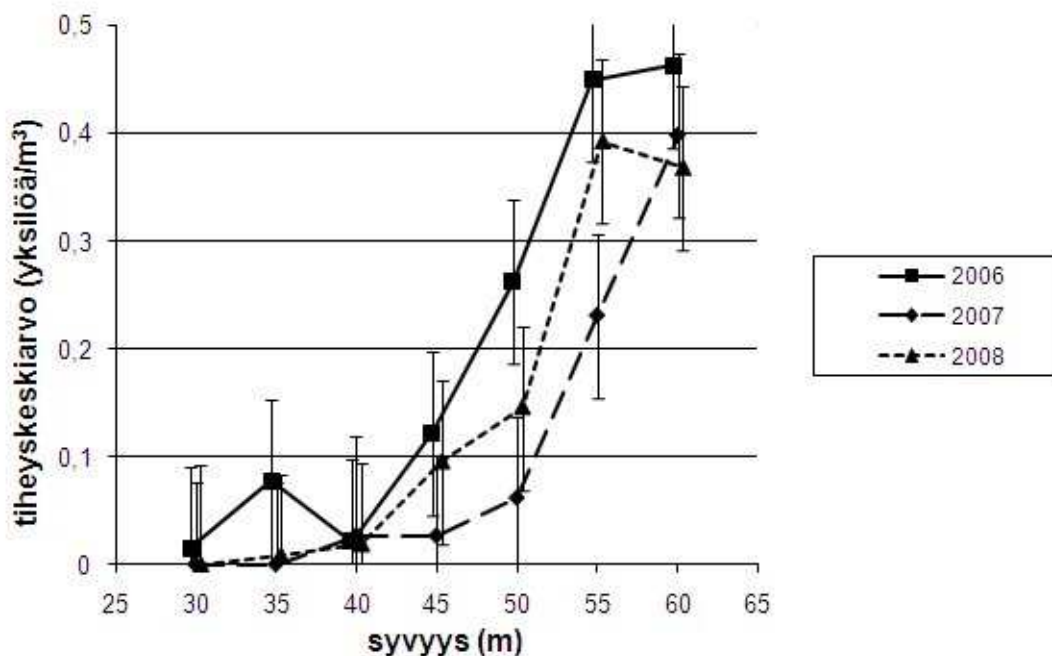


Päävaikutuksia (vuosi ja syvyys) jättikatkojen pituuteen tutkittiin myös erikseen ryhmittelemättä niitä ensin eri syvyysvyöhykkeisiin tai vuosiin. Kruskal-Wallis'n ( $\chi^2=37,553$ ,  $p<0,001$ ) sekä Mann-Whitney'n ( $U<3833$ ,  $p<0,05$ ) testeillä huomattiin kokonaiskeskipituuksissa olevan eroja kaikkien vertailuvuosien välillä: keskipituus oli selvästi suurin vuonna 2006 ja pienin vuonna 2007 (Taulukko 6). Syvyysvaikutusta tarkasteltaessa sekä vuonna 2006 ( $r_s=0,175$ ,  $p=0,023$ ) että vuonna 2008 ( $r_s=0,216$ ,  $p=0,022$ ) jättikatkapituus nousi syvyyden myötä (Kuva 8). Vuosittaiset aineistot yhdistäen ei merkittävää korrelaatiota syvyyden ja pituuden välillä kuitenkaan ollut.

Taulukko 6. Paasivedeltä lokakuussa 30 – 60 m syvyydeltä pyydettyjen *Gammaracanthus lacustris* -yksilöiden pituuksien ja tiheyksien keskiarvot sekä keskiarvon keskivirheet (S.E.) eri vuosina.

Vuosi	Pituus (mm)		Tiheys (kpl/m <sup>3</sup> )	
	Keskiarvo	S.E.	Keskiarvo	S.E.
2006	27,3	6,00	0,21	0,04
2007	23,0	5,03	0,11	0,05
2008	24,7	4,59	0,15	0,04

Jättikatkiheys oli suurin lähes jokaisella syvyydellä vuonna 2006 (Kuva 9). Vuosien välisiä tilastollisesti merkitseviä syvyyskohtaisia jättikatkiheyseroja havaittiin kuitenkin vain 35 m (Kruskal-Wallis,  $\chi^2=6,720$ ,  $p=0,035$ ) ja 50 m ( $\chi^2=6,489$ ,  $p=0,039$ ) syvyysvyöhykkeillä (Taulukko 7). Lisäksi löytyi suuntaa-antava ero 45 m syvyydeltä vuosien 2007 ja 2008 tiheyksien väliltä (Mann-Whitney). Merkitsevistä tai suuntaa-antavista eroista suurin oli 50 m syvyydessä vuosien 2007 ( $0,06 \pm 0,02$  yksilöä/m<sup>3</sup>) ja 2008 ( $0,15 \pm 0,02$  yksilöä/m<sup>3</sup>) välinen tiheysero.



Kuva 9. Paasivedeltä lokakuussa 2006 – 2008 saatujen *Gammaracanthus lacustris* -yksilöiden tiheyskeskiarvot sekä keskiarvon keskivirheet eri syvyyksissä.

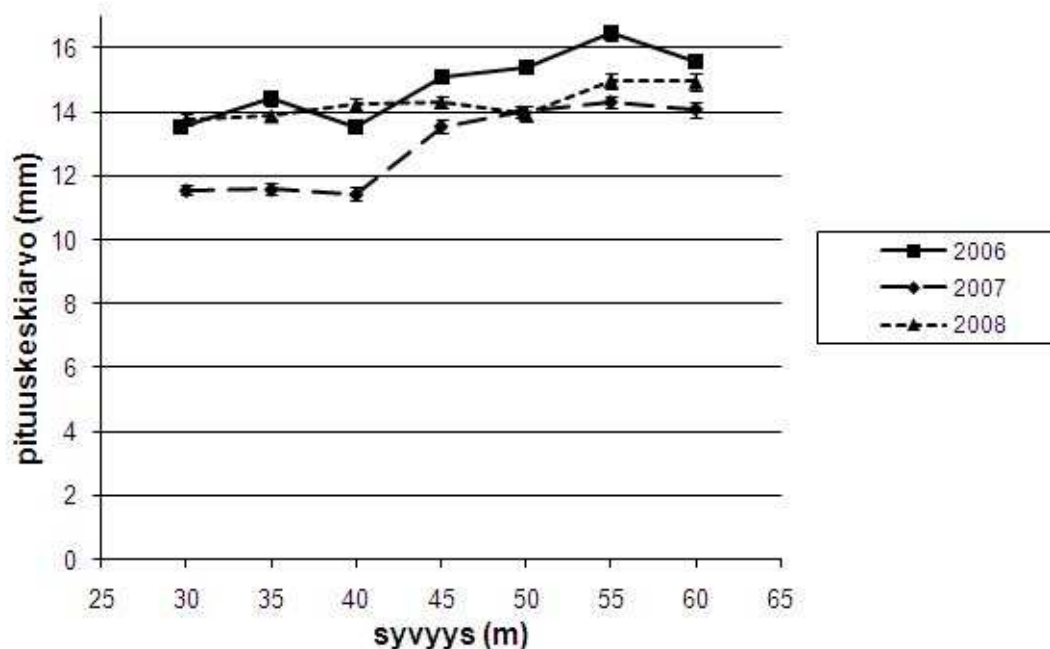
Taulukko 7. Mann-Whitney'n testisuureet (U) ja p-arvot (p) Paasivedeltä lokakuussa 2006 – 2008 saatujen jättikatkojen keskitiheyksien vuosien välisissä pareittaisvertailuissa eri syvyyksissä. Merkitsevät ja suuntaa-antavat p-arvot merkitty tähdellä.

Syvyys	2006 - 2007		2006 - 2008		2007 - 2008	
	U	p	U	p	U	p
30 m	1,5	0,121	1	0,197	3	1
35 m	0	* 0,037	0	* 0,046	3	0,371
40 m	2	0,564	4	0,817	2	0,554
45 m	2	0,275	3	0,513	0	* 0,050
50 m	0	* 0,050	1	0,127	0	* 0,050
55 m	2	0,275	1	0,827	2	0,275
60 m	3	0,513	2	0,275	3	0,513

Kaikki näytteenottosyvyydet yhdistäen oli vuoden 2006 keskitiheys lähes kaksinkertainen vuoden 2007 tiheyskeskiarvoon nähden (Taulukko 6). Merkitseviä eroja näiden vuosittaisten kokonaistiheyksien väliltä ei kuitenkaan päävaikutustarkastelussa löytynyt (Kruskal-Wallis). Keskitiheyden nousu syvyyden myötä sen sijaan havaittiin tässäkin tapauksessa paitsi graafisesti (Kuva 9) myös korrelaatioanalyysillä: tiheyden ja syvyyden välillä on selvä yhteys sekä tarkasteltaessa jokaisen vuoden syvyyksikohtaisia keskitiheysarvoja erikseen että käsiteltäessä koko aineistoa kerralla ( $r_s > 0,840$ ,  $p < 0,001$ ).

#### 4.4.2 Jäännehalkoisjalkainen

Kuten jättikatkojenkin, myös jäännehalkoisjalkaisten keskipituus oli syvyyksikohtaisesti lähes aina suurimmillaan vuonna 2006 ja pienimmillään vuonna 2007 (Kuva 10). Syvyyksikohtaisia vuosien välisiä eroja olikin jokaisella tutkimussyvyydellä ( $\chi^2 > 17,118$ ,  $p < 0,001$ , Kruskal-Wallis). Myös Mann-Whitney'n pareittaisilla vertailutestillä löydettiin tilastollisesti erittäin merkitseviä eroja runsaasti eri syvyyksien vuosittaisten keskipituuksien väliltä (Taulukko 8). Erityisesti vertailtaessa vuosien 2006 ja 2007 jäännehalkoisjalkaisia toisiinsa oli keskipituuksien ero jokaisella tutkitulla syvyydellä tilastollisesti erittäin merkitsevä (Taulukko 8 & Kuva 10). Esimerkiksi 35 m syvyydellä ero oli lähes 3 mm. Erityisen suuria yksilöt olivat vuonna 2006 55 m syvyydellä (Kuva 10). Pienin keskipituus havaittiin puolestaan 40 m syvyydellä vuonna 2007. Syvyyksien väliset erot olivatkin suurimmillaan juuri kyseisillä syvyyksiyöhykkeillä: sekä 2006 että 2007 jäännehalkoisjalkaiset olivat 55 m syvyydellä lähes 3 mm suurempia kuin 40 m syvyydellä.



Kuva 10. Paasivedeltä lokakuussa 2006 – 2008 saatujen *Mysis relicta* -yksilöiden pituuskeskiarvot sekä keskiarvon keskivirheet eri syvyyksissä.

Taulukko 8. Mann-Whitney'n testisuureet (U) ja p-arvot (p) Paasivedeltä lokakuussa 2006 – 2008 saatujen jäännehalkoisjalkaisten keskipituuksien vuosien välisissä pareittaisvertailuissa eri syvyyksissä. Merkitsevät ja suuntaa-antavat p-arvot merkitty tähdellä.

Syvyys	2006 - 2007		2006 - 2008		2007 - 2008	
	U	p	U	p	U	p
30 m	14 759	* < 0,001	21 904	* 0,021	10 620	* < 0,001
35 m	8 254	* < 0,001	33 084	0,446	10 845	* < 0,001
40 m	6 976	* < 0,001	11 810	* < 0,001	4 820	* < 0,001
45 m	8 357	* < 0,001	11 298	0,104	10 446	* < 0,001
50 m	16 432	* < 0,001	7 931	* 0,001	13 612	0,553
55 m	7 968	* < 0,001	5 181	* < 0,001	9 683	* 0,007
60 m	8 277	* < 0,001	8 519	* 0,050	5 122	* 0,026

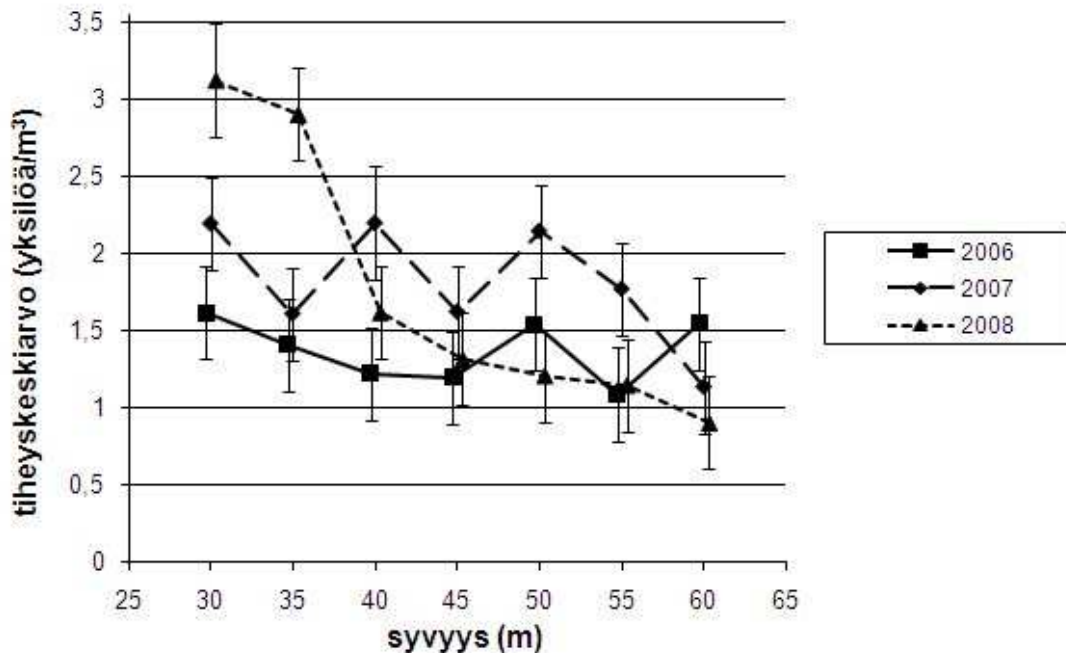
Jäännehalkoisjalkaisen vuosittaisten kokonaiskeskipituuksien välillä oli varsin suuria eroja (Taulukko 9). Kaikki eri vuosien väliset erot olivat myös tilastollisesti merkitseviä (Kruskal-Wallis,  $\chi^2=371$ ,  $p<0,001$ ), mikä todettiin myös pareittaisvertailuissa (Mann-Whitney,  $U>530840$ ,  $p<0,007$ ). Mahdollisesti keskipituudet myös vaihtelivat eri vuosina syvyysvyöhykkeiden välillä eri tavoin (2-ANOVA, yhdysvaikutuksen  $p<0,001$ ), mutta tätä ei voitu tutkia tarkemmin, sillä varianssianalyysin oletukset eivät täyttyneet. Tuloksen voisi kuitenkin olettaa selittyvän sillä, että vuonna 2008 pituuskeskiarvo ei noussut yhtä jyrkästi syvemmälle mentäessä kuin muina vuosina (Kuva 10). Toisaalta korrelaatioanalyysillä saatiin syvyyden ja jäännehalkoisjalkaisten keskipituuden välille erittäin merkitsevät positiiviset yhteydet sekä tutkittaessa kutakin vuotta erikseen ( $r_s>0,155$ ,  $p<0,001$ ) että kaikki näytteet yhdistäen ( $r_s=0,256$ ,  $p<0,001$ ).

Taulukko 9. Paasivedeltä lokakuussa 30 – 60 m syvyydeltä pyydettyjen *Mysis relicta* -yksilöiden pituuksien ja tiheyksien keskiarvot sekä keskiarvon keskivirheet (S.E.) eri vuosina.

Vuosi	Pituus (mm)		Tiheys (kpl/m <sup>3</sup> )	
	Keskiarvo	S.E.	Keskiarvo	S.E.
2006	14,8	0,09	1,37	0,10
2007	12,9	0,08	1,79	0,13
2008	14,2	0,06	1,68	0,21

Jäännehalkoisjalkaisten syvyyskohtaisissa keskitiheysarvoissa ei nähdä erityisen suuria vuosien välisiä eroja, vaikka tiheys olikin vuonna 2007 lähes kaikissa tutkimussyvyyksissä hieman suurempi kuin vuotta aikaisemmin (Kuva 11). Myös tilastollisesti analysoiden kaikki p-arvot jäivät merkitsevyytason alapuolelle (Kruskal-Wallis). Vuosien välisiä tilastollisesti merkitseviä eroja ei ollut myöskään kokonaiskeskitiheyksissä (Kruskal-Wallis), vaikka vuonna 2007 yksilöitä oli keskimäärin yli 30 % tiheimmässä kuin vuonna 2006 (Taulukko 9).

Jäännehalkoisjalkaisten keskitiheysvaihtelunkin havaittiin olevan syvyyden suhteen eri vuosina erilaista (2-ANOVA, yhdysvaikutuksen  $p=0,008$ ), tosin testin vaatima varianssien yhtäsuuruusoletus ei toteutunut tässäkään tapauksessa. Syy tähän saadaan selville sekä graafisesti (Kuva 11) että korrelaatioanalyysillä: vuonna 2008 tiheys laski hyvin tasaisesti syvyyden myötä ( $r_s=-0,742$ ,  $p<0,001$ ), kun sen sijaan vertailuvuosina tiheysvaihtelua ei voida yhdistää syvyyteen ( $r_s>-0,346$ ,  $p>0,135$ ). Kaikki vuosittaiset aineistot yhdistäen havaittiin tiheyden ja syvyyden välillä kuitenkin merkitsevä negatiivinen korrelaatio ( $r_s=-0,463$ ,  $p<0,001$ ).

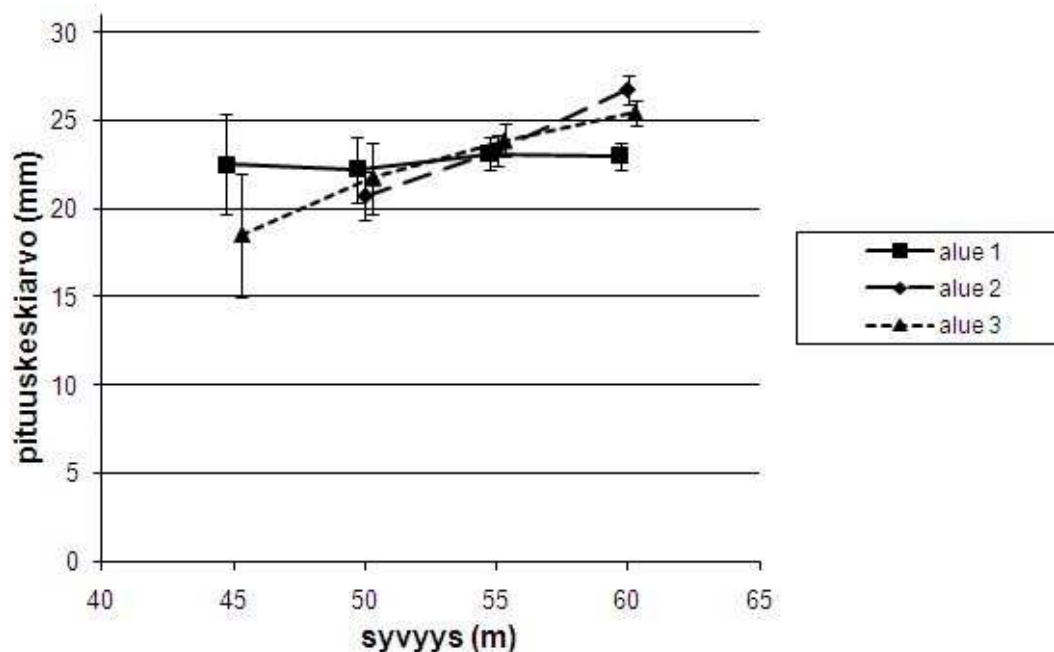


Kuva 11. Paasivedeltä lokakuussa 2006 – 2008 saatujen *Mysis relicta* -yksilöiden tiheyskeskiarvot sekä keskiarvon keskivirheet eri syvyyksissä.

## 4.5. Pituus- & tiheyskeskiarvojen alueiden välinen vaihtelu eri syvyyksissä

### 4.5.1 Jättikatka

Jättikatkojen keskipituuksissa eri alueiden välillä ei ollut juurikaan eroja (Kuva 12). Tilastollisestikin analysoiden löydettiin merkitseviä keskipituuseroja vain 60 m syvyydestä (Kruskal-Wallis,  $p=0,002$ ), missä alueelta 1 saatujen katkojen keskipituus oli muita alueita pienempi (Kuva 12, Taulukko 10).



Kuva 12. Paasivedeltä lokakuussa 2007 saatujen *Gammaracanthus lacustris* -yksilöiden pituuskeskiarvot sekä keskiarvon keskivirheet alueilla 1 – 3 eri syvyyksissä.

Taulukko 10. Mann-Whitney'n testisuureet (U) ja p-arvot (p) Paasivedeltä lokakuussa 2007 saatujen jättikatkojen keskipituuksien alueiden välisissä pareittaisvertailuissa eri syvyyksissä. Merkitsevät p-arvot merkitty tähdellä.

Syvyys	alue 1 – alue 2		alue 1 – alue 3		alue 2 – alue 3	
	U	p	U	p	U	p
45 m	-	-	2	0,554	-	-
50 m	38	0,550	15	0,388	32,5	0,579
55 m	446,5	0,676	360,5	0,768	404	0,423
60 m	447,5	* 0,001	605,5	* 0,004	759	0,493

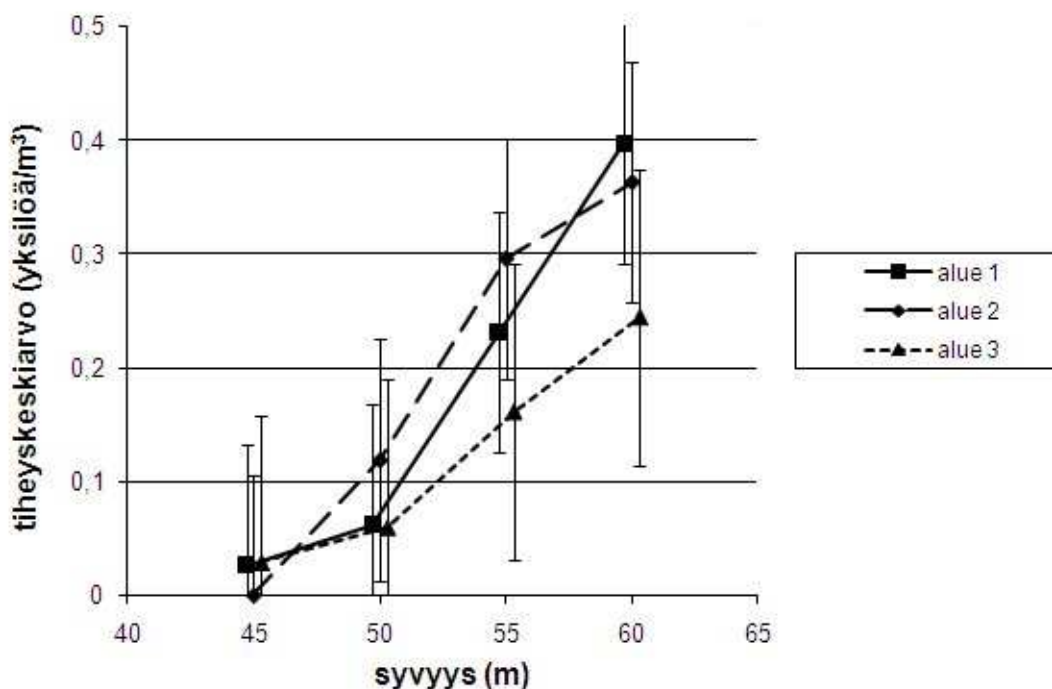
Myös eri alueilta pyydettyjen yksilöiden kokonaiskeskipituuksia tutkittaessa (Kruskal-Wallis & Mann-Whitney) erottui alue 1 vertailualueista ( $\chi^2=7,269$ ,  $p=0,026$ ): sen jättikatkat olivat keskimäärin pienempiä kuin alueen 2 ja 3 yksilöt, joiden välillä ei tilastollisia eroja ollut (Taulukko 11). Syvyyden ja keskipituuden välillä havaittiin jälleen positiiviset korrelaatiot sekä alueilla 2 ( $r_s=0,430$ ,  $p<0,001$ ) ja 3 ( $r_s=0,303$ ,  $p=0,006$ ) että kaikki aluenäytteet yhdistäen ( $r_s=0,237$ ,  $p<0,001$ ). Jättikatkojen pituuskeskiarvon nousun näytteenottoisyvyyden myötä huomaa tässäkin tapauksessa myös graafisesti (Kuva 12).

Taulukko 11. Paasivedeltä 45 – 60 m syvyydeltä lokakuussa 2007 pyydettyjen *Gammaracanthus lacustris* -yksilöiden pituuksien ja tiheyksien keskiarvot sekä keskiarvon keskivirheet (S.E.) eri näytteenottoalueilla.

Alue	Pituus (mm)		Tiheys (kpl/m <sup>3</sup> )	
	Keskiarvo	S.E.	Keskiarvo	S.E.
1	23,0	0,55	0,18	0,07
2	24,4	0,58	0,19	0,06
3	24,5	0,57	0,12	0,04

Jättikatkojen tiheydet eri alueilla olivat samoissa syvyyksissä hyvin lähellä toisiaan (Kuva 13), eivätkä mitkään syvyyksikohtaiset tiheyserot alueiden 1 – 3 välillä olleet tilastollisesti merkitseviä (Kruskal-Wallis).

Päävaikutuksia tutkittaessa ei tilastollisia eroja löydetty myöskään alueiden kokonaistiheyksistä, vaikka alueen 3 keskitiheys oli muita alueita jonkin verran pienempi (Taulukko 11). Korrelaatioanalyysillä sen sijaan havaittiin taas tiheyden selvä positiivinen yhteys syvyyteen. Tämä toteutui sekä kaikilla alueilla erikseen ( $r_s > 0,714$ ,  $p < 0,023$ ) että eri näytteenottoalueet yhdistäen ( $r_s = 0,777$ ,  $p < 0,001$ ).

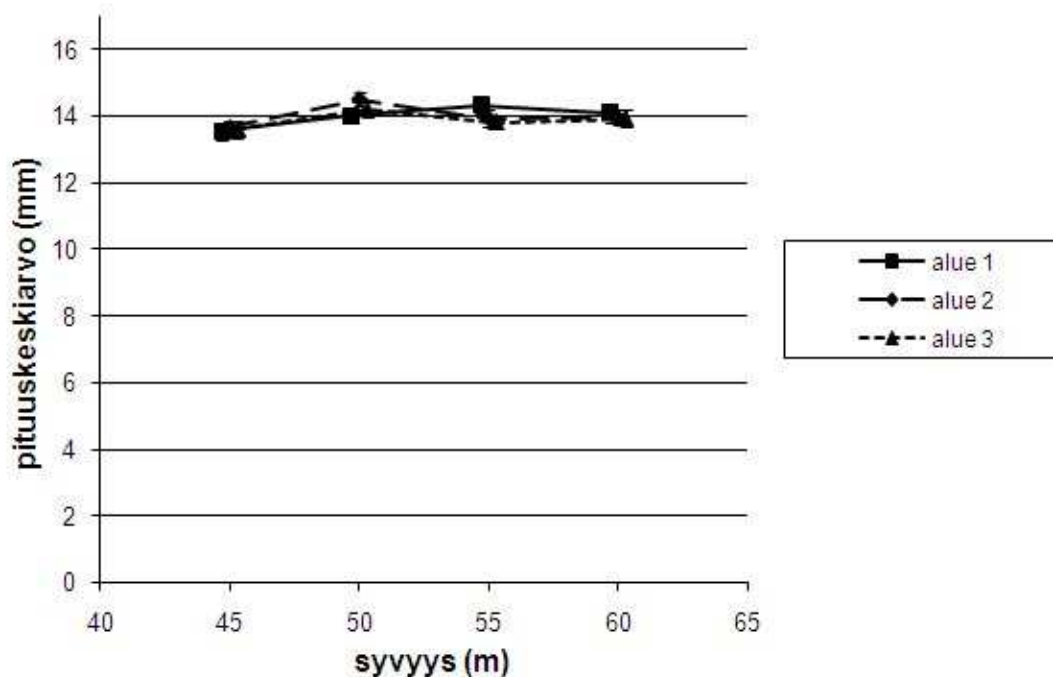


Kuva 13. Paasivedeltä lokakuussa 2007 saatujen *Gammaracanthus lacustris* -yksilöiden tiheyskeskiarvot sekä keskiarvon keskivirheet alueilla 1 – 3 eri syvyyksissä.

#### 4.5.2 Jäännehalkoisjalkainen

Jäännehalkoisjalkaisten keskipituudet eri syvyyksissä ja eri näytteenottoalueilla olivat lähes identtisiä (Kuva 14). Tilastollinenkaan analyysi (Kruskal-Wallis) ei havainnut eroa syvyyksikohtaisissa pituusarvoissa eri alueiden välillä. Tilastollisesti merkitseviä eroja ei ollut myöskään eri alueiden kokonaiskeskipituuksien välillä (Kruskal-

Wallis): suurin poikkeama olikin vain 0,1 mm alueiden 2 ja 3 välillä (Taulukko 12). Edelleen korrelaatioanalyysillä (Spearman) ei löydetty syvyyden ja pituuden väliltä yhteyttä tarkasteltaessa alueita sekä erikseen että kaikki alueiden 1 – 3 näytteet yhdistäen. Tämäkin tulos on helppo havaita myös kuvasta (Kuva 14).

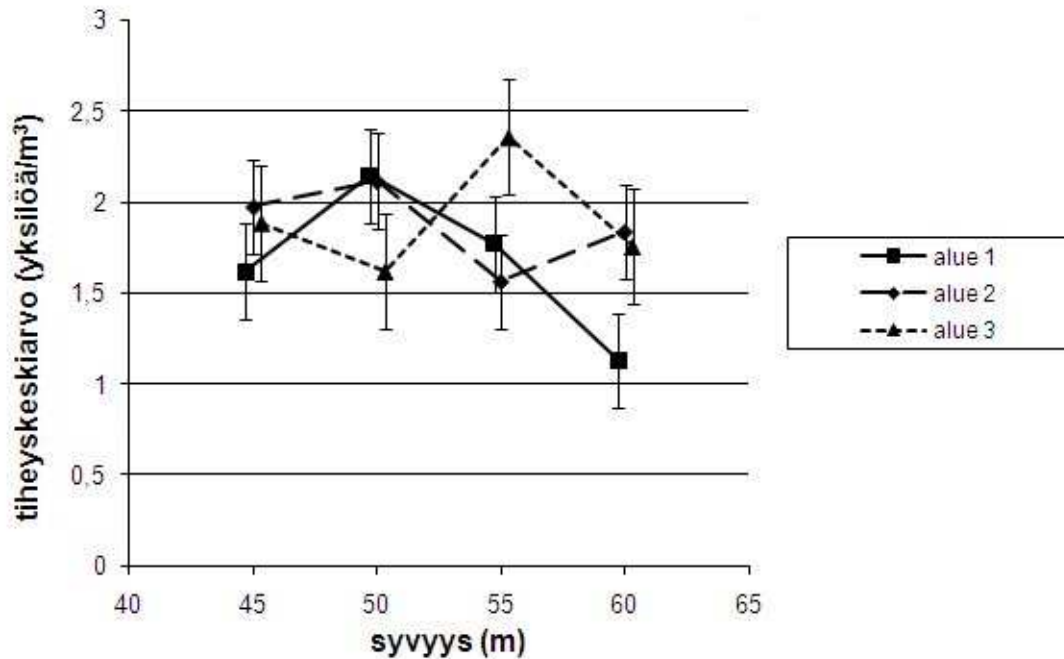


Kuva 14. Paasivedeltä lokakuussa 2007 saatujen *Mysis relicta* -yksilöiden pituuskeskiarvot sekä keskiarvon keskivirheet alueilla 1 – 3 eri syvyyksissä.

Taulukko 12. Paasivedeltä 45 – 60 m syvyydeltä lokakuussa 2007 pyydettyjen *Mysis relicta* -yksilöiden pituuskaskearvot ja tiheyksien keskiarvot sekä keskiarvon keskivirheet (S.E.) eri näytteenottoalueilla.

Alue	Pituus (mm)		Tiheys (kpl/m <sup>3</sup> )	
	Keskiarvo	S.E.	Keskiarvo	S.E.
1	14,0	0,12	1,67	0,17
2	14,0	0,12	1,87	0,10
3	13,9	0,11	1,90	0,16

Jäännehalkoisjalkaisten alueellinen tiheysvaihtelu oli myös varsin olematonta eikä selviä jokaisella syvyydellä toistuvia vuosien välisiä eroja voi havaita millään alueella (Kuva 15). Myöskään Kruskal-Wallis'n testin p-arvot eivät olleet merkitseviä vertailtaessa eri alueiden syvyyskohtaisia keskitiheyksiä keskenään. Tilastollisia eroja ei löytynyt myöskään eri alueiden kokonaiskeskitiheyksien väliltä (Kruskal-Wallis) (Taulukko 12). Syvyyden ja tiheyden välillä ei ollut tässäkin tapauksessa korrelaatiota millään alueella (Kuva 15). Myöskään kaikki alueet yhdistettynä ei syvyydellä havaittu olevan yhteyttä jäännehalkoisjalkaisten tiheyteen.

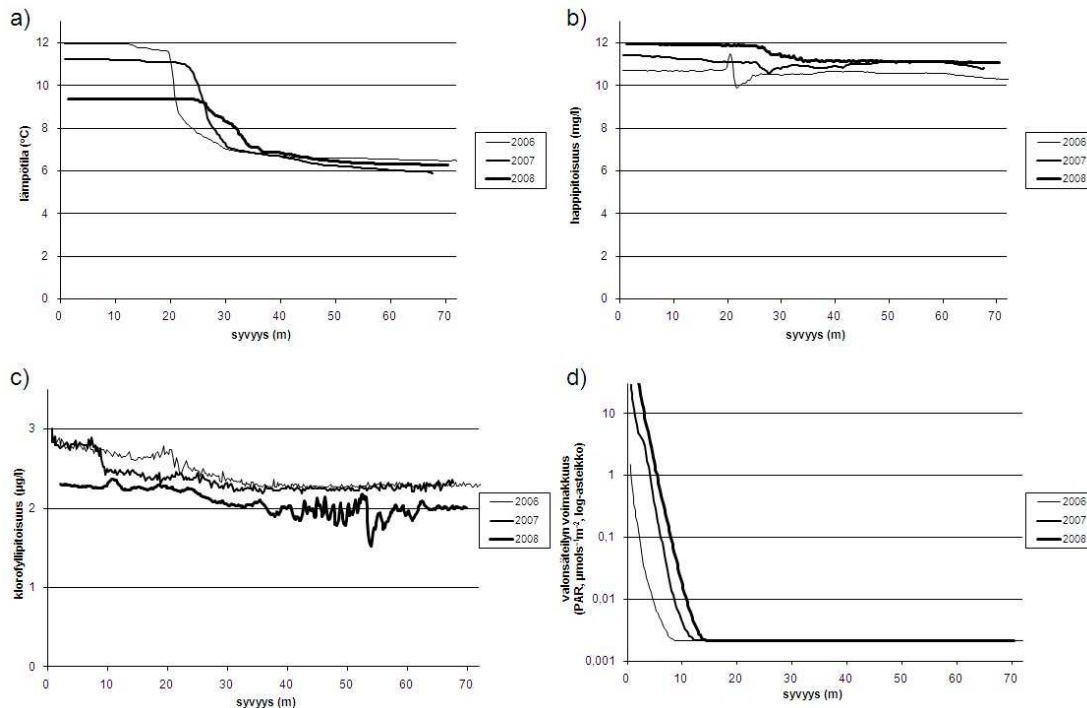


Kuva 15. Paasivedeltä lokakuussa 2007 saatujen *Mysis relicta* -yksilöiden tiheyskeskiarvot sekä keskiarvon keskivirheet alueilla 1 – 3 eri syvyyksissä.

#### 4.6. Ympäristöolosuhteet

Paasiveden vesi oli lämpötila- ja happikuvaajien perusteella selvästi vielä kerrostunutta näytteidenottoaikaan lokakuun alussa (Kuva 16). Harppauskerros sijaitsi jokaisena vuonna 20 – 30 m syvyyksien välisellä vyöhykkeellä. Vuosien välisiä eroja havaittiinkin lähinnä vain pinnan ja harppauskerroksen välisen vyöhykkeen lämpötila- ja happioloissa, millä ei liene tutkituille lajeille merkitystä. Vuonna 2006 epilimnionin lämpötila oli lähes 12 °C, kun kaksi vuotta myöhemmin jäätiin alle 10 asteen. Myös vuoden 2006 happipitoisuus oli muita vuosia vähän pienempi: tällöin mitatut arvot olivat alle 11 mg/l lähes joka syvyydellä kun vuonna 2008 päästiin syvyydestä riippumatta aina yli tämän (Kuva 16). Myös klorofyllipitoisuuden ja näkösyvyyden suhteen havaittiin suurimmat erot vuosien 2006 ja 2008 välillä: pitoisuus oli suurin 2006, jolloin myös valaistu kerros ulottui vain noin 5 m syvyyteen kun muina vuosina valon määrä väheni lähelle nollaa vasta vajaan 10 m syvyydessä. Yleisesti siis tutkimuspaikan ympäristöolosuhteet olivat näillä kriteereillä parhaimmillaan vuonna 2008 ja huonoimmillaan vuonna 2006.





Kuva 16. Paasivedeltä 04.10.2006, 03.10.2007 & 08.10.2008 CTD-luotaimella mitatut ympäristötekijät: a) lämpötila, b) happi- ja c) klorofyllipitoisuus sekä d) valonsäteilyn voimakkuus.

## 5. TULOSTEN TARKASTELU

Jättikatkaa, joka aiemmista tiedoista (Hill ym. 1990, Ilpo Hakala, kirjallinen tiedonanto) poiketen elänee ainakin kolmevuotiaaksi, pidetään yleisesti (mm. Hill ym. 1990, Bagge 1992, Bagge ym. 1996, Ilpo Hakala, kirjallinen tiedonanto) syvällä pohjan läheisyydessä viihtyvänä eläimenä. Nyt Paasivedeltä saadut tulokset tukevat vahvasti tätä näkemystä, sillä niin yksilötiheys kuin -pituuskin kasvoivat syvemmälle mentäessä ja myös korrelaatioanalyysi antaa tälle tukea, samoin sulkuhaavinäytteistä saadut tiheys- ja kokonaisuusilömääräarviot. Epäilemättä yhtenä syynä tähän on jääkauden kylmien murtovesien ajoilta periytynyt sopeuma, minkä seurauksena jättikatka tulee toimeen parhaiten mahdollisimman kylmässä vedessä. Tästä kertonee myös lajin kylmään vuodenaikaan tapahtuva lisääntyminen. Myös CTD-mittauksissa havaittu sähkönjohtavuuden ja sitä kautta suolapitoisuuden kasvu syvyyden myötä saattaa vaikuttaa yksilöiden viihtymiseen syvemmällä, sillä korkeammasta suolapitoisuudesta voi olla jollain tavalla energiaa säästävää hyötyä tälle merellistä alkuperää olevalle lajille. Havaittu ilmiö nuorempien jättikatkojen esiintymisestä matalammalla voisi selittyä niiden erilaisilla ravintomieltymyksillä tai esimerkiksi sillä, että ne ottavat enemmän riskejä ravinnonhankinnan suhteen juveniilien jäänehalkoisjalkaisten tavoin (Hakala 1978, 1979). Pohjan tuntumasta löytyy monesta järvestä esimerkiksi surviaissääsken toukkia, joita jättikatkojen tiedetään syövän (Hill ym. 1990), ja voisi olettaa että nimenomaan isommat yksilöt saalistavat niitä mieluummin kuin uivat eläinplanktonin perässä avovedessä. Myös pienempien yksilöiden mahdollisesti suurempi kasvunopeus suhteessa syötyyn ravintomäärään saattaa vaikuttaa nuorempien jättikatkojen viihtymiseen ylemmissä vesikerroksissa. Toisin sanoen niiden ehkä ”kannattaa” ottaa riski ja mennä syömään suhteellisen helposti tavoitettavissa olevaa eläinplanktonia ylempiin

vesikerrokseen huolimatta suuremmasta riskistä tulla itse syödyksi sekä lievästi korkeammasta lämpötilasta (Kuva 16) ja täten ehkä muutenkin epäsuotuisimmista olosuhteista. Vaikka myös 30 – 45 m syvyydessä esiintyneeseen eläinplanktonia (Gliwicz & Pijanowska 1988, Field & Prepas 1997, Helland ym. 2007), voivat kyseiset syvyyksyvyhykkeet olla juveniileille jättikatkoille myös jonkinlaisia ”välitappeja” siirryttäessä vieläkin ylempiin vesikerrokseen, sillä ne saattavat tehdä valkokatkan (Lindström & Fortelius 1990) ja jäänehalkoisjalkaisen (mm. Hakala 1978, Beeton & Bowers 1982, Næsje ym. 2003) tavoin yöaikaisia vertikaalivaelluksia vieläkin lähemmäksi pintaa, koska siellä on saatavilla enemmän ravintoa ja visuaalisesti saalistavien kalojen aiheuttama predaatiouhka on hämärässä pienempi (Rudstam & Johannsson 2009). Tällöin nuoret jättikatkat kasvavat nopeammin ja pääsevät jatkamaan sukua mahdollisimman pian. Voi myös olla, että vertikaalivaelluksesta koituva nettohyöty on positiivinen vain pienemmille yksilöille, ja tämän takia isommat yksilöt eivät liiku eri vesikerrosten välillä. Viitteitä jättikatkan yöaikaisesta vertikaalivaelluksesta on joka tapauksessa olemassa (Mustonen 2007). Toisaalta myös pohjan tuntumassa elää kaloja, esim. made, jonka tiedetään syövän jättikatkaa (Hill ym. 1990), mutta oletettavasti pohjasedimentin seassa on päiväsaikaan helpompi piileskellä kuin avovedessä. Myös mahdollinen kannibalismi voi ajaa pienempiä yksilöitä matalimpiin vesikerrokseen, sillä jättikatkojen tiedetään syövän esimerkiksi okakatkoja, jotka voi ainakin ihmissilmin sekoittaa varsin helposti pieniin jättikatkoihin. Tämä on kuitenkin silkka oletus, sillä tutkimustietoa aiheesta ei löydy. Sen sijaan lähestyvällä lisääntymisajankohdalla saattoi olla merkittävä vaikutus näiden lokakuussa otettujen näytteiden kokojakaumaeroihin, sillä kookkaimmat yksilöt olivat monesti kantavia naaraita, jotka kokoontuvat loppusyksyllä/alkutalvella suuriksi parviksi syvimmille paikoille pohjan läheisyyteen vapauttamaan alkiopussiansa sisältämät poikaset veteen (Ilpo Hakala, kirjallinen tiedonanto). Näin ollen niiden kannattaa suojella näytteenottoaikaan lokakuussa jo pitkälle kehittyneitä sukutuotteitaan riskien minimoimiseksi ja piileskellä visuaalisesti saalistavilta kaloilta lähellä pohjaa, vaikka siellä olisikin saatavilla vähemmän ravintoa kuin muualla. Tätä puoltaa myös esimerkiksi tieto *Eyrytemora*-hankajalkaisen lisääntymisstrategiasta: sen on havaittu elävän syvemmissä ja kylmemmissä vedessä huolimatta siitä, että siellä sen lisääntymispotentiaali on heikompi kuin matalammassa ja lämpimimmässä vesikerroksissa (Vuorinen 1987). Syynä tähän oletetaan olevan juuri predaation vältteleminen. Jättikatkanaaraiden pohjan läheisyydessä vapauttamattomat poikaset pääsevät myös välittömästi piiloon pedoilta (mahdollisesti siis myös muilta jättikatkoilta) kaivautumalla pohjasedimentin sekaan, missä niiden oletetaan viettävän ensimmäiset elinviikkonsa tai jopa -kuukautensa (Ilpo Hakala, kirjallinen tiedonanto). Tähän saattaa liittyä jopa jonkinlainen reviirikilpailu: ehkä kantavat naarat ajavat nuoremmat ja pienemmät yksilöt sekä koiraat muualle saadakseen lisääntyä rauhassa ja saattaakseen vasta vapautuneet poikaset turvaan. Toisaalta poikasten suojelusta ei ole tieteellistä näyttöä eikä tiedetä, elävätkö sukukypsät naarat muita syvemmillä myös silloin, kun ne eivät ole kantavia. Eri-ikäisten jättikatkojen erilaisiin elinsyvyksiin voi olla osasyynä myös yksinkertainen reviirikilpailu, joka ei liity lisääntymiseen. Monilla lajeilla vanhemmat ja suuremmat yksilöt valitsevat ensin mieluisensa habitaatin ja nuoret joutuvat tyytymään jäljelle jääviin elinalueisiin.

Paasiveden tutkitut jättikatkanaarat olivat keskimäärin noin 3 % (0,7 mm) koiraita pidempiä. Naaraita ja koiraita oli koko aineistossa suunnilleen yhtä paljon. Niin ikään kantavien naaraiden osuus kaikista naaraista oli lähes 50 % ja täten koko populaatiosta noin 25 %. Sen sijaan kantavien naaraiden osuuksissa oli selvä ero eri ikäryhmien välillä: oletetun ensimmäisen ikäryhmän (alle 25 mm) naaraista vain alle 2 % kantoi alkiopussia, kun yli 25 mm pituisista yksilöistä lähes kaikki olivat kantavia. Selvästi siis Paasiveden jättikatkanaarat parittelevat vasta yli vuoden ikäisinä ja vapauttavat ensimmäiset

poikasensa kahden vuoden kuluttua omasta kuoriutumisestaan, kuten Ruotsissakin (Hill ym. 1990). Tosin samassa tutkimuksessa havaittiin jättikatkan elävän nyt saatujen arvioiden vastaisesti vain kaksivuotiaaksi, mutta tutkimusjärvi (Häckren) oli hyvin erilainen Paasiveteen nähden: kyseinen allas oli tekojärvi ja pinta-alaltaan alle puolet Paasiveden pinta-alasta. Lisäksi tutkittu jättikatkapopulaatio ei elänyt järvestä luontaisesti vaan niitä oli istutettu sinne 1970-luvulla. On kuitenkin vaikea sanoa, onko näillä tekijöillä vaikutusta jättikatkan elinikään tai esimerkiksi erilaisen elinkierron muodostumiseen. Naaraan hedelmällisyys kasvaa hedelmällisyyksiään saavuttaneen yksilön koon ja täten ehkä myös iän mukaan, sillä pituudella ja alkioiden lukumäärällä oli selvä positiivinen yhteys (Kuva 5). Tämä on ymmärrettävää sillä näin tapahtuu monilla muillakin eliöillä, kuten juuri jäänehalkoisjalkaisella (Hakala 1979). Toisaalta alkioiden laadusta suhteessa määrään ei tiedetä ja poikasten selviytymisprosentista niiden omaan lisääntymisikään asti voidaan esittää vain arvioita. Paasiveden tulosten perusteella kuitenkin lähes jokainen sukukypsyyksiään saavuttanut naaras jatkaa sukua elämänsä aikana vähintään kerran, osa todennäköisesti ainakin kahdesti, koska alkiopussittomia täysikasvuisia naaraita ei näytteissä ollut juuri lainkaan ja lienee epätodennäköistä että näytteistä löytyneet jopa 40 mm pituiset yksilöt olisivat olleet vasta ensimmäistä kertaa lisääntyviä kaksivuotiaita.

Biologiassa lajit luokitellaan usein r- ja K-strategisteiksi niiden ekologian ja erityisesti lisääntymisstrategian perusteella (Pianka 1970, Stearns 1976, Parry 1981): r-strategistit ovat epästabileihin ja huonosti ennustettaviin olosuhteisiin erikoistuneita lajeja, jotka panostavat suureen jälkeläisten määrään sekä mahdollisimman tiheään ja nuorena tapahtuvaan lisääntymiseen. Ne eivät huolehdi poikasistaan lainkaan niiden syntymän tai kuoriutumisen jälkeen, vaan luottavat siihen, että suuresta jälkeläismäärästä ja juveniilien suuresta kuolevuusprosentista huolimatta poikasista selviää lajin säilymisen kannalta tarpeeksi suuri osa elossa aikuisikään asti jatkamaan jälleen sukua. Sen sijaan vakaisissa oloissa elävät ja kilpailukykyensä suhteessa muihin lajeihin luottavat K-strategistit, joita esimerkiksi monet nisäkkäät ovat, lisääntyvät harvemmin ja saavat vähemmän poikasista. K-lajit kuitenkin hoitavat jälkeläisiään jopa vuosien ajan yrittäen näin varmistaa suvun jatkumisen. Nyt saatujen tulosten perusteella voidaan jättikatkaa pitää jonkinlaisena r- ja K-strategistin välimuotona: jälkeläisiä yhdellä yksilöllä on yleisesti varsin paljon, mutta toisaalta moninkertaisesti vähemmän kuin esimerkiksi useimmilla kaloilla mätimunina. Kuten todettua, kantavien naaraiden viihtyminen syvemmällä ja niiden kokoontuminen syvänteisiin lisääntymään (Ilpo Hakala, kirjallinen tiedonanto) saattaa liittyä jälkeläisten suojelemaan, mikä siis kertoisi samalla K-strategismista. Toisaalta, vaikka naaraat vapauttavatkin alkiot veteen pohjan lähellä saattaakseen nämä heti pedoilta turvaan pohjasedimentin sekaan, joutuvat poikaset kuitenkin r-strategistien tapaan selviytymään yksin ilman emon apua todennäköisesti heti tämän veteen vapautumisen jälkeen, sillä emo ei todennäköisesti puolusta tai esimerkiksi ruoki niitä lainkaan. Sen sijaan naaraiden liki vuoden kestävä kantoaika, lajin vasta kaksivuotiaana tapahtuva lisääntyminen sekä jopa nelivuotinen elinkierto viittaisivat puolestaan enemmän K- kuin r-strategismiin. Clarcken (1979) mukaan kylmissä vesissä elävät kuoriäyriäiset ovatkin pääsääntöisesti K-strategisteja.

Myös 1- tai 2-vuotisen elinkierron Paasivedellä kokevien jäänehalkoisjalkaisten suurempien yksilöiden todettiin elävän syvemmällä. Hakalakin (1978) havaitsi saman ja lisäksi juveniilien tekevän pidempiä vuorokautisia vertikaalivaelluksia kuin vanhemmat yksilöt. Hänen mukaansa kyse on nimenomaan riskinotosta sekä tasapainoilusta ravinnonhankinnan ja kasvavan predaattoriskin välillä. Myös Lampertin (1989) mukaan tätä riskinottoa tapahtuu erityisesti oligotrofisissa vesissä (jollainen Paasivesikin on) syvien vesikerrosten heikon ravintotilanteen takia. Oligotrofisissa vesissä varmasti myös reheviä

järviä kirkkaampi vesi pakottaa äyriäiset pidempiin vaelluksiin ja syvempiin vesikerrokseen päiväsaikaan, sillä valoa on tarjolla enemmän näköaistinsa turvin saalistaville kaloilla. Tätä tukee myös Hakalan (1978) havainto, että jäänehalkoisjalkaisten levittäytyminen eri vesikerrokseen pohjalla vietetyn talven jälkeen tapahtuu samaan tahtiin näkösyvyyden vähentymisen kanssa. Yksi syy nuorempien jäänehalkoisjalkaisten esiintymiseen matalammalla on varmasti myös se, että pedot eivät välttämättä huomaa niin helposti lähes läpinäkyviä pienimpiä yksilöitä kuin suuria yksilöitä, jolloin ne voivat liikkua riskittömimmin niitä saalistavien kalojen kanssa samoissa vesikerroksissa. Äyriäisiä syöville kaloilla voi olla myös joku tietty kynnyksen taso, jota pienimpiä jäänehalkoisjalkaisia ne eivät koe hyödylliseksi saalistaa. Sama voi päteä jättikatkojakin ravintonaan käyttäviin kaloihin. Joka tapauksessa kalojen läsnäololla tiedetään olevan merkittävä vaikutus ainakin jäänehalkoisjalkaisten vertikaalijakaumaan ja -vaelluksiin (mm. Hakala 1978, Hays 2003, Næsje ym. 2003, Lehtiniemi & Lindén 2006). Myös kannibalismien pelko voi pakottaa pienet jäänehalkoisjalkaiset pois syvyyksistä suurempien yksilöiden keskuudesta (Ranta & Hakala 1978).

Juveniilien jäänehalkoisjalkaisten esiintyminen matalimmissa vesikerroksissa selittää samalla pitkälti havaitun kokonaistiheyden suuruuden ylimmissä tutkituissa vesikerroksissa (30 – 35 m), sillä juveniileja yksilöitä oli aineistossa yli kolminkertainen määrä 2-vuotiaiden jäänehalkoisjalkaisten lukumäärään verrattuna (Kuva 7).

Vuosien välisiä eroja äyriäisten koko- ja tiheysjakaumissa havaittiin jonkun verran, mutta ainakin näytteidenottopäivinä havaituista ympäristöolosuhteista on vaikea löytää selitystä kyseiseen ilmiöön. Esimerkiksi vuonna 2006 havaitut pienemmät happipitoisuudet sekä korkeammat lämpötilat vertailuvuosien kanssa samoissa syvyyksissä eivät heijastu millään tavalla tiheys- ja pituusarvoihin, sillä sekä jättikatkan keskitiheydet ja -pituudet että jäänehalkoisjalkaisten keskipituudet osalta vertailuvuosista kaikkein korkeimmat juuri kyseisenä vuonna (Kuvat 8, 9 & 10). Myöskään vuosi 2007, jolloin molempien lajien keskipituus sekä jättikatkojen keskitiheys oli pienempi kuin vertailuvuosina, ei erotu olosuhteidensa puolesta muista vuosista juuri lainkaan (Kuva 16). Toisaalta erityisesti tutkimussyvyyksissä (30 – 60 m) erot olosuhteissa eri vuosien välillä olivat hyvin pieniä. Esimerkiksi Hill'n ym. (1990) havaintoa, jonka mukaan jättikatka hakeutuu alle 8 °C veteen, ei voida kumota eikä sille antaa lisätukea, sillä yli 35 m syvyydessä vesi oli joka vuosi alle 8-asteista. Jäänehalkoisjalkainen suosii ennakkotietojen mukaan maksimissaan 7 - 8 °C vettä (mm. Hakala 1978, Gal ym. 2004, Boscarino ym. 2007), mutta toisaalta vuosien välisissä vertailuissa jäänehalkoisjalkaisten tiheys oli suurimmillaan 30 m syvyydessä juuri vuonna 2008 (Kuva 11), jolloin veden lämpötilakin oli vertailuvuosista ja -syvyyksistä ainoana yli 8 °C (Kuva 16). Täten ainakin näin pienten lämpötilaerojen merkitys lajille on kyseenalainen. Tätä pinnemmässä lämpötila nousi kuitenkin joka vuosi hyvin nopeasti useamman asteen verran (Kuva 16), joten vaikka 30 m matalampia syvyyksyvyöhykkeitä ei tutkimuksessa tarkasteltukaan, voi jäänehalkoisjalkaisten koko vesipatsaan tiheysmaksimin olettaa olevan ainakin valoisaan aikaan juuri näillä 30 – 35 m syvyyksyvyöhykkeillä, sillä lämpötila nousi hyvin nopeasti kyseiseltä syvyydeltä pintaa kohti mentäessä. Tätä oletusta tukevat myös aiemmat Saimaan vesistöalueen jäänehalkoisjalkaisille tekemät tutkimukseni (Luukkanen & Salonen 2008).

Paasiveden jäänehalkoisjalkaisilla havaittiin selviä vuosien välisiä eroja erityisesti keskipituudessa: vuoden 2006 yksilöt olivat jokaisella tutkitulla syvyydellä suurempia kuin seuraavana vuonna (Kuva 10). Keskitiheysarvot olivat puolestaan vuosien välillä juuri päinvastaiset, sillä tiheys oli vertailuvuosista suurimmillaan vuonna 2007 ja pienimmillään vuotta aiemmin (Kuva 11). Pääsyy eroihin lienee lajin elinkierrossa (Hakala 1978, 1979, Næsje ym. 2003, Scharf & Koschel 2004): oletettavasti vuonna 2006 suuri osa yksilöistä

oli 2-vuotiaiksi eläneitä yksilöitä, jotka lisääntyivät aikaisin keväällä 2007 ja isoiksi kasvaneina saivat paljon poikasia (Hakala 1979), minkä jälkeen ne kuolevat pois. Tällöin syksyllä 2007 populaatiossa oli runsaasti ensimmäistä vuottaan eläviä yksilöitä, joilla oli ollut kasvuaikaa vähemmän kuin vanhemmillaan eli vain yksi kesä. Osa näistä yksilöistä pystyi kasvamaan sen aikana tarpeeksi suureksi lisääntyäkseen itse jo seuraavana kesänä vain 1-vuotisen elinkierron kokeneena. Pienemmät yksilöt taas lisääntyivät vasta seuraavana vuonna. Näin ollen vuoden 2008 näytteissä olisi ollut sekä 1- että 2-vuotiaita yksilöitä. Lajin elinkiertotarkastelua ei voida kuitenkaan jatkaa tässä lähinnä vertikaalijakaumiin keskittyvässä tutkimuksessa tämän pidemmälle, mutta aiheeseen ja aineistoon on syytä palata tarkemmin myöhemmin. Selitys havaittuihin vuosien välisiin pituus- ja tiheyseroihin voi tuki olla yksinkertaisempikin, esimerkiksi edellisen kesän erilaisissa ympäristö- ja ravinto-olosuhteet, jota ei yksittäisen näytteenottopäivän CTD-datasta pysty päättämään. Esimerkiksi Hakala (1978) havaitsi Lammin Pääjärven jäänehalkoisjalkaisten olleen vuonna 1976 olleen tavallista pienempiä ja arveli tämän syyksi kylmän loppukesän ja sitä seuranneen heikomman ravintotilanteen. Vuonna 2006 havaittu korkeampi lämpötila voisi kertoa juuri edellisenä kesänä vallinneista paremmista ravinto-olosuhteista: lämmin kesä lisää kasvi- ja sitä kautta myös eläinplanktonin kasvua, jolloin siis äyriäisillä olisi ollut enemmän ravintoa. Tämä siis selittäisi havaitut vertailuvuosia suuremmat pituus- ja tiheysarvot (Kuvat 8, 9 & 10). Eroihin voi vaikuttaa myös näytteenottopäivän kalatiheys alueella, sillä kuten todettua, kalojen läsnäolon tiedetään vaikuttavan jäänehalkoisjalkaisen vertikaalikäyttäytymiseen. Paitsi petokalojen, myös ravintokilpailua jäänehalkoisjalkaisten kanssa käyvien kalojen edellisten vuosien poikastuotannolla voi olla merkitystä.

Jättikatkan osalta vuosien välisten vertailujen ehkä tärkein havainto oli vuoden 2007 selvästi muita vuosia pienempi keskipituus (Kuva 8, Taulukko 6). Myös lajin keskittiheys oli tuolloin pienempi kuin vertailuvuosina (Kuva 9, Taulukko 6). Erityistä syytä tähän on nykyisillä tiedoilla vaikea löytää, mutta oletan havaintojen liittyvän jäänehalkoisjalkaisten vuosien välisten pituus- ja tiheyserojen tapaan ennen kaikkea lajin populaatiodynamiikkaan, etenkin kun eri alueiden väliltä ei pituus- tai tiheyseroja löytynyt juuri lainkaan. Luultavasti siis vuonna 2007 populaatio sisälsi paljon ensimmäistä tai toista vuottaan eläneitä yksilöitä, ja/tai suurehko ikäluokka 3-4-vuotiaita jättikatkoja oli kuollut kesän aikana pois.

Alueiden välisiä pituus- tai tiheyseroja ei siis juurikaan löydetty, vaan äyriäiset esiintyivät Paasiveden ainoassa yli 60 m syvänteessä varsin homogeenisesti. Näin ollen ainakin tämän pienehkön aineiston perusteella Paasiveden alueen jättikatkan ja jäänehalkoisjalkaisen kantojen seuraamiseen näyttäisi riittävän tulevaisuudessa näytteenotto yhdeltä alueelta. Alueellisia eroja on kuitenkin syytä tutkia tulevaisuudessa myös sellaisilla järvillä, missä syvänealue ei ole niin yhtenäinen kuin Paasivedellä ja missä näytteenoton vertailualueet voidaan valita kauemmaksi toisistaan.

Okakatkaa pidetään reliktitkatkoista yleisimpänä, mutta tässä tutkimuksessa sitä saatiin saaliiksi niin vähän, että tarkempia analysointeja lajin elintavoista Paasivedellä ei voitu tehdä. Pääsyyinä okakatkojen harvalukuisuuteen lienee näytteenottoajankohta: se parittelee juuri näytteidenottoaikaan eli loppusyksystä matalassa vedessä lähellä rantaa (Hill ym. 1990, Haapala 2006), jolloin sitä ei juuri tavata avovedessä etenkään tutkituissa 30 – 60 m syvyyksissä. Valkokatka on puolestaan sisävesillä harvinaisempi, ja sen tiedetään elävän etenkin päiväsaikaan lähinnä pohjamudan seassa (Lindström & Fortelius 1990, Bagge 1992) ja sitä saatiinkin mm. Baggen (1996) laitteistovertailututkimuksessa parhaiten saaliiksi Ekman-pohjanoutimella. Tämän johdosta onkin selvää, että valkokatkoja saatiin vain satunnaisesti tässä tutkimuksessa käytetyllä, avovedessä

horisontaalisesti vedettävällä laitteistolla, jota ei voi sen rikkoutumisen pelossa viedä kovin lähelle pohjaa. Kuten okakatkakin, valkokatka oli näytteissämme niin harvinainen, että keskiarvotietoja tarkempia tutkimuksia lajin pituus- tai tiheysjakaumista ei ollut järkevää tehdä.

Tutkimuksen mahdollisia virhelähteitä pohdittaessa nousee päällimmäisenä esiin näytteenottokertojen vähäinen lukumäärä (3 kpl) eri syvyyksissä vuosittain. Tämä voi aiheuttaa harhaisuutta saatuihin tiheysarvoihin, etenkin kun ainakin jäänehalkoisjalkaisten tiedetään vaeltavan jopa mattomaisena parvena eri vesikerrosten välillä. Näin ollen esimerkiksi yksikin isoon parveen osunut näytteenottoveto voi aiheuttaa sen, että saadut kokonaistiheys- ja lukumääräarviot ovat liian suuret koko Paasiveden kyseiselle syvyyksivälikkeelle suhteutettuna. Tosin poikkeuksellisen suuria tiheyskeskittymiä ei tutkimusnäytteissä ollut.

Vaikka kerätty materiaali tutkittiin usean, arviolta noin 10 eri henkilön voimin Joensuun ja Jyväskylän yliopistoissa, en usko tämän aiheuttaneen merkittäviä eroja saatuihin keskipituusarvoihin. Pituusmittauksen suorittaminen oli varsin mekaanista, sillä mittaamisen aloitus- ja lopetuskohdan löytäminen oli normaalikokoisista yksilöistä helppoa. Ainoastaan hyvin pienten (alle 10 mm) jäänehalkoisjalkaisten läpikuultavaa häntää saattoi olla vaikea havainnoida. Ennen varsinaisten mittausten aloittamista suoritimme lisäksi toistettavuusanalyysin siten, että eräät mittauksiin osallistuneet henkilöt tekivät mittauksia ensin samoille ”testiyksilöille”, minkä jälkeen kyseisiä tuloksia verrattiin keskenään tilastollisesti. Analyysin mukaan tulokset olivat erittäin luotettavia. Myös jättikatkojen sukupuolten määrittäminen oli helpohkoa, ja sitä tehtiin pienemmän tutkimusyhteisön kesken ainoastaan Jyväskylässä. Naaraiden kantama alkiopussi sekä pussin sisältämät alkioit oli myös todella helppo havaita.

Koska aiheesta jäi runsaasti avoimia kysymyksiä tämänkin tutkimuksen jälkeen, on reliktiäyriäisten ekologiaa syytä selvittää ja tutkia tarkemmin tulevaisuudessa. Erityisesti lajien populaatiodynamiikkaa tulisi tutkia tarkemmin, sillä uskon sitä kautta löytyvän syytä selittämään pitkälti tässäkin tutkimuksessa havaitut erot lajien keskipituuksissa ja -tiheyksissä eri vuosien välillä. Jatkossa on myös syytä selvittää, onko näin pienillä happi- ja lämpötilaeroilla merkitystä erityisesti jättikatkan elinalueen ja -syvyyden valintaan vai vaikuttavatko yksilöiden esiintymissyvyyteen Paasiveden kaltaisissa vesissä kokonaan muut asiat, kuten piileskely niitä saalistavilta kaloilta. Uskoisin tällaisen tutkimuksen olevan suhteellisen helposti toteutettavissa laboratorio-oloissa, sillä tutkimuksen yhteydessä havaittiin jättikatkan elävän vedellä täytetyssä astiassa jopa vuorokauden ilman vedenvaihtoa. Myös makroäyriäislajeja ravintonaan käyttävien kalojen tiheyksien korrelaatiota tutkimuslajien tiheyksiin sekä kalojen saalistuspainetta äyriäisten eri kokoluokkiin olisi tärkeää jatkossa selvittää. Kalatiheyksiä tutkimuslajien elinympäristöissä, samoin kuin muitakin ympäristöolosuhteita kuten lämpötilaa ja happipitoisuutta tulisi tarkkailla pidemmän jakson osalta, esimerkiksi useamman vuoden ajan päivittäin, jotta niiden tarkka merkitys tutkituille lajeille selviäisi. Myös jättikatkan fekunditeettia, lisääntymistä ja poikasten ensimmäisiä elinviikkoja sekä niiden selviytymisprosenttia aikuisikänsä asti on syytä tutkia tulevaisuudessa tarkemmin, sillä tutkimustietoa aiheesta on olemassa hyvin vähän. Näin saataisiin lisätietoa lajin tulevaisuuden näkymistä ja selviämismahdollisuuksista esimerkiksi ilmastonmuutoksen kautta hiljalleen muuttuvissa vesistöissämme. Myös ainakin valkokatkalla (Lindström & Fortelius 1990) ja jäänehalkoisjalkaisilla (mm. Hakala 1978, Beeton & Bowers 1982, Næsje ym. 2003) havaitun vuorokaudenaikaisen vertikaalivaelluksen mahdollisesta olemassaolosta ja sen merkityksestä jättikatalle on syytä hankkia lisätietoa sekä laboratorio-oloissa tutkimalla että ottamalla vertikaalinäytteitä järveltä myös yöaikaan.

Myös jäänehalkoisjalkaisen ja jättikatkan välinen suhde on mielenkiintoinen tutkimuskohde tulevaisuudessa. Näytteenoton yhteydessä havaittiin jättikatkojen syövä jäänehalkoisjalkaisia, mutta kirjallisuudesta ei aiheesta löydy edes hajamainintoja. Onkin vaikea arvioida, onko jäänehalkoisjalkainen jättikatkalle merkityksellinen ravintokohde myös luonnossa, sillä jäänehalkoisjalkainen liikkuu varsin nopeasti eikä sitä näin ollen ole avovedessä varmasti yhtä helppo saada kiinni kuin pienessä näytepurkissa. Toisaalta jättikatkan ja jäänehalkoisjalkaisten tiheyksien välinen negatiivinen korrelaatio viittaisi siihen, että jäänehalkoisjalkainen väistää jättikatkaa. Toki kyseinen tulos voi johtua myös yksinkertaisesti erilaisista elinympäristömieltymyksistä.

## KIITOKSET

Työni valmistumiseen oli myötävaikuttamassa suuri joukko opiskelijoita ja henkilökuntaa sekä Jyväskylän että Joensuun yliopistoista. Suuret kiitokset kuuluvat ensinnäkin työn ohjaajille, professori Jouni Taskiselle & lehtori Timo Marjomäelle. Erityiskiitokset myös FM Kaisa Figueiredolle (Itä-Suomen yliopisto) avunannosta kirjallisuuden ja näytteiden hankkimisesta & tutkimisesta sekä monista käytännön vinkeistä graduprojektin etenemisen aikana. Haluan kiittää myös muita Joensuun yliopistossa näytteitä tutkineita henkilöitä. Näytteidenotosta ja niiden tutkimisessa avustivat myös Tuomo Sjöberg (opiskelija, Jyväskylän yliopisto), Otso Valta (opiskelija, Jyväskylän yliopisto), FM Jouni Voipio sekä Felix Luukkanen (opiskelija, Jyväskylän yliopisto). Kiitos kaikille edellä mainituille henkilöille mielenkiinnostanne tutkimustani kohtaan sekä siitä, että projekti eteni suunnitellusti. Kirjallisuuden hankkimisesta kiitokset myös lehtori Jukka Särkälle (Jyväskylän yliopisto) sekä dosentti Ilpo Hakalalle (Helsingin yliopisto).

Graduprojektia rahoittivat Suomen Biologian Seura Vanamo sekä Olvi-säätiö. Suuret kiitokset tuesta näille tahoille. Kiitän myös tutkimusala Muikun henkilökuntaa suunnitelmien mukaan menneistä näytteenotoista sekä myöhemmistä avunannoista työn kirjoittamisen suhteen.

## KIRJALLISUUS

- Audzijonyte A. & Väinölä R. 2005. Diversity and distributions of circumpolar fresh- and brackish-water *Mysis* (Crustacea: Mysida): descriptions of *M. relicta* Lovén, 1862, *M. salemaai* n. sp., *M. segerstralei* n. sp. and *M. diluviana* n. sp., based on molecular and morphological characters. *Hydrobiol.* 544: 89-141.
- Bagge P. 1992. Saimaan makroäyriäiset (Crustacea: Branchiura ja Peracarida). *Joensuun yliopisto, Karjalan tutkimuslaitoksen julkaisuja* 103: 117-128.
- Bagge P. & Hakkari L. 1982. The food and parasites of fish in some deep basins of northern L. Päijänne. *Hydrobiol.* 86: 61-65.
- Bagge P., Liimatainen H-M. & Liljaniemi P. 1996. Comparison of sampling methods for semipelagic animals in two deep basins of Lake Saimaa. *Hydrobiol.* 322: 293-300.
- Beeton A.W. & Bowers J.A. 1982. Vertical Migration of *Mysis relicta* Lovén. *Hydrobiol.* 93: 53-61.
- Boscarino B.T., Rudstam L.G., Mata S., Gal G., Johannsson O.E. & Mills E.L. 2007. The effects of temperature and predator-prey interactions on the migration behavior and vertical distribution of *Mysis relicta*. *Limnol. Oceanogr.* 52: 1599-1613.
- Clarke A. 1979. On living in cold water: K-strategies in Antarctic benthos. *Mar. Biol.* 55: 111-119.
- Donner K.O., Lindström A. & Lindström M. 1987. Seasonal variation in the vertical migration of *Pontoporeia affinis* (Crustacea, Amphipoda). *Ann. Zool. Fennici* 24: 305-313.
- Field K.M. & Prepas E.E. 1997. Increased abundance and depth distribution of pelagic crustacean zooplankton during hypolimnetic oxygenation in a deep, eutrophic Alberta lake. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 54: 2146-2156.

- Gal G., Rudstam L.G. & Johannsson O.E. 2004. Predicting *Mysis relicta* vertical distribution in Lake Ontario. *Arch. Hydrobiol.* 159: 1-23.
- Gledhill T., Sutcliffe D.W. & Williams W.D. 1993. British Freshwater Crustacea Malacostraca: A Key with Ecological Notes. *FBA Scient. Publ.* 52: 22-57.
- Gliwicz M.Z. & Pijanowska J. 1988. Effect of predation and resource depth distribution on vertical migration of zooplankton. *Bull. Mar. Sci.* 43: 695-709.
- Haapala A. 2006. Observations on relict crustacean fauna in the water district of Lake Myhijärvi, North Savo, Finland. *Memoranda Soc. Fauna Flora Fennica* 82: 24-29.
- Hakala I. 1978. Distribution, population dynamics and production of *Mysis relicta* (Lovén) in southern Finland. *Ann. Zool. Fennici* 15: 245-258.
- Hakala I. 1979. Ecology and energetics of a *Mysis relicta* population in Lake Pääjärvi, southern Finland. *Lammi Notes* 3: 1-7.
- Hammar J., Bergstrand E. & Enderlein O. 1996. Why do juvenile fourhorn sculpin, *Triglopsis quadricornis*, appear in the pelagic habitat at night? *Env. Biol. Fish.* 46: 185-195.
- Hays G.C. 2003. A review of the adaptive significance and ecosystem consequences of zooplankton diel vertical migrations. *Hydrobiol.* 503: 163-170.
- Helland I.P., Freyhof J., Kasprzak P. & Mehner T. 2007. Temperature sensitivity of vertical distributions of zooplankton and planktivorous fish in a stratified lake. *Oecol.* 151: 322-330.
- Hill C. 1988. Life history and spatial distribution of the amphipod *Pallasea quadrispinosa* in a lake in northern Sweden. *Holarct. Ecol.* 11: 298-304.
- Hill C. 1992. Interactions between year classes in the benthic amphipod *Monoporeia affinis*: effects on juvenile survival and growth. *Oecol.* 91: 157-162.
- Hill C., Fürst M. & Hammar J. 1990. Introduction of the amphipods *Pallasea quadrispinosa* and *Gammaracanthus lacustris* into lakes in northern Sweden. *Ann. Zool. Fennici* 27: 241-244.
- Horpila J., Liljendahl-Nurminen A., Malinen T., Salonen M., Tuomaala A., Uusitalo M. & Vinni M. 2003. *Mysis relicta* in a eutrophic lake: Consequences of obligatory habitat shifts. *Limnol. Oceanogr.* 48: 1214-1222.
- Hydro-Bios Apparatebau GmbH 2006. *Hydro-Bios Apparatebau GmbH*. <http://www.hydrobios.de/englisch/download.html> Luettu 14.04.2010.
- Johnson R.K. 1987. The life history, production and food habits of *Pontoporeia affinis* Lindström (Crustacea: Amphipoda) in mesotrophic Lake Erken. *Hydrobiol.* 144: 277-283.
- Johnson R.K. & Wiederholm T. 1989. Long-term growth oscillations of *Pontoporeia affinis* Lindström (Crustacea: Amphipoda) in Lake Mälaren. *Hydrobiol.* 175: 183-194.
- Johnson R.K. & Wiederholm T. 1992. Pelagic-benthic coupling – The importance of diatom interannual variability for population oscillations of *Monoporeia affinis*. *Limnol. Oceanogr.* 37: 1596-1607.
- Jurvelius J., Knudsen F.R., Balk H., Marjomäki T.J., Peltonen H., Taskinen J., Tuomaala A. & Viljanen M. 2007. Echo-sounding can discriminate between fish and macroinvertebrates in fresh water. *Freshwat. Biol.* 53: 912-923.
- Kjellberg G., Hessen D.O. & Nilssen J.P. 1991. Life history, growth and production of *Mysis relicta* in the large, fiord-type lake Mjøsa, Norway. *Freshwat. Biol.* 26: 165-173.
- Koksvik J.I., Reinertsen H. & Koksvik J. 2009. Plankton development in Lake Jonsvatn, Norway, after introduction of *Mysis relicta*: a long-term study. *Aquat. Biol.* 5: 293-304.
- Kotta I. & Kotta J. 2001. Distribution of mysids on bank slopes in the Gulf of Riga. *Proc. Estonian Acad. Sci. Biol. Ecol.* 50: 14-21.
- Lampert W. 1989. The adaptive significance of diel vertical migrations of zooplankton. *Funct. Ecol.* 3: 21-27.
- Lasenby D.C. & Langford R.R. 1973. Feeding and assimilation of *Mysis relicta*. *Limnol. Oceanogr.* 18: 280-285.
- Lehtiniemi M. & Lindén E. 2006. *Cercopagis pengoi* and *Mysis* spp. alter their feeding rate and prey selection under predation risk of herring (*Clupea harengus membras*). *Mar. Biol.* 149: 845-854.
- Lehtonen K.K. 1996. Ecophysiology of the benthic amphipod *Monoporeia affinis* in an open-sea area of the northern Baltic Sea: seasonal variations in oxygen consumption and ammonia excretion. *Mar. Biol.* 126: 645-654.



- Leonardsson K., Sörlin T. & Samberg H. 1988. Does *Pontoporeia affinis* (Amphipoda) optimize age at reproduction in the Gulf of Bothnia? *Oikos* 52: 328-336.
- Linström M. 1999. Eye function of Mysidacea (Crustacea) in the northern Baltic Sea. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 246: 85-101.
- Lindström M. & Fortelius W. 1990. Some factors affecting the horizontal migration of *Pontoporeia affinis* (Crustacea, Amphipoda) in laboratory conditions. *Ann. Zool. Fennici* 27: 309-312.
- Luukkanen F. & Salonen J. 2008. *Jättikatkan (Gammaracanthus lacustris) ja jäännehalkoisjalkaisen (Mysis relicta) koko- ja syvyysjakaumat Saimaan Yövedellä*. Vesistötieteiden LuK-tutkielma. Jyväskylän yliopisto, 17 s.
- Morgan M.D. 1980. Life history characteristics of two introduced populations of *Mysis relicta*. *Ecology* 61: 551-561.
- Morgan M.D. & Threlkeld S.T. 1982. Size dependent horizontal migration of *Mysis relicta*. *Hydrobiol.* 93: 63-68.
- Mustonen K. 2007. *Jättikatkan (Gammaracanthus lacustris) populaatiot keskisen Saimaan syvänteissä*. Ekologian Pro gradu -tutkielma. Joensuun yliopisto, 37 s.
- Næsje T.F., Saksgård R., Jensen A.J. & Sandlund O.T. 2003. Life history, habitat utilisation, and biomass of introduced *Mysis relicta*. *Limnol.* 33: 244-257.
- Parker J.I. 1980. Predation by *Mysis relicta* on *Pontoporeia hoyi*: a food chain link of potential importance in the Great Lakes. *J. Great Lakes Res.* 6: 164-166.
- Parry G.D. 1981. The meanings of r- and K-selection. *Oecol.* 48: 260-264.
- Pesonen L.J., Kuivasaari T., Lehtinen M. & Elo S. 1999. Paasselkä: a new meteorite impact structure in eastern Finland. *Meteoritics & Planetary Science* 34: 90-91.
- Pianka E.R. 1970. On r- and K-selection. *Am. Nat.* 104: 592-597.
- Pohjois-Karjalan ympäristökeskus 2008. Sisältödokumentti 13.06.2008. <http://www.ymparisto.fi/default.asp?node=22838&lan=fi> Luettu 18.11.2009.
- Pothoven S.A., Fahnenstiel G.L. & Vanderploeg H.A. 2004. Spatial distribution, biomass and population dynamics of *Mysis relicta* in Lake Michigan. *Hydrobiol.* 522: 291-299.
- Ranta E. & Hakala I. 1978. Respiration of *Mysis relicta* (Crustacea, Malacostraca). *Arch. Hydrobiol.* 83: 515-523.
- Rassi P., Alanen A., Kanerva T. & Mannerkoski I. (toim.). 2001. *Suomen lajien uhanalaisuus 2000*. Ympäristöministeriö & Suomen ympäristökeskus, Helsinki.
- Rudstam L.G., Hetherington A.L. & Mohammadian A.M. 1999. Effect of temperature on feeding and survival of *Mysis relicta*. *J. Great Lakes Res.* 25: 363-371.
- Rudstam L.G. & Johannsson O.E. 2009. Advances in the ecology of freshwater mysids. *Aquat. Biol.* 5: 246-248.
- Salemaa H., Vuorinen I. & Välipakka P. 1990. The distribution and abundance of *Mysis* populations in the Baltic Sea. *Ann. Zool. Fennici* 27: 253-257.
- Scharf J. & Koschel R. 2004. Distribution, abundance and life history of *Mysis relicta* (Lovén) in the Feldberg Lake District, Germany. *Limnol.* 23: 199-212.
- Seale D.B. & Binkowski F.P. 1988. Vulnerability of early life of *Coregonus hoyi* to predation by a freshwater mysid, *Mysis relicta*. *Env. Biol. Fish.* 21: 117-126.
- Seegerstråle S.G. 1950. The amphipods on the coasts of Finland – some facts and problems. *Soc. Scient. Fennica, Comment. Biol.* 10.14: 1-28.
- Seegerstråle S.G. 1956. The distribution of glacial relicts in Finland and adjacent Russian areas. *Soc. Scient. Fennica, Comment. Biol.* 15.18: 1-37.
- Seegerstråle S.G. 1962. The immigration and prehistory of the glacial relicts of Eurasia and North America. A survey and discussion of modern views. *Int. Revue ges. Hydrobiol.* 47: 1-25.
- Seegerstråle S.G. 1966. Adaptational problems involved in the history of the glacial relicts of Eurasia and North America. *Rev. Roum. Biol.* 11: 59-66.
- Seegerstråle S.G. 1970. Light control of the reproductive cycle of *Pontoporeia affinis* Lindström (Crustacea Amphipoda). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 5: 272-275.
- Seegerstråle S.G. 1971. On summer-breeding in populations of *Pontoporeia affinis* (Crustacea Amphipoda) living in lakes of North America. *Soc. Scient. Fennica, Comment. Biol.* 44: 1-18.

- Segerstråle S.G. 1973. Further data on summer-breeding in Baltic populations of the amphipods *Pontoporeia affinis* and *P. femorata* with comments on the timing problems involved. *OIKOS Suppl.* 15: 127.
- Segerstråle S.G. 1976. Proglacial lakes and the dispersal of glacial relicts. *Soc. Scient. Fennica, Comment. Biol.* 83: 3-15.
- Segerstråle S.G. 1977. The taxonomic status and prehistory of the glacial relict *Pontoporeia* (Crustacea Amphipoda) living in North American lakes. *Soc. Scient. Fennica, Comment. Biol.* 89: 3-19.
- Segerstråle S.G. 1982. The immigration of glacial relicts into Northern Europe in the light of recent geological research. *Fennia* 160: 303-312.
- Sjönberg T. & Valta O. 2009. *Jättikatkan (Gammaracanthus lacustris) ja muiden pelagisten reliktiäyriästen (Mysis relicta, Monoporeia affinis, Pallasea quadrispinosa) pituus- ja vuorokaudenaikaiset syvyysjakaumat Saimaan Paasivedellä*. Akvaattisten tieteiden LuK-tutkielma. Jyväskylän yliopisto, 31 s.
- Spencer G.N., Potter D.S., Bukantis R.T. & Stanford J.A. 1999. Impact of predation by *Mysis relicta* on zooplankton in Flathead Lake, Montana, USA. *J. Plankt. Res.* 21: 51-64.
- Stearns S.C. 1976. Life-history tactics: a review of the ideas. *Quart. Rev. Biol.* 51: 3-47.
- Särkkä J. 1972. The bottom macrofauna of the oligotrophic Lake Konnevesi, Finland. *Ann. Zool. Fennici* 9: 141-146.
- Särkkä J. 1976. Records of relict Crustaceans in lakes drained by the river Kymijoki, Finland. *Ann. Zool. Fennici* 13: 44-47.
- Särkkä J., Meriläinen J.J. & Hynynen J. 1990. The distribution of relict crustaceans in Finland: new observations and some problems and ideas concerning relicts. *Ann. Zool. Fennici* 27: 221-225.
- Uitto A. & Sarvala J. 1991. Seasonal growth of the benthic amphipods *Pontoporeia affinis* and *P. femorata* in a Baltic archipelago in relation to environmental factors. *Mar. Biol.* 111: 237-246.
- Veriö A. 1990. Vertical movements at some faults in Finland. *Geol. Surv. of Finland. Working Report* 4 - 90.
- Viherluoto M., Kuosa H., Flinkman J. & Viitasalo M. 2000. Food utilisation of pelagic mysids, *Mysis mixta* and *M. relicta*, during their growing season in the northern Baltic Sea. *Mar. Biol.* 136: 553-559.
- Viherluoto M. & Viitasalo M. 2001. Effect of light on the feeding rates of pelagic and littoral mysid shrimps: a trade-off between feeding success and predation avoidance. *Mar. Biol.* 261: 237-244.
- Vuorinen I. 1987. Vertical migration of *Eurytemora* (Crustacea, Copepoda): a compromise between the risks of predation and decreased fecundity. *J. Plankton Res.* 9: 1037-1046.
- Väinölä R. & Rockas H. 1990. New distributional data on "glacial relict" crustaceans. *Ann. Zool. Fennici* 27: 215-220.
- Väinölä R., Vainio J.K. & Palo J.U. 2001. Phylogeography of "glacial relict" *Gammaracanthus* (Crustacea, Amphipoda) from boreal lakes and the Caspian and White seas. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 58: 2247-2257.
- Zmudzinski L. 1990. Past and recent occurrence of Malacostraca glacial relicts in Polish lakes. *Ann. Zool. Fennici* 27: 227-230.