

Pro gradu –tutkielma

**Hallien (*Halichoerus grypus*) ja itämerennorppien
(*Phoca hispida botnica*) ravinnonkäyttö Perämerellä**

Viivi Mänttari



Jyväskylän yliopisto

Bio- ja ympäristötieteiden laitos

Akvaattiset tieteet

1.8.2011

JYVÄSKYLÄN YLIOPISTO, Matemaattis-luonnontieteellinen tiedekunta

Bio- ja ympäristötieteiden laitos
Akvaattiset tieteet

MÄNTTÄRI VIIVI, L.: Hallien (*Halichoerus grypus*) ja itämerennorppien (*Phoca hispida botnica*) ravinnonkäyttö Perämerellä

Pro gradu: 38 s.

Työn ohjaajat: FT Tuula Sinisalo, Prof. Roger Jones, FT Mervi Kunnasranta

Tarkastajat: FT Tuula Sinisalo, FT Mikko Kiljunen

Elokuu 2011

Hakusanat: ajallinen vaihtelu, hylje, lohenkalastus, ravintomääritys, *Salmo salar*, *Salmo trutta*, vakaat isotoopit

TIIVISTELMÄ

Itämeren alueen hyljekannat ovat hiljalleen toipuneet 1900-luvun liikapyynnin ja ympäristömyrkköjen aiheuttamasta kannanromahduksesta. Hallien ja itämerennorppien kannat ovat olleet nousussa lähes koko 2000-luvun ajan. Hylkeiden määrän lisääntymisen myötä myös ammattikalastajien hyljevahingot ovat lisääntyneet. Kalastajat väittävät elinkeinonsa olevan uhattuna, koska hylkeet vahingoittavat lohipyödyksiä, syövät saalista rystäistä ja kilpailevat kalastajien kanssa samoista vähäisistä lohista. Tarkkaa tietoa lohien ja taimenten osuudesta tai osuuden ajallisesta vaihtelusta hylkeiden ravinnonkäytössä ei kuitenkaan ole. Tässä tutkimuksessa selvitettiin hallien (*Halichoerus grypus*) (n=63) ja norppien (*Phoca hispida botnica*) (n=37) ravinnonkäyttöä Perämerellä ja erityisesti sitä, kuinka suuri osa ravinnosta koostuu lohesta (*Salmo salar*) ja taimenesta (*Salmo trutta*) ja onko ravinnonkäytössä ajallista vaihtelua. Ravinnonkäyttöä arvioitiin hylkeiden eri kudosten (plasma-, maksa- ja lihaskudos) hiilen ja typen vakaiden isotooppien arvoista ($\delta^{13}\text{C}$ ja $\delta^{15}\text{N}$) määritettyjen ravinto-osuuksien perusteella. Tuloksia verrattiin Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitoksen tekemiin ravintomäärityksiin hylkeiden mahojen ja suolistojen sisällöstä. Halleilla ravinnonkäytössä oli vaihtelua sekä sukupuolen että erikikäisten yksilöiden välillä. Tässä tutkimuksessa määritetyt ravinto-osuudet paljastivat tiettyjen vanhojen hallien käyttävän ravinnokseen lohta ja taimenta erityisesti alkukesästä, jolloin näiden lajien määrä Perämeren alueella on suuri. Tulosta tukivat myös hallien ruoansulatuskanavasta löytyneet lohien ja taimenien jäänteet. Ylemmän ravintoverkkotason lajeihin kuuluvan lohen, taimenen ja härkäsimpun (*Myoxocephalus quadricornis*) osuus hallien ravinnossa oli 53 % kesä-heinäkuussa, kun se keskimäärin kevään ja syksyn välillä oli 39 %. Perämeren parvikalojen, kuten silakan (*Clupea harengus membras*) ja muikun (*Coregonus albula*), tärkeys korostui molemmilla hyljelajeilla, sillä ne muodostivat merkittävän osuuden (40–60 %) ravinnosta kaikkina kuukausina. Eriikäiset ja eri sukupuolta olevat norpat käyttivät hyvin samanlaista ravintoa kaikkina kuukausina. Tässä tutkimuksessa norppien ei havaittu käyttävän lohta tai taimenta ravintonaan, eikä yhdenkään norpan mahasta löytynyt jäänteitä näiden kalalajien syönnistä. Norpille alemman ravintoverkkotason lajit, kuten kilkki (*Saduria entomon*) ja kolmipiikki (*Gasterostreus aculeatus*), ovat tärkeitä saalisikohteita. Tämä tutkimus on tuonut uutta tietoa ja vahvistanut aiempia käsityksiä hylkeiden ravinnonkäytöstä. Tulokset tulisi pyrkiä ottamaan huomioon tulevaisuudessa hylkeiden kannanhoitoa suunniteltaessa.

UNIVERSITY OF JYVÄSKYLÄ, Faculty of Science

Department of Biological and Environmental Science
Aquatic Sciences

MÄNTTÄRI VIIVI, L.: Diets of grey seals (*Halichoerus grypus*) and Baltic ringed seals (*Phoca hispida botnica*) in the Bothnian Bay

Master of Science Thesis: 38 p.

Supervisors: PhD Tuula Sinisalo, Prof. Roger Jones, PhD Mervi Kunnasranta

Inspectors: PhD Tuula Sinisalo, PhD Mikko Kiljunen

August 2011

Key Words: diet analyse, salmon fishery, *Salmo salar*, *Salmo trutta*, seal, stable isotopes, temporal variation

ABSTRACT

After a decline caused by extensive hunting and high concentrations of environmental toxins, the populations of seals in the Baltic Sea area have been recovering. The numbers of Baltic ringed seals (*Phoca hispida botnica*) and grey seals (*Halichoerus grypus*) have been growing steadily throughout most of the 21st century. The increasing number of seals has brought more and more conflicts with fishermen, who feel that their livelihood is threatened because seals damage salmon nets, take fish directly from the nets and compete with fishermen for the same salmon (*Salmo salar*) and trout (*Salmo trutta*). However, there is no firm information regarding the amount of salmon and trout in the diet of seals or of temporal fluctuations in this amount. In this study I explored the diet composition of grey seals (n=63) and ringed seals (n=37) in the Bothnian Bay between spring and autumn, and especially the amount and temporal fluctuations of salmon and trout in the diet of seals. The diet composition of individual seals was estimated from carbon and nitrogen stable isotope ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) analyses of different tissues (plasma, liver and muscle). The results were compared with analyses of digestive tract contents from the same individual seals. The diet of grey seals varied according to sex and age of individual seals, whereas neither sex nor age had any effect on the diet of ringed seals. The diet proportions based on stable isotopes indicated that some older grey seals eat salmon and trout, especially at the beginning of the summer when more of those fishes are in the Bothnian Bay. The remains of salmon and trout found from the digestive tracts of seals supported the isotope results. At that time salmon, trout and fourhorn sculpin (*Myoxocephalus quadricornis*), belonging to higher trophic level species, constituted 53 % of the diet of grey seals whereas the average between spring and autumn was 39 %. The small shoal fishes, like herring (*Clupea harengus membras*) and vendace (*Coregonus albula*), constituted an important proportion (40–60 %) of the diet of both seal species in all months. In this study ringed seals used similar prey in all months. They were not found to use salmon or trout in their diet according to isotope analyses, and no salmon or trout remains were found from the dietary tracts of ringed seals. Prey from lower trophic level, like isopods (*Saduria entomon*) and three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus*), were also important diet items for ringed seals. This study has confirmed the limited previous knowledge and provided additional insights about the diets of ringed and grey seals in the Baltic Sea. The results should be taken into account when planning the future management of the seal populations.

Sisältö

1. JOHDANTO	5
2. TUTKIMUKSEN TAUSTA	6
2.1. Hallit ja itämerennorpat	6
2.2. Itämeren lohenkalastus	9
2.3. Vakaat isotoopit ravinnonkäyttötutkimuksissa	11
3. AINEISTO JA MENETELMÄT	12
3.1. Hyljenäytteet	12
3.2. Saaliskalanäytteet	13
3.3. Hyljenäytteiden käsittely ja isotooppiajot	14
3.4. Tilastolliset testit	14
4. TULOKSET	16
4.1. Eri vuosien aineistojen yhdistäminen	16
4.2. Saaliskalat	16
4.3. Hylkeiden pidempiaikainen ravinnonkäyttö	18
4.4. Hylkeiden lyhytaikainen ravinnonkäyttö	20
4.5. Hylkeiden yksilöllinen ravinto	22
5. TULOSTEN TARKASTELU	24
5.1. Norppien ravinnonkäyttö Perämerellä	24
5.1.1. Keskimääräinen ravinnonkäyttö kevään ja syksyn välillä	24
5.1.2. Lyhytaikainen ravinnonkäyttö ja ajallinen vaihtelu	25
5.2. Hallien ravinnonkäyttö Perämerellä	25
5.2.1. Keskimääräinen ravinnonkäyttö kevään ja syksyn välillä	25
5.2.2. Lyhytaikainen ravinnonkäyttö ja ajallinen vaihtelu	26
5.3. Hallien ravinnonkäytön yksilöllinen vaihtelu	27
5.4. Hylkeiden vaikutukset kalakantoihin	27
5.5. Virhelähteet	28
5.6. Yhteenvedo	29
Kiitokset	30
Kirjallisuus	30

1. JOHDANTO

Harmaahylkeet eli hallit (*Halichoerus grypus*) ja itämerennorpat (*Phoca hispida botnica*) ovat Itämeren alueen runsaslukuisimmat hyljelajit. Molemmat lajit elävät Suomen aluevesillä. Itämeren kolmas hyljelaji, kirjohylje (*Phoca vitulina*) elää huomattavasti etelämpänä eikä esiinny yhtä runsaslukuisena kuin hallit ja norpat (Anonyymi 2007b). 1900-luvun alun liikapyyntin sekä 1960-luvun korkeiden myrkkypitoisuuksien seurauksena sekä hallien että norppien kannat romahtivat Itämerellä (Harding & Härkönen 1999). Myrkkypitoisuuksien laskettua ja pyyntirajoitusten sekä rauhoitusten tultua voimaan hyljekannat ovat kuitenkin hiljalleen palautuneet ja hylkeiden määrä Itämeren alueella on kasvanut. Etenkin hallien kannat ovat olleet nousussa lähes koko 2000-luvun ajan, mutta viimeisten viiden vuoden aikana kasvu on selvästi tasoittunut (Kunnasranta 2010).

Sekä hallit että norpat käyttävät pääasiallisena ravintonaan useita eri kalalajeja (Pöyhönen 2001, Stenman & Pöyhönen 2005). Norppien on todettu syövän myös äyriäisiä kuten kilkkiä (*Saduria entomon*) (Tormosov & Rezvov 1978, Sinisalo ym. 2006). Pääosan ravinnosta sekä norpilla että halleilla muodostavat kuitenkin Itämeren pienet parvikalat, joita on yleensä runsaasti tarjolla. Hallit, jotka ovat kooltaan norppia suurempia, käyttävät ravinnokseen myös lohta (*Salmo salar*) ja taimenta (*Salmo trutta*) (Lundström ym. 2007, Lundström ym. 2010). Norpilla lohikalojen osuuden ravinnosta oletetaan olevan pienempi kuin halleilla.

Itämeren alueella lohenkalastus on tärkeä elinkeino. Vuonna 2010 Suomen ammattikalastajien lohisaalis oli kaikista lajeista määrällisesti yhdenneksitoista suurin ja arvollisesti seitsemänneksi suurin (Anonyymi 2011a). Lohikannat eivät kuitenkaan ole täysin toipuneet 1900-luvun alkupuolen kantojen romahduksesta (Anonyymi 1999). Hyljekantojen jatkuvan kasvun seurauksena ammattikalastajat kokevat hylkeiden uhkaavan heidän elinkeinoaan. He syyttävät hylkeitä muun muassa rysien turmelemisesta ja kokevat kilpailevansa hylkeiden kanssa samoista lohista. Toisaalta useita hyljeyksilöitä kuolee vuosittain kalastajien rysiin. Jotta kalastajat pystyisivät myös jatkossa harjoittamaan elinkeinoaan, on tärkeää saada yksityiskohtaisempaa tietoa eri lajien, etenkin lohikalojen, osuudesta hylkeiden ravinnossa.

Tieto hallien ja norppien ravinnonkäytöstä perustuu lähes yksinomaan tutkimuksiin (Pöyhönen 2001, Stenman & Pöyhönen 2005, Lundström ym. 2005), joissa hylkeen ravintoa on määritetty sen suolen ja mahalaukun sisällöstä. Osittainsulaneen materiaalin sekä kalojen sulamattomien osien, kuten otoliittien, perusteella on voitu päätellä hylkeen viimeisimmän aterian koostumus. Ongelmana on kuitenkin hylkeiden suolen nopea tyhjenemisaika, jonka vuoksi yksilöiden mahat ja suolistot saattavat olla täysin tyhjiä. Eri saalislajien osuudesta tai ajallisesta vaihtelusta hylkeiden ravinnossa Itämeren alueella ei myöskään ole tarkkaa tietoa. Lisäksi useat tutkimukset on tehty 1900-luvulla, jonka jälkeen Itämeren kalakantojen tila on muuttunut (Anonyymi 2011b). Koska hylkeiden ravinnon tiedetään vaihtelevan ajallisesti, on tärkeää selvittää tarkemmin, mitkä lajit muodostavat suurimman osan hallien ja norppien ravinnosta eri ajanjaksoina. Perinteisten menetelmien avulla ei voida selvittää hylkeiden yksilöllistä ravintokäyttäytymistä eikä ajallista vaihtelua ilman suuria näytemääriä.

Vakaiden isotooppien tutkimus on osoittautunut varsin tehokkaaksi menetelmäksi ravinnonkäyttötutkimuksissa (Hobson ym. 1997, Sinisalo ym. 2006, Tucker 2008). Eläimen syödessä tiettyä ravintoa sen kudosten isotooppiarvot ($\delta^{13}\text{C}$ ja $\delta^{15}\text{N}$) muuttuvat ja

alkavat ilmentää ravinnon isotooppiarvoja. Lisäksi eri kudosten uusiutumisnopeus vaihtelee, minkä vuoksi tutkimuksissa voidaankin käyttää eri kudoksia (lihas, maksa ja plasma) kuvaamaan ravinnonkäytön ajallista vaihtelua (Tieszen ym. 1983, Hilderbrand ym. 1996, Sponheimer ym. 2006).

Tässä tutkimuksessa selvitettiin sekä hallien että itämerennorppien ravinnonkäyttöä Perämeren alueella hiilen (^{12}C ja ^{13}C) ja typen (^{15}N ja ^{14}N) vakaiden isotooppien avulla. Tarkoituksena oli erityisesti selvittää, kuinka suuri osa hylkeiden ravinnosta koostuu lohesta, ovatko vain tietyt yksilöt keskittyneet lohensyöntiin ja onko hylkeiden ravinnonkäytössä ajallista vaihtelua. Aiemmin tehtyjen maha- ja suolistomääritysten tulokset yhdistettiin isotooppianalyysiin, jotta hylkeiden ravinnonkäytöstä pystyttiin rakentamaan mahdollisimman luotettava kuva. Tämä tutkimus on osa Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitoksen hanketta (Hyljepredaatio), jossa tarkoituksena on selvittää hylkeiden ravintoa sekä ravinnonkäytön vaikutuksia Perämeren kalakantoihin.

2. TUTKIMUKSEN TAUSTA

2.1. Hallit ja itämerennorpat

Hallikannan koon on arvioitu olleen 1900-luvun alussa noin 80 000–100 000 yksilöä ja norppakannan 190 000–200 000. Kannat kuitenkin laskivat 1970-luvulle tultaessa, jolloin halleja oli enää 2000–4000 yksilöä ja norppia noin 5000 (Harding & Härkönen 1999). Kannanromahduksen pääsyyinä on pidetty tapporahan edistämää hylkeiden liikapyyntiä, mutta myös lisääntymistehon aleneminen Itämeren korkeiden myrkkypitoisuuksien vuoksi on vaikuttanut hyljekantoihin. Erityisesti orgaaniset aineet, kuten dioksiinit, DDT ja PCB-yhdisteet (polyklooratut bifenyylit) sekä raskasmetallit, aiheuttivat hylkeille lisääntymishäiriöitä 1970-luvulla (Helle 1980). Yhdisteet ovat lähes hajoamattomia, rikastuvat ravintoketjuissa ja kertyvät ravinnon mukana hylkeiden rasvakudoksiin. Ne aiheuttavat hylkeille runsaasti erilaisia sairauksia. Lisääntymistä alensi erityisesti naarashylkeiden kohdunsarvien kuroutuminen umpeen myrkkujen seurauksena. Ilmastonmuutoksen seurauksena talvet ovat lämmenneet, mikä on aiheuttanut lumi- ja jääpeitteen vähenemistä sekä jääpeitteisen ajan lyhenemistä (Brown & Braaten 1998). Tämä on osaltaan saattanut heikentää poikastuotantoa viime aikoina etenkin norpilla, jotka ovat hyvin riippuvaisia jäädästä ja lumesta poikimisaikana.

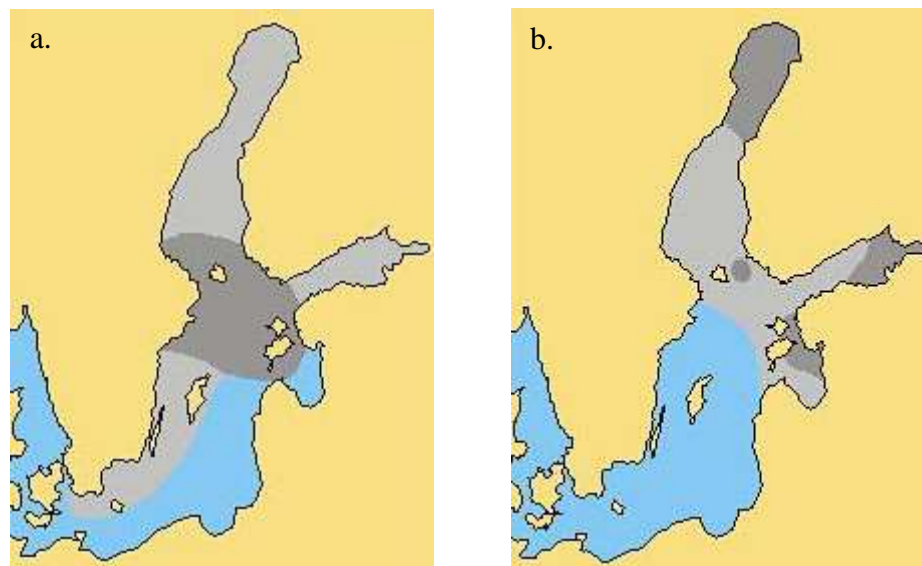
Hyljekannat ovat kuitenkin alkaneet toipua rauhoituksen ja ympäristömyrkkujen käyttökieltojen seurauksena. Hallien metsästys kiellettiin kokonaan vuonna 1982. Norppa rauhoitettiin kokonaan 1988, tosin vuoden 1982 jälkeen ei pyyntilupia enää myönnetty. Kantojen alettua kasvaa hylkeille myönnetään nykyisin vuosittain tietty saalistuskiintiö. Vuonna 2010 Maa- ja metsätalousministeriö myönsi saalistuskiintiön 30 norpalle ja noin 1500 hallille (Anonyymi 2010c). Vaikka ympäristömyrkkujen käyttö on vähentynyt ja pitoisuudet hylkeissä laskeneet, myrkkypitoisuuksien on osoitettu olevan edelleen korkeita. Myrkkujen ei kuitenkaan uskota enää olevan uhka hallikannan säilymiselle. Norppien korkeammat myrkkypitoisuudet sen sijaan saattavat yhä olla uhkana niiden terveydelle (Nyman ym. 2002, Kunnasranta ym. 2010).

Hallien lukumäärä Itämeren alueella on ollut kasvussa koko 2000-luvun ajan, vaikka kannan kasvu onkin tasoittunut viimeisten vuosien aikana (Kunnasranta 2010). Viimeisimmän laskennan mukaan (2010) hallikannan koko oli reilu 23 100 yksilöä (Kunnasranta 2010). Lisääntymistehon on myös todettu palautuneen normaaliksi (Helle ym. 2005, Bäckling ym. 2010) ja viimeisimmän (2010) Suomessa tehdyn lajien uhanalaisuusluokittelun mukaan hallin katsotaan olevan nykyisin elinvoimainen (Rassi ym.

2010). Norppakannan palautuminen on ollut hitaampaa ja viimeisimmän arvion mukaan kannan koko Itämerellä on noin 10 000 yksilöä (Härkönen ym. 2008). Yhtenä syynä norppakannan hitaaseen palautumiseen on pidetty yhä esiintyviä lisääntymishäiriöitä (Härkönen ym. 1998, Helle ym. 2005, Kunnasranta ym. 2010). Norppa luokitellaan Suomessa tällä hetkellä silmälläpidettäväksi lajiksi (Rassi ym. 2010).

Hallien maailmanlaajuisen kannan koon on arvioitu olevan noin 300 000 yksilöä (Anonyymi 2007b). Hallilla ei ole alalajeja, mutta kanta voidaan jakaa kolmeen maantieteellisesti toisistaan eristyneeseen osapopulaatioon: Itämeri, Itä-Atlantti ja Länsi-Atlantti (Perrin ym. 2008). Itämeressä halleja tavataan pääasiassa 58. leveyspiirin pohjoispuolella ja suurimmat hallipopulaatiot ovat Saaristomeren alueella (Kuva 1a). Lisääntymisaikaan hallit kokoontuvat Selkämeren, Saaristomeren sekä Läntisen Suomenlahden ahtojälle poikimaan.

Norppakannat ovat maailmanlaajuisesti levittäytyneet pohjoisen pallonpuoliskon arktisille merille. Kannan koon on arvioitu olevan 2,5-7 miljoonaa yksilöä (Reijnders ym. 1993). Itämerennorppa on yksi norpan viidestä alalajista, joiden on todettu olevan geneettisesti toisistaan eriytyneitä (Palo 2003). Suurin osa norpista elää Perämeren alueella ja loput Riianlahdella, itäisellä Suomenlahdella sekä Saaristomerellä (Helle & Stenman 1990, Miettinen ym. 2005, Stenman ym. 2005). Norpat lisääntyvät Perämeren alueella, Suomenlahden perukoilla sekä Riianlahdella (Kuva1b).

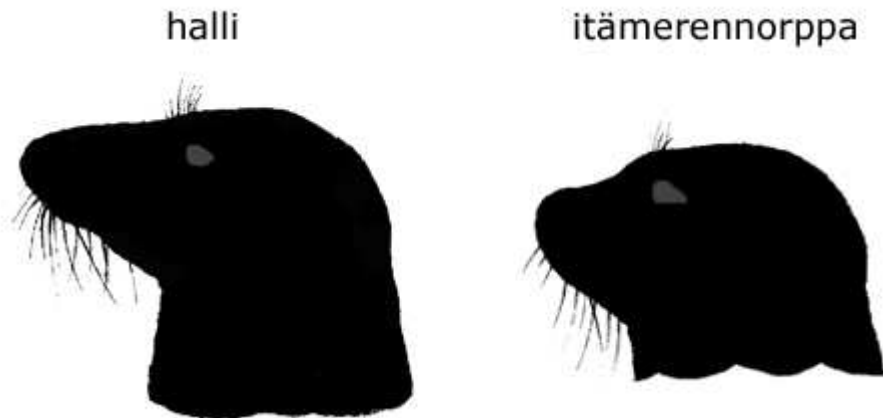


Kuva 1 a ja b. Hallien (a) ja itämerennorppien (b) levinneisyys (vaaleanharmaa) ja pesimäalueet (tummanharmaa) Itämerellä. (kuva RKTL:n Internet-sivuilta)

Hallit ovat Itämeren alueen suurikokoisimpia ja runsaslukuisimpia hylkeitä, joiden sukupuolten välillä on havaittavissa selkeä sukupuolidimorfia. Aikuiset urokset voivat olla yli 2 m pitkiä ja painaa jopa 300 kg, kun taas naaraat ovat yleensä 2 m pitkiä ja painavat alle 200 kg. Norpat ovat huomattavasti halleja pienikokoisempia, sillä aikuisen norpan pituus on 100–160 cm ja paino 50–120 kg. Hallit eroavat norpista kokonsa lisäksi myös kuonon muodon suhteen (Kuva 2), mutta etenkin poikasten osalta lajien erottaminen toisistaan voi olla haasteellista (Anonyymi 2007b).

Sekä hallit että norpat tulevat sukukypsiksi 4–6-vuotiaina ja naaraat usein aikaisemmin kuin urokset. Hylkeiden pääasiallinen lisääntymisympäristö on jää, mutta jääpeitteen ollessa huono ne voivat poikia myös luodoille ja saarille. Maalle syntyneiden poikasten kuolleisuuden on kuitenkin todettu olevan suurempaa kuin jäälle syntyneiden

(Pilats 1991, Jussi ym. 2008). Norppanaaras synnyttää yhden poikasen helmi-maaliskuussa jäiden ollessa vahvimillaan (Helle & Stenman 1990). Poikanen syntyy lumikinokseen kaivettuun pesään. Myös hallinaaraat synnyttävät keväisin yhden poikasen helmi-maaliskuussa, mutta naaraat eivät kuitenkaan rakenna pesää tai suojaa poikaselle. Kun imetys lähenee loppuaan, naaras tulee kiimaan ja hylkeet parittelevat jäällä, maalla tai vedessä. Sikiönkehitys alkaa viivästyneen alkionkehityksen jälkeen ja kantoaika kokonaisuudessaan on 10–11 kuukautta.



Kuva 2. Hallin ja itämerennorpan pään muoto. Hallin kuono on pidempi ja suurempi verrattuna norpan kuonoon. (kuva RKTL:n Internet-sivuilta)

Hallit ovat sosiaalisia eläimiä, jotka elävät laumoissa ja kokoontuvat karvanvaihdon aikaan touko-kesäkuussa muutamaksi viikoksi isoihin laumoihin saariston luodoille. Hallien on todettu tekevän jopa yli 150 km pitkiä vuodenaikaisia vaelluksia poikimisalueiden ja ravinnonhankinta-alueiden välillä (Sjöberg 1999, Karlsson 2003). Dietzin ym. (2003) tekemässä telemetriatutkimuksessa hallien osoitettiin tekevän useiden satojen kilometrien pituisia vaelluksia. Yhden yksilön todettiin vaeltaneen jopa 820 km 15 päivässä. Erityisesti nuoret yksilöt saattavat tehdä pitkiäkin vaelluksia. Pitkistä vaelluksista huolimatta, hallit ovat varsin paikkauskollisia ja palaavat samoilta pesimäalueilleen ja ravinnon hankintapaikoilleen vaellusten jälkeen. Norpat kokoontuvat huhtikuussa karvanvaihdon ajaksi laumoihin jäälle, vaikka elävätkin suurimman osan vuodesta pienemmissä yhdyskunnissa. Myös norpat ovat hyvin paikkauskollisia. Nuoret norpat saattavat tehdä vaelluksia, mutta aikuiset yksilöt pysyttelevät tutuilla alueilla (Teilmann ym. 1999).

Hylkeiden ravinnonkoostumuksen sekä kulutetun ravinnon määrän tiedetään vaihtelevan paljon vuodenaikojen mukaan. Tutkimuksissa, joissa hylkeiden ravinnonkäyttöä on selvitetty koko vuoden ajalta, saalislajien lukumäärä on suurempi kuin tutkimuksissa, joissa aineistoa on vain muutamien kuukausien ajalta (Söderberg 1975, Tormosov & Rezvov 1978). Keväällä poikimisen, pariutumisen ja karvanvaihdon aikaan hylkeet syövät vain niukasti. Tällöin ne saavat energiaa vuoden aikana keräämistään rasvavarastoista. Rasvakerroksen paksuuden on todettu vaihtelevan vuodenaajan mukaan ja se on paksuimmillaan kevättalvella poikimisen alkaessa. Alkukesästä hylkeiden ravinnonkulutus kasvaa hetkellisesti, kun ne alkavat kerätä uutta rasvavarastoa seuraavaa lisääntymiskautta varten (Helle 1983).

Hylkeet saalistavat yleensä ravinnokseen niitä lajeja, joita sillä hetkellä on parhaiten saatavilla ja siksi saalislajien vuodenaikaiset vaihtelut vaikuttavat hylkeiden käyttämään ravintoon. Hallit syövät pääasiassa vain kalaa ja niiden ravinnon on osoitettu koostuvan Itämerellä yli 20 eri lajista (Söderberg 1975, Pöyhönen 2001). Silakan (*Clupea harengus membras*) on kuitenkin osoitettu olevan hallin tärkein saalislaji kaikissa ikäryhmissä (Pöyhönen 2001, Stenman & Pöyhönen 2005, Lundström ym. 2010). Silakkaa esiintyy Itämerellä runsaasti ympäri vuoden (Anonyymi 2011b). Muita tärkeitä saalislajeja halleille ovat muun muassa siika (*Coregonus lavaretus*), kilohaili (*Sprattus sprattus*) sekä härkäsimppu (*Myoxocephalus quadricornis*). 1900-luvun loppupuolella turskakantojen (*Gadus morhua*) ollessa vahvoja (Österblom ym. 2007) turska oli yksi tärkeimmistä saalislajeista halleille. Turskakantojen tila Itämerellä on kuitenkin nykyään niin huono, että hallit saavat niitä saaliiksi enää vain harvoin. Lohikalat kuuluvat myös hallien saalislajeihin (Söderberg 1975, Stenman & Pöyhönen 2005, Lundström ym. 2010), mutta Itämeren lohi- ja taimenkantojen heikon tilan vuoksi ne tuskin muodostavat jatkuvasti suurta osaa hallien ravinnosta. Tiettyinä aikoina, kun lohia ja taimenia on runsaasti saatavilla, ne saattavat olla tärkeitä saalislajeja halleille.

Itämerellä norppien ravinto koostuu suurelta osin 12 eri saalislajista (Söderberg 1975, Stenman & Pöyhönen 2005). Norppien on todettu syövän kalan lisäksi äyriäisiä, kuten kilkkiä, mutta pääosa norppien ravinnosta koostuu pienestä parvikalasta (Söderberg 1975, Sinisalo ym. 2006). Kuten hallille myös norpalle silakan on todettu olevan tärkein saalislaji. Tormosovin & Rezvovin (1978) tutkimuksessa norpat käyttivät ravinnokseen loppukesällä erityisesti kolmipiikkiä (*Gasterosteus aculeatus*). Kolmipiikin suosio saattaa selittyä sen yleisyydellä sekä rasvaisuudella, minkä vuoksi se on hyvää ravintoa rasvavarastoja kerätessä. Kilkin on todettu olevan tärkeää ravintoa norpille erityisesti maaliskuussa, mutta muina aikoina äyriäisten osuus norppien ravinnossa on huomattavasti vähäisempää (Söderberg 1975, Tormosov & Rezvov 1978, Helle 1983). Muita tärkeitä saalislajeja norpille ovat muun muassa kuore (*Osmerus eperlanus*) ja kivinilikka (*Zoarces viviparus*) (Pöyhönen 2001, Stenman & Pöyhönen 2005, Sinisalo ym. 2006).

2.2. Itämeren lohenkalastus

Itämeren lohi on maantieteellisesti eristynyt Pohjois-Atlantin kannasta, sillä vain muutamia yksilöitä vaeltaa merialueiden välillä (Karlsson & Karlström 1994). Vesivoimalaitosten ja patojen rakentaminen lohien kutujokiin sekä useat muut ihmisten aiheuttamat muutokset joissa ja niiden ympäristöissä aiheuttivat lohikantojen romahduksen Itämeren alueella 1900-luvun puolivälissä. Maassamme oli ennen noin 20 Itämereen laskevaa jokea, joissa lohet lisääntyivät. Lohet hävisivät kokonaan useista Suomen kutujoista 1940-luvulla (Anonyymi 1999). Kantojen romahduksen vuoksi alkuperäistä lohikantaa tavataan nykyään vain Simojoessa ja Tornionjoessa (Anonyymi 2010b). Jatkuvasti pienenevään kantaan kohdistunut kalastuspaine sekä M-74 oireyhtymä romahduttivat lohien lukumäärää Itämeren alueella entisestään ja hidastivat lohikantojen palautumista. Lohi- ja taimenkannat alkoivat kuitenkin palautua 1980-luvun jälkeen istutusten ja kalastusrajoitusten ansiosta. Huoli luonnonlohikantojen säilymisestä on jatkunut 2000-luvulle, vaikka viime vuosina luonnonlohien määrä on hiljalleen kasvanut.

Suomen ammattikalastuksen kokonaissaalis Itämerellä vuonna 2010 oli 122 miljoonaa kiloa, josta silakka muodosti sekä määrällisesti että arvollisesti suurimman osuuden (Anonyymi 2011a). Lohisaaliin osuus oli 215 tuhatta kiloa. Ammattikalastuksen kokonaissaalis on pysynyt suhteellisen vakaana vuoden 1994 jälkeen. Lohisaaliit sen sijaan ovat laskeneet huomasti 1990-luvulta, jolloin saalis oli reilut 2 miljoonaa kiloa ja lohisaalis

oli kaikista lajeista ylivoimaisesti suurin. Viimeisimmän tilaston (2010) mukaan Suomen ammattikalastuksen lohisaaliista suurin osa saatiin rysistä Perämeren alueella. Lohisaaliin vuotuinen arvo vuosien 2005–2010 välillä on ollut keskimäärin noin miljoona euroa, kun taas kokonaiskalasaaliin arvo on noussut vajaasta 20 miljoonasta eurosta lähelle 30 miljoonaa euroa (Taulukko 1).

Ammattikalastajat kokevat hylkeiden aiheuttavan suurimman haitan ja uhan heidän elinkeinolleen (Salmi ym. 2004). Hallien uskotaan aiheuttavan taloudellisia tappioita kalastajille norppia enemmän (Kauppinen ym. 2005). Hylkeiden aiheuttamat vahingot koostuvat pääasiassa rysiä ja kalankasvatuskassien turmelemisesta sekä saaliin syömisestä. Vioittuneista pyydyksistä saattaa myös päästä kaloja karkuun, mikä entisestään lisää hukkaan menneen saaliin määrää. On kuitenkin epäselvää, käyttävätkö rysissä vierailleet hallit pääasiallisena ravintonaan lohta.

Suurin osa vahingoista tapahtuu siellä, missä hyljekanta on tihein (Kauppinen ym. 2005). Suomen ammattikalastajat ilmoittivat vuonna 2010 poisheitetyn lohisaaliin olevan 16 tuhatta kiloa (Taulukko 1). Tästä määrästä 95 % ilmoitettiin hylkeen syömäksi. Luvut ovat olleet hyvin samankaltaisia myös edellisinä vuosina. Viimeisten 6 vuoden aikana poisheitetyn lohien määrässä on tapahtunut selvää laskua, mikä luultavasti on seurausta lohisaaliin laskun lisäksi osittain myös lohirsien materiaalien ja rakenteen kehittymisestä.

Taulukko 1. Suomen ammattikalastuksen kokonaissaalis, saaliin arvo, kokonaislohisaalis, lohisaalis rysillä, lohisaaliin arvo, poisheitetty lohisaalis ja hylkeiden syömäksi ilmoitettu osuus poisheitetystä lohisaaliista vuosina 2005–2010 Itämerellä (Anonyymi 2006, 2007a, 2008, 2009, 2010a, 2011a).

saalis	2010	2009	2008	2007	2006	2005
saalis yhteensä (milj. kg)	122	118	112	118	103	88
saaliin arvo (milj. €)	27	24	23	25	20	17
lohisaalis (tuhatta kg)	215	314	312	339	309	461
lohisaaliin arvo (milj. €)	0,9	1,2	1,1	1,2	1,2	1,3
lohisaalis rysillä (tuhatta kg)	173	256	250	157	168	198
poisheitetty lohi (tuhatta kg)	16	23	29	43	44	57
poisheitetystä hylkeen syömää (%)	95	92	97	95	98	99

Hylkeiden aiheuttamia vahinkoja on pyritty estämään ja vähentämään kehittämällä kestävämpiä pyydyksiä sekä erilaisia hylkeiden karkotuslaitteita. Tulokset kehitystyöstä ovat olleet lupaavia, mutta verkot ja karkotuslaitteet eivät yksinään riitä ratkaisemaan ongelmaa (Lehtonen & Suuronen 2010). On selvää, että hylkeet aiheuttavat kalastuselinkeinoille vahinkoja ja jotta lohienkalastus pysyisi tuottavana elinkeinona, saalisvahinkoja pitäisi pystyä pienentämään (Jounela ym. 2006). Hylkeet eivät pelkästään hyödy löytämästään helposta ravinnosta, sillä vuosittain useita hylkeitä kuolee rysiin (Helle & Stenman 1990). Viimeisimmän arvion mukaan vuosina 1997–1999 halleja kuoli rysiin yli 200 yksilöä joka vuosi (Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitos, julkaisematon aineisto).

Hylkeet eivät yleensä ole pääsyy lohikantojen heikkenemiseen, sillä kantojen kehitykseen vaikuttavat useat eri tekijät, mutta hylkeet saattavat aiheuttaa vahinkoa jo taantuneelle kannalle (Mohn & Bowen 1996, Hammil & Stenson 2000). Kun hallien ja norppien vaikutuksia Itämeren alueen lohikannoille arvioidaan, on otettava huomioon lohien vaelluskäyttäytyminen ja vaelluksen ajankohta. Lohien vaelluspoikaset laskeutuvat kutuajoista Perämerelle alkukesästä ja aloittavat matkansa kohti Itämeren pääallasta (Anonyymi 1999). Perämeren pohjukassa lohien määrä kasvaakin alkukesällä hetkellisesti

suureksi, sillä myös aikuiset lohet palaavat alueelle alkukesästä noustakseen jokiin kutemaan. Perämeren jokisuihin istutetaan lisäksi vuosittain lohien ja meritaimenen vaellus- ja jokipoikasia. Vuonna 2010 alueelle istutettiin toukokuussa yhteensä 362 tuhatta poikasta (Anonymi 2011c). Istutukset tehdään samaan aikaan kuin vaelluspoikasten ja aikuisten lohien lukumäärä alueella kasvaa. Alkukesän voidaankin olettaa olevan kriittinen ajankohta ajatellen hylkeiden vaikutuksia lohikantoihin.

Hyljekantojen kasvun vuoksi niiden ravinnonkäytöstä pitäisikin saada yhä enemmän ja yhä tarkempaa tietoa. On tärkeää selvittää, syövätkö hylkeet, joiden pääasiallisena ravintokohteena tiedetään olevan silakan, vain satunnaisesti lohta ja erikoistuvatko vain muutamat yksilöt lohensyönteihin. Jos vain tietyt yksilöt syövät lohta ja turmelevat rysiä, niin poistamalla kyseiset hylkeet kalastajille aiheutuvia vahinkoja pystyttäisiin mahdollisesti pienentämään.

2.3. Vakaat isotoopit ravinnonkäyttötutkimuksissa

Tieto eläinten ravinnonkäytöstä on tärkeä osa niiden perusbiologian ja ekologian tuntemisessa. Tutkimukset eläinten ravinnonkäytöstä ovat perustuneet lähinnä suolen- ja mahalaukunsisällön sekä eläinten jätösten määrittämiseen (Lundström ym. 2005, Borgnia ym. 2010, Waluda ym. 2010) tai eläinten käyttäytymisen seuraamiseen (Waluda ym. 2010). Pelkästään näiden tutkimusmenetelmien avulla on usein hankalaa tai jopa mahdotonta selvittää eläimen ravinnonkäyttöä tarkasti ja saada luotettavaa tietoa. Isotooppitutkimukset tarjoavat kuitenkin mahdollisuuden tarkempiin määrittäisiin erityisesti muihin menetelmiin yhdistettynä (Jones & Waldron 2003, Sinisalo ym. 2006, Snover ym. 2010).

Isotooppien käyttö tutkimuksissa perustuu eroihin alkuaineiden ytimen neutronien lukumäärässä: mitä enemmän neutroneita sitä hitaampi reaktio. Tyypellä esimerkiksi on kaksi isotooppimuotoa (^{15}N ja ^{14}N), joista toisen (^{14}N) ytimessä on yksi neutroni vähemmän. Tutkimuksissa tarkastellaan yleensä tietyn alkuaineen isotooppiparia ja siksi puhutaankin alkuaineiden kevyistä (vähemmän neutroneja) ja raskaista (enemmän neutroneja) isotoopeista. Yleisimmin käytetyt alkuaineet isotooppitutkimuksissa ovat vety (H), hiili (C), typpi (N), happi (O) sekä rikki (S). Näiden aineiden kohdalla kevyet isotoopit kattavat yli 95 % aineiden vakaista isotoopeista. Raskaiden ja kevyiden muotojen erilaisen käyttäytymisen seurauksena isotooppisuhteet muuttuvat lähtötuotteen ja lopputuotteen välillä. Tutkimuksissa käytetään yleensä delta (δ) merkintää kuvastamaan isotooppisuhteita. Merkintä kertoo alkuaineen isotooppisuhteen erosta kansainvälisten standardien (kalkkikiven (PDB) hiili ja ilmakehän typpi) ja näytteen välillä ja voidaan laskea kaavalla:

$$\delta^{\text{H}}\text{X} = [(R_{\text{sample}}/R_{\text{standard}} - 1)] \times 1000$$

jossa $^{\text{H}}\text{X}$ = alkuaineen painava isotooppi ja R = painavan ja kevyen isotoopin suhde. Yhtälöstä saatavat arvot ilmoitetaan promilleina (‰). Mitä suurempi δ -arvo on, sitä enemmän näytteessä on raskasta isotooppia verrattuna standardiin. Jos arvo on nolla, näytteen ja standardin välillä ei ole eroa isotooppisuhteessa (Fry 2006).

Vakaat isotoopit tarjoavat uusia mahdollisuuksia moniin erilaisiin tutkimuksiin. Ne toimivat tutkimuksissa merkkeinä, joita seuraamalla on mahdollista saada tietoa monista eri asioista ja ilmiöistä. Isotooppien avulla on pystytty tutkimaan muun muassa eläinten vaelluksia (Lott ym. 2003, Sellick ym. 2009, Oppel 2010) sekä selvittämään, mitkä alueet

ovat tietylle eläimelle tärkeimpiä ravinnonhankintapaikkoja (Burton 1999, Auriolles-Gamboa ym. 2006). Vaellusten lisäksi isotooppeja on käytetty selvittäessä eläinten ravinnonkäyttöä ja ravintoverkkotasoa (Hobson ym. 1997, Sinisalo ym. 2006, Tucker ym. 2007, Sinisalo ym. 2008, Tucker ym. 2008). Ravintoverkkotason selvityksissä on käytetty lähinnä typen isotooppeja ja määritykset perustuvat raskaan ^{15}N -isotoopin rikastumiseen siirryttäessä alemmilla ravintoverkkotasoilta ylöspäin (Peterson & Fry 1987). Hiilen ^{13}C -isotooppi rikastuu huomattavasti typpeä vähemmän ja soveltuu siksi paremmin ravintokohteiden selvitykseen (Peterson & Fry 1987, Hobson 1999).

Eläimen ravinnonkäytön muuttuessa kudosten isotooppisuhteet alkavat muistuttaa uuden ravinnon isotooppisuhteita (Phillips & Eldridge 2006). Kudosten ja syödynravinnon välisen isotooppien rikastumisen on todettu vaihtelevan eri kudosten ja lajien välillä (Hilderbrand ym. 1996, Hobson ym. 1996). Koska isotooppiarvot muuttuvat siirryttäessä ravintoverkkotasolta toiselle, tutkimuksissa käytetään yleensä fraktinaatiokertoimia, joilla tuloksia voidaan korjata. Fraktinaatiokertoimet määritellään syöttämällä eläimille tiettyä ravintoa tarpeeksi pitkään, jonka jälkeen lasketaan ravinnon ja eläimen kudoksen välinen isotooppien fraktioituminen.

Kun eläimen ravinnonkäyttöä selvitetään isotooppien avulla, tutkimuksessa on mahdollista käyttää useita eri kudoksia, joista jokaisesta on mahdollista saada hieman erilaista tietoa. Eri kudosten isotooppisuhteet muuttuvat eri vauhtia, sillä kudosten uusiutumisenopeus vaihtelee (Tieszen ym. 1983, Sponheimer ym. 2006). Esimerkiksi itämerennorppien ravinnonkäytön muutoksista on saatu uutta tietoa käyttämällä määrityksiin plasma-, maksa- ja lihasnäytteitä (Sinisalo ym. 2008). Hylkeen plasmanäyte kuvastaa viimeisten päivien ravinnonkäyttöä, maksasta saadaan tietoa edellisten viikkojen ravinnosta ja lihas kertoo pidemmästä, jopa useiden kuukausien aikaisesta ravinnonkäytöstä ennen näytteenottoa. Käyttämällä määrityksissä eri kudoksia, on eläimen ravinnonkäytöstä mahdollista saada tietoa useiden eri jaksojen ajalta.

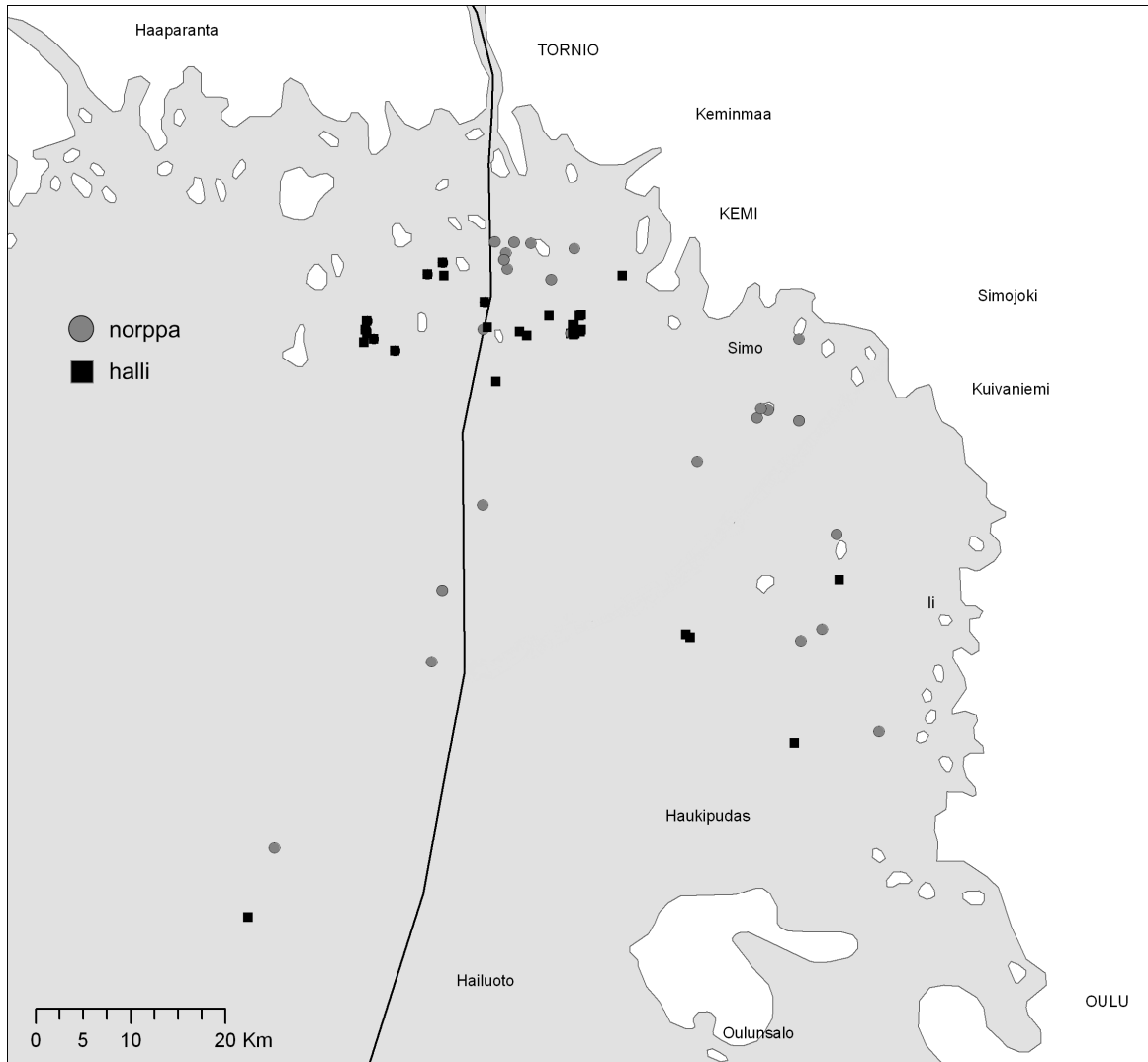
3. AINEISTO JA MENETELMÄT

3.1. Hyljenäytteet

Tutkimuksessa käytetyt hyljenäytteet on kerätty vuosina 2008 ja 2009 Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitoksen hylkeiden ravinnon koostumusta selvittävää hanketta varten. Hylkeet metsästettiin vuonna 2008 kesällä ja vuonna 2009 kesällä ja syksyllä. Hylkeiltä otettiin lihas-, maksa- ja plasmanäytteet. Näytteet säilytettiin Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitoksen pakkasessa ($-20\text{ }^{\circ}\text{C}$), josta ne sitten myöhemmin toimitettiin Jyväskylän yliopistolle.

Hylkeet ($n=100$) on pyydetty Perämeren alueelta touko-marraskuun välisenä aikana (Kuva 3). Ruotsin puolelta pyydettiin yhteensä 18 hallia (vuonna 2008 4 yksilöä ja vuonna 2009 14 yksilöä), joista 11 kesällä ja 7 syksyllä. Vuonna 2008 pyydettiin yhteensä 31 yksilöä (19 hallia ja 12 norppaa) ja vuonna 2009 yhteensä 69 yksilöä (44 hallia ja 25 norppaa). Suuri osa halleista pyydettiin Kemin edustalta, mutta muutamia yksilöitä myös etelämpää Hailuodon ja Iin edustalta. Norpat on pyydetty laajemmalla alueella kuin hallit. Maksanäytteistä ($n=97$, 61 hallia ja 36 norppaa), lihasnäytteistä ($n=96$, 59 hallia ja 37 norppaa) ja plasmanäytteistä ($n=78$, 50 hallia ja 28 norppaa) määritettiin hiilen ja typen vakaiden isotooppien suhteet ($\delta^{13}\text{C}$ ja $\delta^{15}\text{N}$).

Kudosnäytteiden vakaiden isotooppisuhteiden lisäksi hylkeiltä tutkittiin myös ruoansulatuskanava. Ravintomääritykset tehtiin Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitoksen toimesta. Ruoansulatuskanavasta löytyneen sulamattoman ja osittain sulaneen materiaalin, kuten otoliittien ja luiden, avulla tunnistettiin lajit ja arvioitiin eri ravintokohteiden lukumäärä kunkin yksilön suolessa ja mahassa.



Kuva 3. Vuosina 2008 ja 2009 pyydettyjen hallien (n=63) ja norppien (n=37) pyyntipaikat. Samalta paikalta on saatettu pyydystä useita yksilöitä, jolloin kartassa näkyy vain yksi havaintopiste. Karttaan on merkitty Suomen ja Ruotsin välinen raja. (Pohjakartta-aineisto (C) Maanmittauslaitos lupanro. 51/MML/11)

3.2. Saaliskalanäytteet

Tutkimuksen saaliskalat pyydettiin Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitoksen toimesta kesällä vuonna 2008 samanaikaisesti hyljenäytteiden kanssa. Kaloja oli yhteensä 12 eri lajia: ahven (*Perca fluviatilis*), särki (*Rutilus rutilus*), kiiski (*Gymnocephalus gernuus*), kuore, siika, muikku, silakka, mutu (*Phoxinus phoxinus*), nahkiainen (*Lampetra fluviatilis*), salakka (*Alburnus alburnus*), aikuinen lohi, Outajoen kalanviljelylaitoksen lohismoltti, Muonion kalanviljelylaitoksen lohismoltti ja aikuinen taimen. Yksilömäärä kalalajia kohden vaihteli 1 ja 11 välillä. Näytteet oli pyydetty Perämereltä Kemijoen, Simojoen ja Torniojoen suiden läheltä, Hailuodon edustalta sekä Outajoen ja Muonion kalanviljelylaitoksilta. Kalanviljelylaitosten lohia oli ruokittu Royal Respons rehulla.

Kalanäytteistä on määritetty isotooppiarvot ($\delta^{13}\text{C}$ ja $\delta^{15}\text{N}$) vuonna 2009. Lisäksi käytettiin Sinisalo ym. (2006) tutkimuksesta kilkin ja härkäsimpun isotooppiarvoja, koska myös näiden lajien tiedetään kuuluvat hylkeiden saalislajeihin (Söderberg 1975, Sinisalo ym. 2006, Sinisalo ym. 2008). Kilkkiä ja härkäsimpua ei ollut pyydetty samaan aikaan hylkeiden kanssa, mutta ne pystyttiin ottamaan mukaan tutkimukseen, koska niillä tiedetään olevan vakiintunut elinpaikka eikä vaellukset näin ollen vaikuta niiden kudosten isotooppiarvoihin (Kuparinen ym. 1996). Aineistomme sisälsi yhteensä 16 saaliskohdetta (14 eri lajia).

3.3. Hyljenäytteiden käsittely ja isotooppiajot

Pakastettujen lihas- ja maksanäytteiden annettiin sulaa huoneen lämmössä ja kohmeisista näytteistä leikattiin steriileillä välineillä (puhdistettu 70 % alkoholilla) lasilevyn päällä noin 1 cm x 2 cm kokoinen palanen. Koska kudoksen reunoilla saattaa olla epäpuhtauksia, näytepalasta ei leikattu kudoksen reunalta, vaan se otettiin lähempää kudospalan keskikohtaa, jotta epäpuhtauksia ei joutuisi itse näytepalaan. Leikattu palanen laitettiin nimikoituun lasiputkeen ja putki suljettiin parafilmillä. Valmiit näyteputket siirrettiin pahrasiassa pakkaseen (-20 °C) odottamaan jatkokäsittelyä.

Plasmanäytteiden annettiin sulaa huoneen lämmössä ja sulaneita näytteitä sekoitettiin varovasti kääntelemällä näyteputkia ylösalaisin. Tämän jälkeen jokaisesta näyteputkesta kaadettiin noin 1 ml näytettä nimikoituun lasiputkeen. Putket suljettiin parafilmillä ja vietiin pakkaseen (-80 °C) odottamaan jatkokäsittelyä.

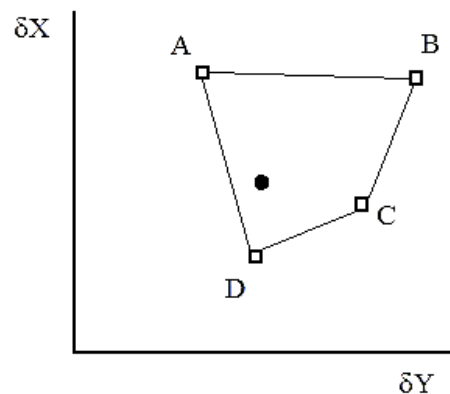
Kaikki näytteet kuivattiin Christ ALPHA 1-4 LD Plus kylmäkuivurilla. Jokaisen näyteputken päällä olevaan parafilmiin pisteltiin terävällä piikillä muutama reikä ennen näytteiden laittamista kylmäkuivuriin. Näytteitä kuivattiin 48 tuntia -31 °C lämpötilassa ja 0,34 bar paineessa. Kuivatut näytteet jauhettiin homogeeniseksi jauheeksi ja jokainen näyteputki suljettiin muovikorkilla. Vakaiden isotooppien määrittämistä varten kustakin näyteputkesta punnittiin analyysiväivä kaksinkertainen 0,5–0,6 mg painoista näytettä tinakuppeihin. Näytteiden tarkat painot kirjattiin ylös. Tinakupit puristettiin pinsettien avulla pieniksi palloiksi. Laboratoriostandardina käytettiin hauen (*Esox lucius*) lihasta, jonka hiilen ja typen isotooppisuhteet tiedettiin.

Hylkeiden eri kudosten hiilen ($^{12}\text{C}/^{13}\text{C}$) ja typen ($^{14}\text{N}/^{15}\text{N}$) vakaiden isotooppien suhteiden mittaamiseen käytettiin FlashEA 1112 alkuaineanalyysointilaitetta yhdistettynä Thermo Finnigan DELTA^{plus} Advantage massaspektrometriin. Isotooppiajoista saadut tulokset korjattiin, sillä ajon aikainen arvojen ajautuminen sekä näytteiden erisuuruiset painot saattavat vaikuttaa tuloksiin. Korjaus perustuu ajossa ajettuihin standardinäytteisiin, joiden isotooppisuhteet tiedetään. Jos rinnakkaisien näytteiden hiilen tai typen arvojen ero korjauksen jälkeen oli suurempi kuin 0,250 ‰, ajoimme vielä kolmannen rinnakkaisnäytteen.

3.4. Tilastolliset testit

Aineisto sisälsi hylkeitä kahdelta vuodelta: 2008 ja 2009. Halusimme yhdistää eri vuosien aineistot ja käsitellä niitä yhtenä kokonaisuutena. Tilastolliseen testaukseen käytettiin PASW Statistics 18-ohjelman parametritonta Mann-Whitneyn U-testiä, joka on järjestyssummatesti. Testi valittiin, koska muuttujat eivät olleet kaikissa ryhmissä normaalijakautuneita.

Ravinnonkäyttötutkimuksissa voidaan käyttää apuna sekoitusmalleja (mixing models), joiden avulla pystytään laskemaan mahdolliset osuudet kaikille niille ravintolajeille, joista saalistajan arvot muodostuvat (Phillips & Gregg 2003, Parnell ym. 2010). Isotooppimäärityksistä saadut hylkeiden ja niiden ravintokohteiden vakaiden isotooppien suhteet on mahdollista syöttää tietokoneohjelmiin (mm. IsoError, IsoSource ja SIAR), joilla mixing model -malleja pystytään ratkaisemaan. Ohjelmat kehittyvät jatkuvasti ja esimerkiksi Parnellin ym. (2010) esittelemä R-ohjelman SIAR-paketti (Stable Isotope Analysis in R) pystyy ottamaan vaihtelun ja epävarmuuden aikaisempia malleja paremmin huomioon. SIAR määrittää ravinto-osuudet Bayesian malliin perustuen laskemalla kullekin ryhmälle tai yksilölle satojatuhansia erilaisia jakaumavaihtoehtoja, joista lopulliset ravinto-osuuksien keskiarvot muodostuvat. Ohjelman avulla pystytään piirtämään hyvin havainnollisia kuvia, jotka ovat apuna tulosten tulkinnassa (Kuva 4). Malleja luotaessa on kuitenkin tarkasti otettava huomioon malleihin liittyvät oletukset ja rajoitteet, jotta tulosten tulkinnassa välttyttäisiin suurilta virheiltiltä (Parnell ym. 2010).



Kuva 4. Yksinkertaistettu kuva mixing model -mallista. δX ja δY ovat kahden eri alkuaineen isotooppisuhteita, kirjaimet A-D kuvastavat eri ravintokohteiden isotooppiarvoja ja keskellä oleva musta pallo kuvastaa saalistajan kudoksen isotooppiarvoa.

Eri ravintokohteiden osuudet hylkeiden ravinnossa laskettiin eri kudosten isotooppiarvojen ($\delta^{13}\text{C}$ ja $\delta^{15}\text{N}$) avulla käyttämällä R-ohjelman SIAR-pakettia, joka on tarkoitettu ratkaisemaan isotooppiaineistojen sekoitusmalleja (Inger ym. 2011). Lihaskudoksen oletetaan kuvaavan muutaman kuukauden aikaista ravinnonkäyttöä, maksakudoksen parin viikon aikaista ravinnonkäyttöä ja plasmakudoksen aivan viime päivinä käytettyä ravintoa.

Vakaat isotoopit rikastuvat (fraktioituvat) ravintoverkossa siirryttäessä tasolta toiselle (Peterson & Fry 1987) ja ravintoverkkojen huippupedoilla δ -arvot ovatkin korkeita. Tämän vuoksi tuloksia korjataan fraktinaatiokertoimilla, jotka voidaan selvittää kokeellisesti kullekin kudokselle. SIAR ottaa huomioon saaliin ja saalistajan kudosten välisen isotooppien fraktioitumisen. Ohjelmaan syötettiin kunkin kudoksen hiilen ja typen fraktinaatiokertoimet, joiden avulla ohjelma korjaa tuloksia. Plasmalle käytimme seerumille määriteltyjä arvoja 0,8 ‰ hiilelle ja 3,1 ‰ typelle (Lesage ym. 2002). Tutkimuksessa halleja, kirjohylkeitä (*Phoca vitulina*) sekä grönlanninhylkeitä (*Phoca groenlandica*) oli pidetty kontrolloiduissa olosuhteissa ja ruokittu silakalla sekä villakuoreella (*Mallotus villosus*) vähintään 10 kuukautta ennen näytteenottoa. Lihakselle ja maksalle käytimme arvoja Hobsonin ym. (1996) tutkimuksesta, jossa halleja oli pidetty kontrolloiduissa olosuhteissa ja ruokittu silakalla vähintään kahden vuoden ajan ennen

näytteenottoa. Arvot olivat 1,3 ‰ lihaksen hiilelle ja 2,4 ‰ lihaksen typelle sekä 0,6 ‰ maksan hiilelle ja 3,1 ‰ maksan typelle.

Kudoksissa olevien rasvojen on todettu vaikuttavan hiilen isotooppiarvoihin (Thompson ym. 2000). Rasvojen $\delta^{13}\text{C}$ -arvojen on osoitettu olevan muiden kudosten arvoja alhaisempia (Schell ym. 1989, Hobson ym. 1997). Tämän vuoksi lihas-, maksa- ja plasmakudosten erilaiset rasva-arvot vaikuttavat isotooppiajoista saataviin tuloksiin. SIAR ottaa huomioon kudoksissa olevan rasvan vaikutuksen tuloksiin. Tämän vuoksi ravinto-osuuksia laskettaessa käytettiin hylkeiden alkuperäisiä isotooppiarvoja, joita ei ollut rasvatorjuttu.

Ravinto-osuuksia laskettaessa hylkeistä muodostettiin ryhmiä iän (nuoret 0–4 vuotta ja vanhat yli 4 vuotta), sukupuolen sekä metsästyskuukauden mukaan (toukokuu, kesä-heinäkuu ja syys-loka-marraskuu). Hylkeiden iät on määritetty RKTL:n toimesta. Ikä määritetään hampaan poikkileikkauksesta juurisedimentin vuosirenkaista (Helle 1983). Ryhmäkohtaisten ravinto-osuuksien lisäksi kesä-heinäkuussa pyydetyille 20 hallille laskettiin kullekin yksilökohtaiset ravinto-osuudet sekä maksa- että plasmakudoksesta. Maksa- ja plasmakudosten ravinto-osuuksien eroja meriryhmän osalta testattiin PASW Statistics 18-ohjelman t-testillä. Jotta yksilöiden (n=20) eri kudosten isotooppiarvoja pystyttiin tutkimaan tarkemmin, hallien eri kudosten isotooppiarvot korjattiin ajon jälkeen niiden sisältämien hiilen ja typen osuuksien perusteella (McConnaughey 1978, Kiljunen ym. 2006, Post ym. 2007) vastaamaan rasvattoman kudoksen arvoja.

4. TULOKSET

4.1. Eri vuosien aineistojen yhdistäminen

Vuosina 2008 ja 2009 pyydettyjen hylkeiden lihas-, maksa- tai plasmakudosten hiilen ja typen isotooppiarvojen ($\delta^{13}\text{C}$ ja $\delta^{15}\text{N}$) välillä ei ollut tilastollisesti merkitsevää eroa, joten eri vuosien tulokset yhdistettiin ja aineistoa käsiteltiin yhtenä kokonaisuutena (Taulukko 2).

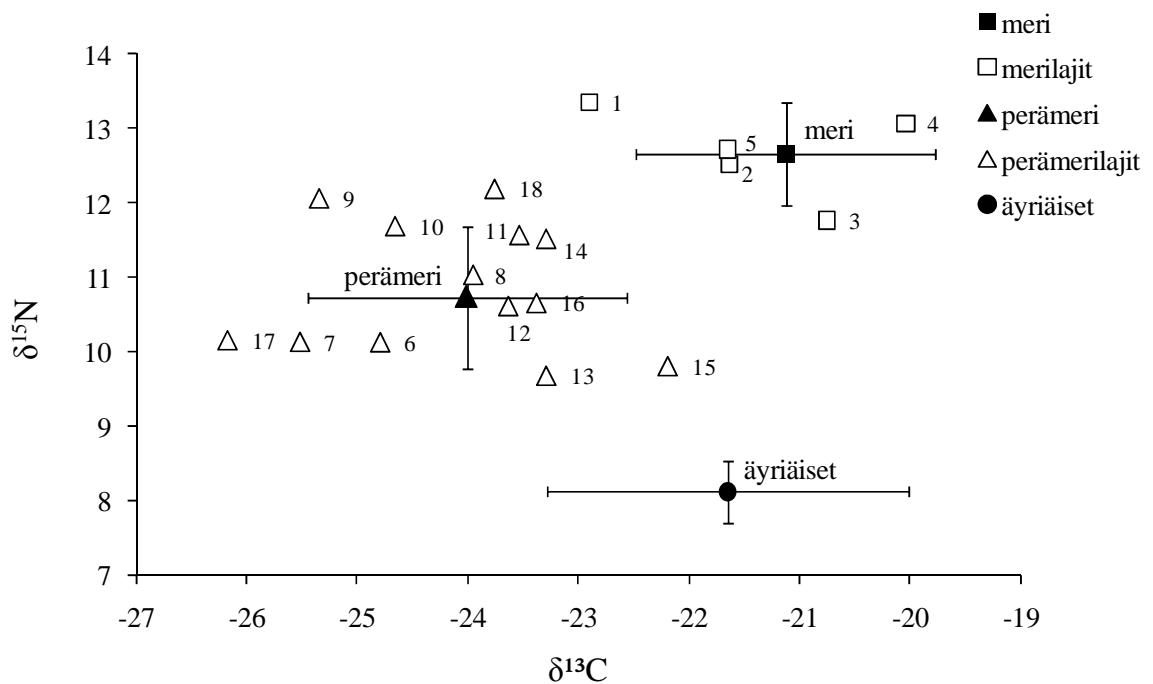
Taulukko 2. Mann-Whitneyn U-testin tulokset eri vuosina (2008 ja 2009) pyydettyjen hylkeiden plasma- maksa- ja lihaskudoksen hiilien ja typen isotooppiarvoille.

kudos	isotooppi	U-testisuure	p-arvo
plasma	$\delta^{13}\text{C}$	486	0,149
plasma	$\delta^{15}\text{N}$	590	0,773
maksa	$\delta^{13}\text{C}$	799	0,083
maksa	$\delta^{15}\text{N}$	1007	0,901
lihas	$\delta^{13}\text{C}$	881	0,322
lihas	$\delta^{15}\text{N}$	837	0,182

4.2. Saaliskalat

Tutkimukseen saaduista kalalajeista valittiin mahdollisiksi saalislajeiksi ne, joiden on todettu olevan tärkeimpiä ravintokohteita hylkeille maha- ja suolistomääritysten (Söderberg 1975, Tormosv & Rezvov 1978, Helle 1983, Pöyhönen 2001, Stenman & Pöyhönen 2005, Sinisalo ym. 2006) sekä loistutkimusten perusteella (Valtonen 1983). Saaliskaloista muodostettiin kolme ryhmää isotooppiarvojen perusteella: meri-, perämeri- ja äyriäisryhmä. Meriryhmä kuvastaa merellistä ylemmän ravintoketjutaso ravintoa ja

siihen kuuluvat aikuiset lohet, kalanviljelylaitosten lohismoltit ja härkäsimppu. Taimenen arvoa ei otettu ryhmäkeskiarvoon mukaan, sillä arvo oli lähes sama kuin lohilla ja olimme saaneet tähän tutkimukseen mukaan vain yhden taimenen. Perämeriryhmä koostuu alueella yleisesti tavattavista parvikalalajeista, jotka muodostavat tärkeän osan hylkeiden ravinnosta. Äyriäisryhmän keskiarvo muodostuu kilkin hiilen ja typen arvosta. Ryhmä kuvastaa alemman ravintoketjutason lajeja kuten äyriäisiä ja kolmipiikkiä. Kolmipiikki kuuluu typpiärvonsa (9.802) perusteella alemman ravintoketjutason lajeihin (Sinisalo ym. 2006). Kullekin ryhmälle laskettiin kaikkien yksilöiden hiilen ja typen isotoopeille keskiarvo sekä keskihajonta (Kuva 5). Meriryhmä: hiili 21,1 ‰ ± 1,4 ja typpi 12,7 ‰ ± 0,7. Perämeriryhmä: hiili 24 ‰ ± 1,4 ja typpi 10,7 ‰ ± 1,9. Äyriäisryhmä: hiili 21,7 ‰ ± 1,6 ja typpi 8,1 ‰ ± 0,4.

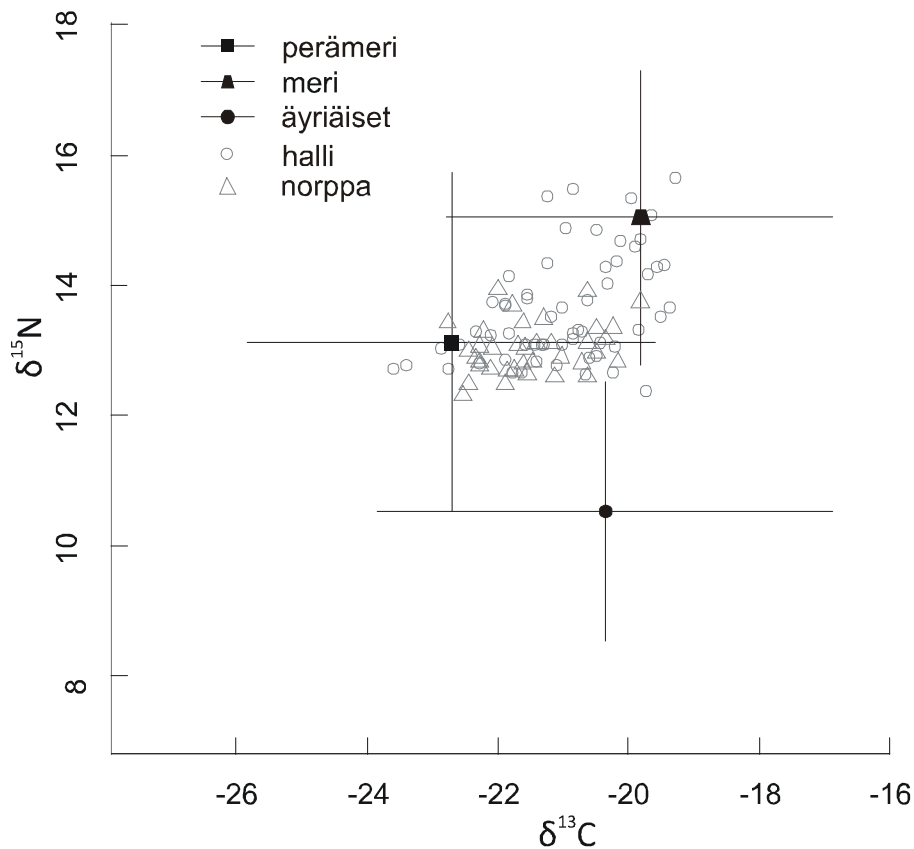


Kuva 5. Saaliskalojen lihaskudoksen isotooppiarvot ($\delta^{13}\text{C}$ ja $\delta^{15}\text{N}$) sekä niistä muodostettujen ryhmien keskiarvot ja keskihajonnat. Meriryhmä: 1=Hailuodon edustan iso lohi, 2=Kemi lohi, 3=Outajoen kalanviljelylaitoksen lohi, 4=Muongion kalanviljelylaitoksen lohi, 5=härkäsimppu. Perämeriryhmä: 6=Kemi silakka, 7=Kemi muikku, 8=Kemi siika, 9=Kemi kiiski, 10=Kemi kuore, 11=Kemi ahven, 12=Kemi särki, 13=Simo salakka, 14=Simo ahven, 15=Simo särki, 16=Simo siika, 17=Simo kiiski, 18=Simo nahkiainen.

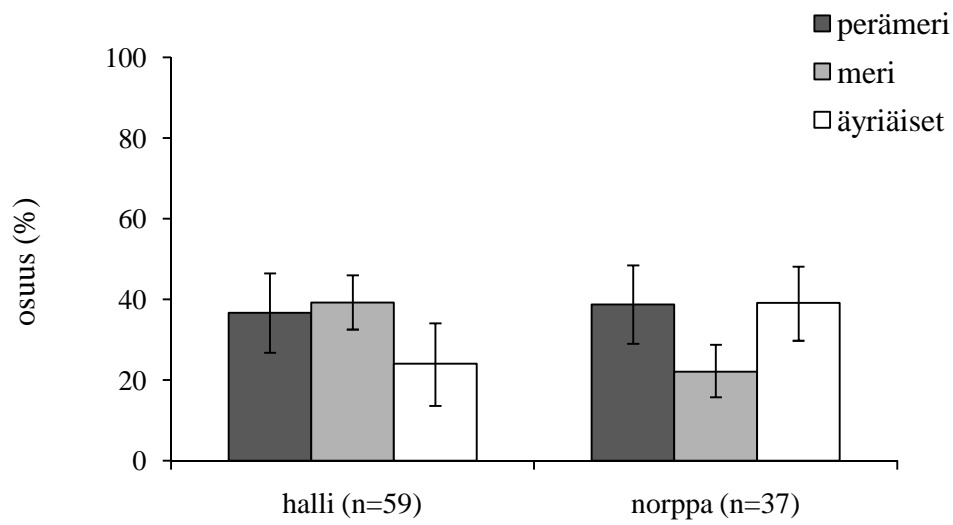
4.3. Hylkeiden pidempiaikainen ravinnonkäyttö

Hylkeiden pidempiaikaista ravinnonkäyttöä selvitettiin lihaskudoksesta, joka kuvastaa ravinnonkäyttöä 2–3 kuukauden ajalta ennen pyydystä. Tämän tutkimuksen hylkeet oli pyydetty touko-marraskuun välisenä aikana, minkä vuoksi tulokset kuvastavat hylkeiden keskivertoravintoa kevään ja syksyn välillä. Hallin ja norpan lihaskudosten isotooppiarvot ($\delta^{13}\text{C}$ ja $\delta^{15}\text{N}$) vaihtelivat hyljeyksilöiden välillä sekä hiilen että typen osalta (Kuva 6). Halleilla yksilöllinen vaihtelu oli suurempaa kuin norpilla. Hallien $\delta^{13}\text{C}$ -arvot vaihtelivat $-22,8$ ‰ ja $-18,6$ ‰ välillä ja $\delta^{15}\text{N}$ $12,4$ ‰ ja $15,7$ ‰ välillä. Norpilla $\delta^{13}\text{C}$ -arvot vaihtelivat $-22,3$ ‰ ja $-19,2$ ‰ välillä ja $\delta^{15}\text{N}$ $12,3$ ‰ ja $13,9$ ‰ välillä.

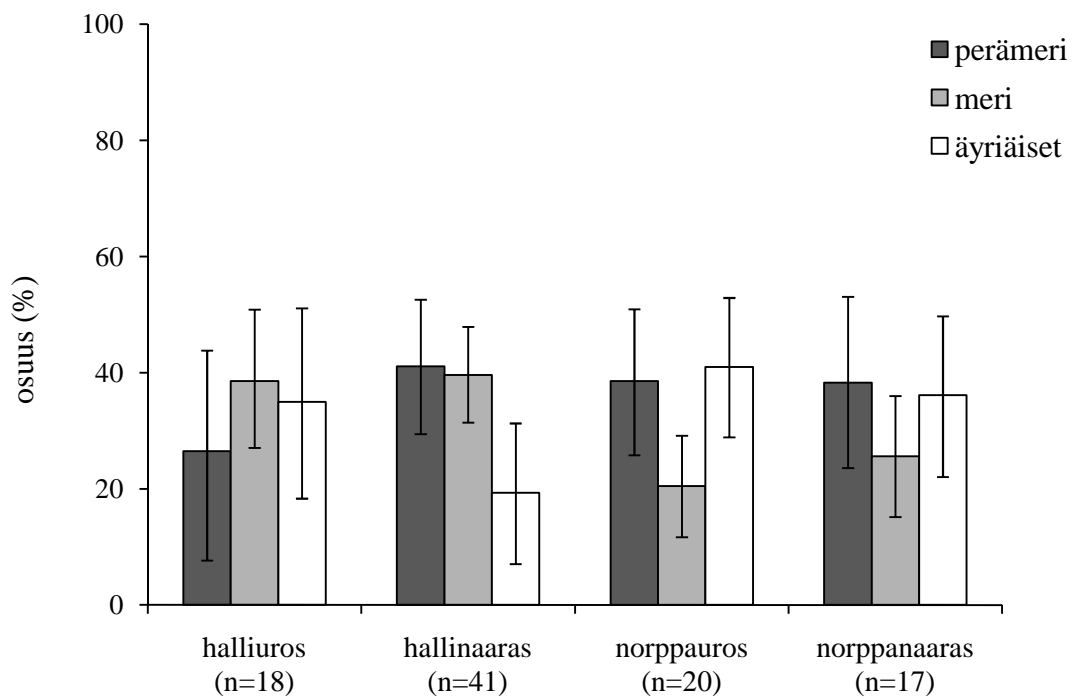
Kunkin saalisryhmän osuus hyljelajin kevään ja syksyn välisestä keskimääräisestä ravinnosta laskettiin R-ohjelmalla (Kuva 7). Hallien pidempiaikainen ravinto koostui 39 % meriryhmästä, 37 % perämeriryhmästä ja loput 24 % alemmista ravintoverkon saalislajeista. Norpilla meriryhmän osuus oli 22 % ja perämeriryhmän ja äyriäisryhmän osuus 39 %. Norppien pidempiaikaisessa ravinnonkäytössä ei ollut suuria eroja sukupuolten välillä (Kuva 8). Sekä urokset että naaraat käyttivät perämeriryhmän kaloja noin 38 %. Norppaurokset käyttivät alemman ravintoverkkotason saalislajeja 41 % ja naaraat 36 %. Naarailta meriryhmän osuus oli 26 % ja uroksilla 20 %. Halleilla oli eroja sukupuolten välillä. Meriryhmän osuus oli molemmilla sukupuolilla lähes yhtä suuri, noin 40 %, mutta äyriäisryhmän osuus urosten ravinnosta oli 35 % ja naaraiden 19 %. Naaraiden ravinnossa perämeriryhmän osuus oli 41 % ja uroksilla 27 %.



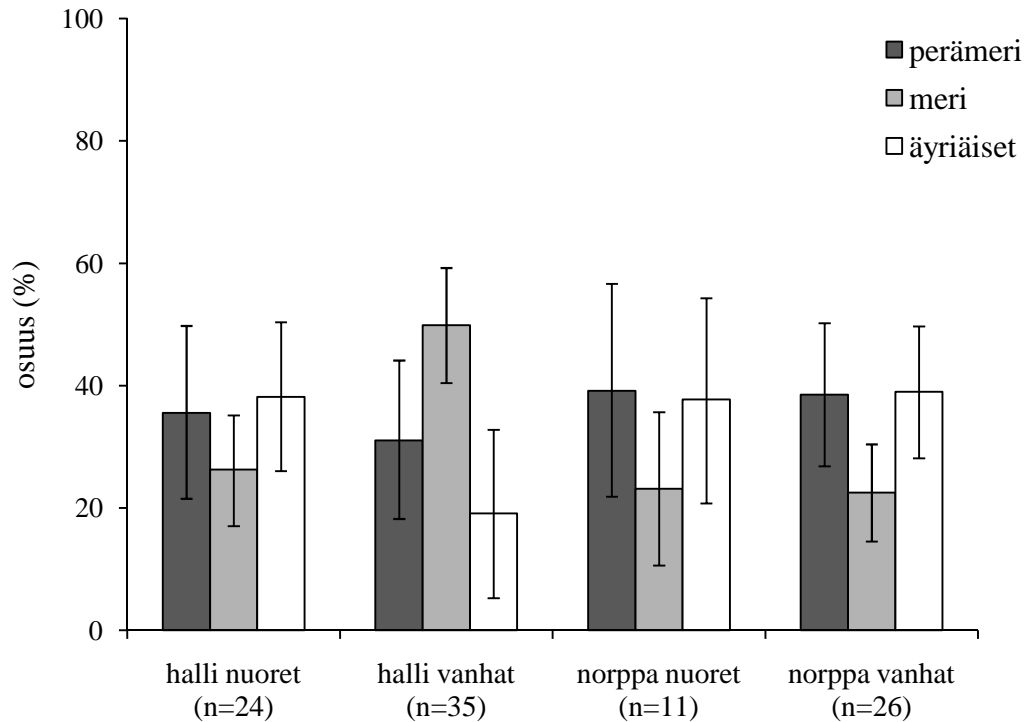
Kuva 6. Hallien, norppien ja saalisryhmien lihaskudoksen hiilen ja typen isotooppiarvot ($\delta^{13}\text{C}$ ja $\delta^{15}\text{N}$) sekä 95 %:n luottamusvälit kullekin saalisryhmälle. Saalisryhmien arvot on korjattu fraktinaatiokertoimilla.



Kuva 7. Hallien ja norppien pidempiaikaisen ravinnon koostumus (%) laskettuna R-ohjelmalla lihaskudoksesta. Pylväisiin on merkitty 95 %:n luottamusvälit.



Kuva 8. Hallien ja norppien pidempiaikaisen ravinnon koostumus (%) eri sukupuolille laskettuna R-ohjelmalla lihaskudoksesta. Pylväisiin on merkitty 95 %:n luottamusvälit.



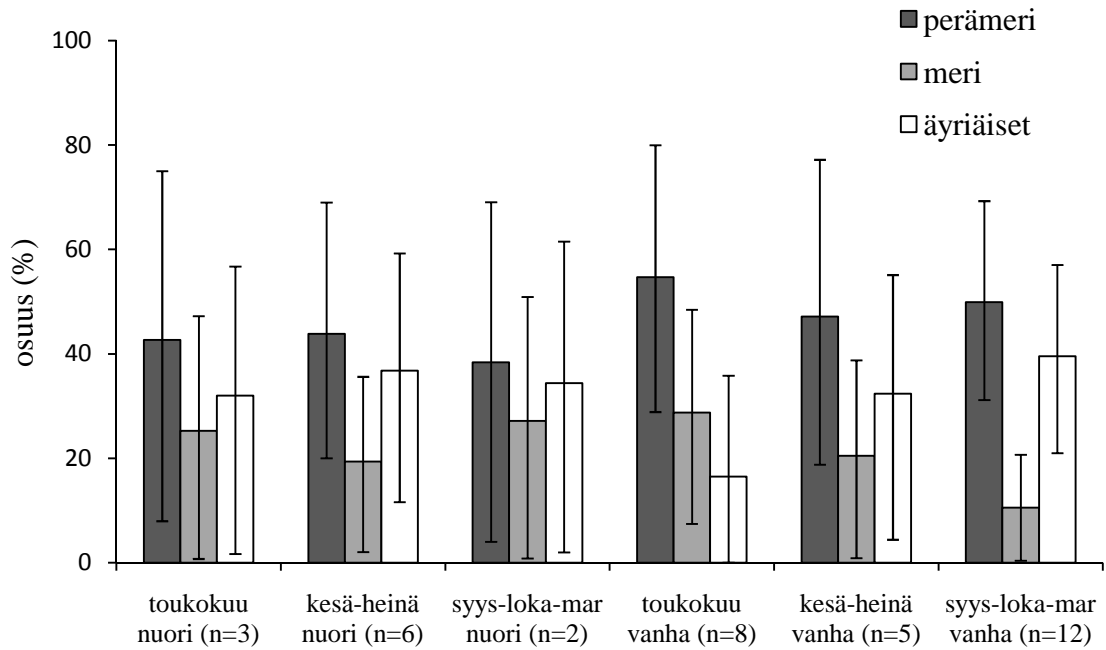
Kuva 9. Hallien ja norppien pidempiaikaisen ravinnon koostumus (%) eri ikäryhmille (nuoret 0-4 vuotta ja vanhat yli 4 vuotta) laskettuna R-ohjelmalla lihaskudoksesta. Pylväisiin on merkitty 95 %:n luottamusvälit.

Vanhojen halliyksilöiden ravinnossa meriryhmän osuus oli selvästi suurempi kuin nuorilla halleilla (Kuva 9). Meriryhmän osuus vanhojen hallien ravinnossa oli 50 %, kun nuorilla yksilöillä vastaava osuus oli 26 %. Perämeriryhmän osuus vanhoilla halleilla oli 31 % ja nuorilla 36 %. Nuorilla halleilla kilkkiryhmän osuus oli 38 %, joka on selvästi suurempi kuin vanhoilla yksilöillä. Sekä vanhoilla että nuorilla norpilla meriryhmän osuus oli 23 % ja perämeriryhmän ja äyriäisryhmän osuus noin 38 %.

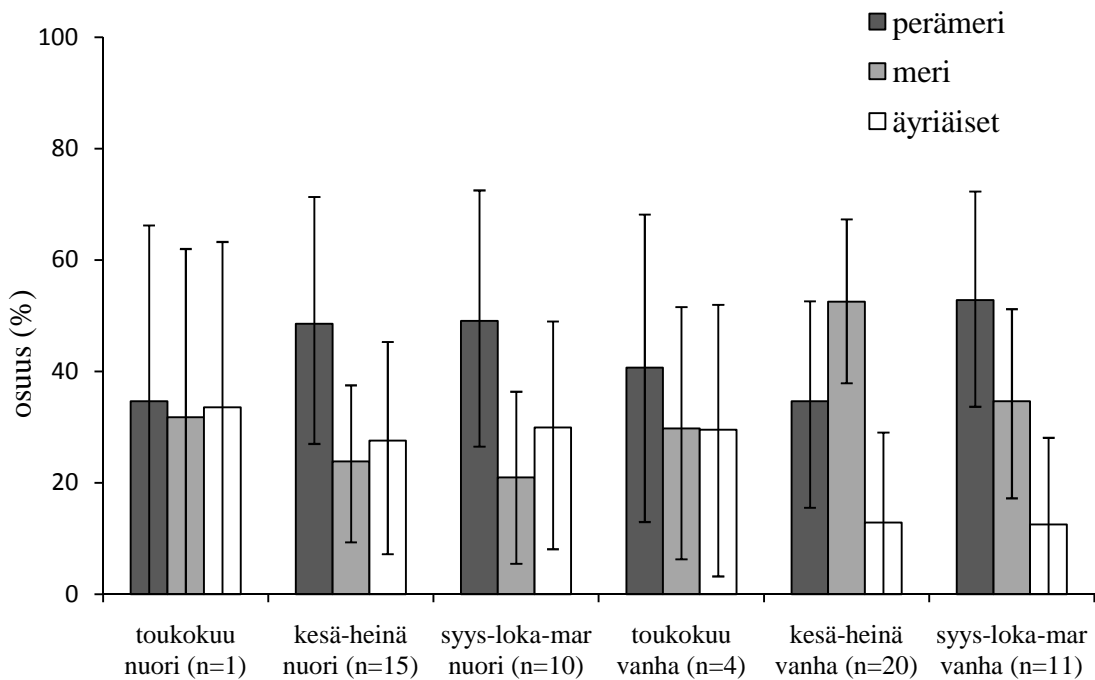
4.4. Hylkeiden lyhytaikainen ravinnonkäyttö

Hylkeiden lyhytaikaista ravinnonkäyttöä selvitettiin maksakudoksesta, joka kuvastaa ravinnonkäyttöä muutaman viikon ajalta ennen pyydystystä. Nuorilla (0–4 vuotta) norpilla ravinnonkäytössä ei ollut suuria vaihteluita eri kuukausien välillä (Kuva 10). Perämeriryhmän osuus oli keskimäärin 40 %, äyriäisryhmän 35 % ja meriryhmän 25 %. Vanhoilla norpilla perämeriryhmän osuus oli kaikkina kuukausina keskimäärin 50 %. Meri- ja äyriäisryhmän osuus vanhojen norppien ravinnossa sen sijaan vaihteli eri kuukausina. Äyriäisryhmän osuus nousi tasaisesti kevään 17 %:sta syksyllä lähes 40 %:in. Vastaavasti meriryhmän osuus laski kevään 29 %:sta syksyllä 11 %:in.

Halleilla ravinnon koostumus vaihteli enemmän kuin norpilla. Nuorilla halleilla ravinnon koostumus oli kesällä ja syksyllä lähes samanlaista (Kuva 11). Perämeriryhmä muodosti tällöin noin 49 % ravinnosta. Vanhojen halliyksilöiden ravinnosta kesäheinäkuussa suurimman osuuden muodosti meriryhmä, jonka osuus oli 53 %. Keväällä ja syksyllä meriryhmän osuus oli huomattavasti alhaisempi. Toukokuussa äyriäisryhmän osuus oli 30 %, mutta kesällä ja syksyllä se laski noin 12 %:in. Perämeriryhmän osuus vanhojen hallien ravinnossa oli suurimmillaan syksyllä, jolloin se oli 53 %.



Kuva 10. Norppien lyhytaikaisen ravinnon koostumus (%) nuorilla (0–4 vuotta) ja vanhoilla (yli 4 vuotta) laskettuna R-ohjelmalla maksakudoksesta. Yksilöt on jaettu kolmeen ryhmään pyydystyskuukauden mukaan. Pylväisiin on merkitty 95 %:n luottamusvälit.



Kuva 11. Hallien lyhytaikaisen ravinnon koostumus (%) nuorilla (0–4 vuotta) ja vanhoilla (yli 4 vuotta) laskettuna R-ohjelmalla maksakudoksesta. Yksilöt on jaettu kolmeen ryhmään pyydystyskuukauden mukaan. Pylväisiin on merkitty 95 %:n luottamusvälit.

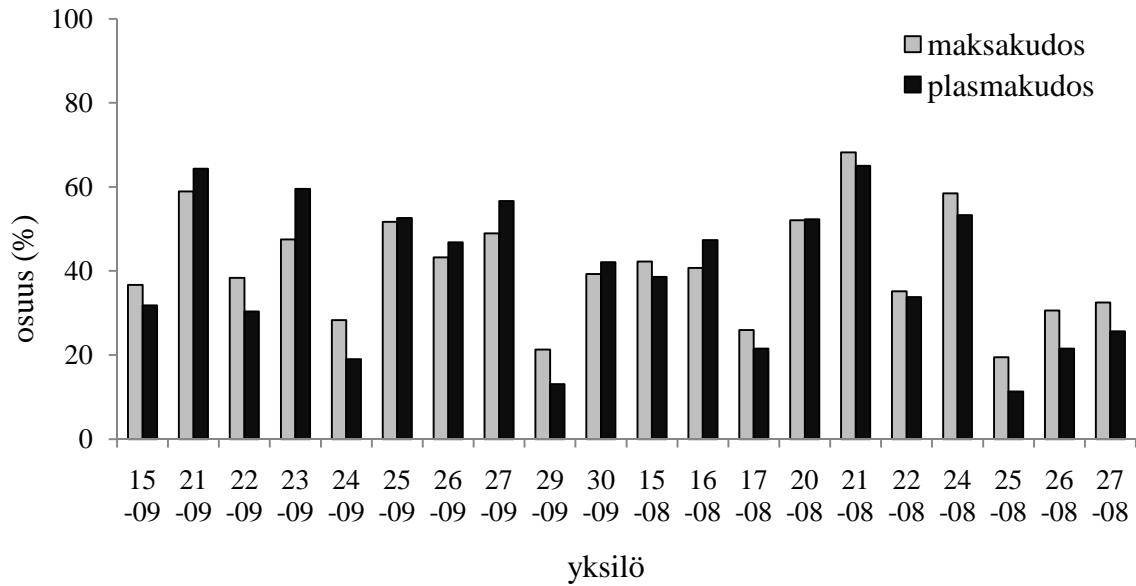
4.5. Hylkeiden yksilöllinen ravinto

Kesällä pyydettyjen vanhojen halliyksilöiden (n=20) maksa- ja plasmakudokset osoittivat selkeästi, että meriryhmän osuus hallien ravinnossa vaihteli yksilöiden välillä (Kuva 12). Maksa- ja plasmakudoksen ravinto-osuuksien välillä ei ollut tilastollisesti merkitsevää eroa (t-testi, $t=0.344$, $p=0.733$). Meriryhmä kattoi hallien ravinnosta plasmakudoksen perusteella 11–65 % ja maksakudoksen perusteella 19–68 %. Kesällä pyydetyistä 20 hallista sekä maksa- että plasmakudoksen perusteella 11 yksilöllä meriryhmän osuus ravinnossa oli 39 % tai suurempaa. Näistä viidellä plasma- ja maksakudoksen perusteella ja lisäksi kahdella pelkän maksakudoksen perusteella meriryhmän osuus oli jopa yli 50 %.

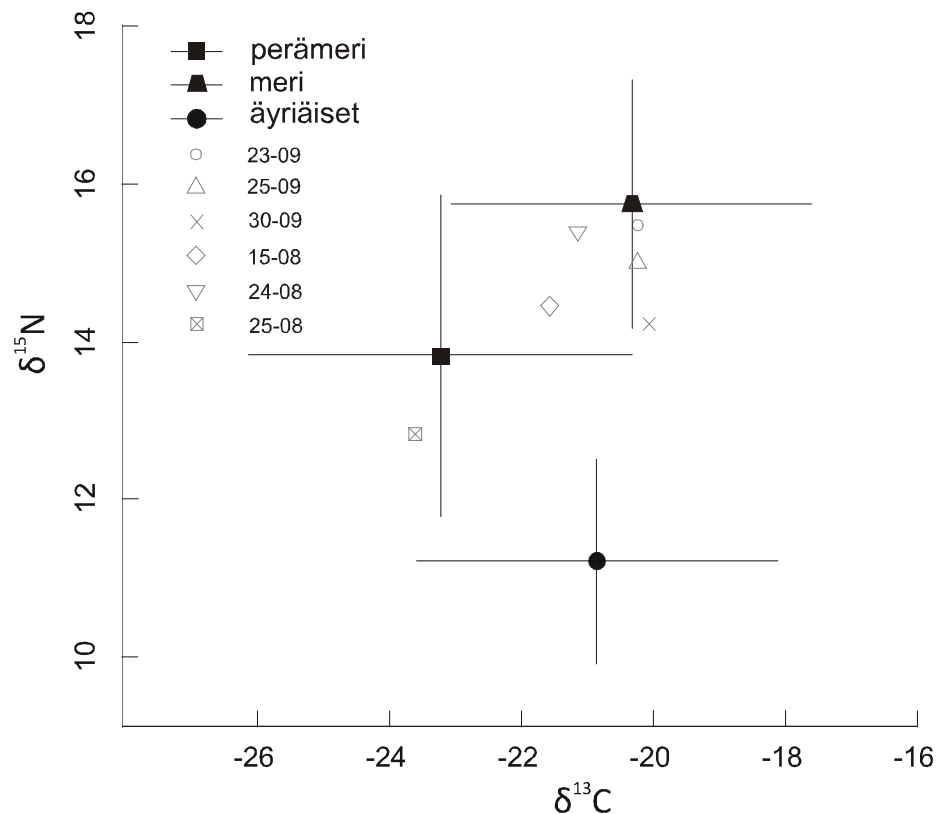
Maha- ja suolistomääritysten perusteella kesä-heinäkuussa pyydetyistä halleista kuusi oli syönyt lohta tai taimenta (Taulukko 3 ja Kuva 13), kolmen yksilön maha oli tyhjä ja muiden yksilöiden (n=11) mahasta löytyi lähinnä muikkua, silakkaa ja siikaa. Kuuden yksilön hiilen ja typen isotooppiarvot sekä meriryhmän ravinto-osuus olivat korkeita viitaten meriryhmän käyttöön ravintona, vaikka meriryhmän kaloja ei niiden suolistosta löytynyt.

Taulukko 3. Kesä-heinäkuussa pyydettyjen hallien sukupuoli (1=uros, 2=naaras), ikä (vuosia), plasmakudoksen isotooppiarvot ($\delta^{13}\text{C}$ ja $\delta^{15}\text{N}$), plasmakudoksen perusteella laskettu meriryhmän ravinto-osuus (%) sekä ravintomääritysten tulokset. Hiilen isotooppiarvot on lipidikorjattu hiilityyppisuhteen perusteella (Kiljunen ym. 2006).

yksilö	sex	ikä	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	meri (%)	maha
15-09	2	5	-20,011	13,900	31,8	tyhjä
21-09	2	13	-18,440	15,657	64,3	19 muikkua
22-09	2	15	-20,942	14,236	30,4	37 silakkaa, 9 siikaa, 5 muikkua/siikaa
23-09	2	8	-18,452	15,474	59,5	2 lohta
24-09	1	6	-20,857	12,947	19,0	tyhjä
25-09	1	11	-18,389	15,009	52,6	1 lohi
26-09	2	12	-21,540	15,893	46,8	1 kuore
27-09	2	8	-18,967	15,411	56,7	7 silakkaa, 14 muikkua, 2 siikaa, 5 muikkua/siikaa
29-09	2	11	-23,794	13,668	13,1	9 muikkua/siikaa, 5 ahventa
30-09	2	24	-18,421	14,234	42,1	1 taimen, 67 särkikalaa
15-08	1	15	-19,771	14,455	38,5	1 lohi, 47 muikkua, 2 siikaa
16-08	2	20	-19,189	14,844	47,3	1 tuntematon
17-08	2	12	-21,421	13,511	21,5	21 silakkaa, 36 siikaa, 30 nilviäistä
20-08	2	8	-19,255	15,347	52,3	1 silakka, 20 muikkua
21-08	2	8	-18,275	15,699	65,0	tyhjä
22-08	2	5	-18,500	14,165	33,8	3 silakkaa, 9 siikaa, 12 muikkua/siikaa
24-08	1	9	-17,578	15,405	53,3	7 lohta
25-08	2	12	-21,235	12,834	11,3	23 silakkaa, 1 taimen, 9 tuntematonta
26-08	2	5	-21,066	13,427	21,5	28 muikkua, 13 siikaa
27-08	2	8	-21,204	13,994	25,6	20 siikaa



Kuva 12. Kesä-heinäkuussa pyydettyjen vanhojen halliyksilöiden (n=20) maksa- ja plasmakudoksen avulla R-ohjelmalla laskettu meriryhmän osuus (%) ravinnosta.



Kuva 13. Ravintomääritysten perusteella lohta tai taimenta syöneiden kesä-heinäkuussa pyydettyjen hallien plasmakudoksen isotooppiarvot ($\delta^{13}\text{C}$ ja $\delta^{15}\text{N}$) sekä saalisryhmät ja niiden 95 %:n luottamusvälit. Saalisryhmien arvot on korjattu fraktinaatiokertoimilla.

5. TULOSTEN TARKASTELU

5.1. Norppien ravinnonkäyttö Perämerellä

5.1.1. Keskimääräinen ravinnonkäyttö kevään ja syksyn välillä

Hylkeiden pidempiaikaista ravinnonkäyttöä selvitettiin lihaskudoksesta määritettyjen vakaiden isotooppien perusteella. Edellisten tutkimuksien tapaan (Sinisalo ym. 2008) lihaskudoksen arvioitiin kuvastavan hylkeiden muutamien kuukausien takaista ravintoa (Kurle & Worthy 2002, Phillips & Eldridge 2006). Koska tutkimukseen pyydetty yksilöt oli pyydystetty touko-marraskuun välisenä aikana, voidaan lihasnäytteiden ajatella kuvaavan hylkeiden keskimääräistä ravinnonkäyttöä kevään ja syksyn välillä. Hylkeet syövät vuosittain kevään ja syksyn välillä samaa ravintoa, sillä eri kudosten isotooppisuhteissa ei ollut tilastollisesti merkitsevää eroa vuosien 2008 ja 2009 välillä.

Norppien $\delta^{13}\text{C}$ -arvot sekä etenkin $\delta^{15}\text{N}$ -arvot olivat selvästi hallien arvoja matalammat (Kuva 6). Alhaiset $\delta^{15}\text{N}$ -arvot kertovat, että norppien käyttämä ravinto koostuu suurelta osin alemman ravintoverkkotason lajeista. Muun muassa Söderberg (1975) sekä Sinisalo (2006) ovat todenneet norppien käyttävän ravintonaan äyriäisiä, kuten kilkkiä, ja venäläisten Tormosovin ja Rezvovin tutkimuksessa (1978) kolmipiikin todettiin olevan tärkeä saalislaji norpille loppukesällä. Kilkin ja kolmipiikin alhaiset $\delta^{15}\text{N}$ -arvot kertovat niiden olevan ravintoverkossa selvästi alempana kuin yleisimmät Perämeren parvikalat. Myös muutaman tämän tutkimuksen norpan mahasta löytyi kolmipiikkiä. Kun norppien hampaita on tutkittu, niiden on todettu soveltuvan hyvin äyriäisten syöntein ja norppien on ajateltu mahdollisesti siivilöivän äyriäisiä tiheistä parvista (Helle 1983). Norpat saalistavat ravintoa samalta ravintoverkon tasolta, mutta typpi-arvoja suurempi hiiliarvojen vaihtelu kertoo niiden saalistavan useita eri kalalajeja.

R-ohjelmalla lihaskudoksesta lasketut ravinto-osuudet kertovat perämeriryhmän lajien olevan tärkeitä ravintokohteita norpille. Myös aiemmat tutkimustulokset tukevat tätä havaintoa, sillä perämeriryhmään kuuluvan silakan on todettu olevan norppien tärkein saalislaji (Pöyhönen 2001, Stenman & Pöyhönen 2005, Lundström ym. 2010). Norpilla sekä perämeriryhmä että äyriäisryhmä muodostivat kevään ja syksyn välisestä keskimääräisestä ravinnosta noin 40 %. Aiempien tutkimusten (Söderberg 1975, Tormosov & Rezvov 1978, Sinisalo ym. 2008) havainnot alemman ravintoverkkotason lajien kuulumisesta norppien ravintoon tukevat tämän tutkimuksen tuloksia.

Koska esimerkiksi Pöyhönen (2001), Stenman & Pöyhönen (2005) sekä Lundström ym. 2007 totesivat tutkimuksissaan, ettei norppien ravintoon juurikaan kuulu lohia tai taimenia, eikä yhdenkään tämän tutkimuksen norpan mahasta löytynyt lohta tai taimenta, voidaan meriryhmän 22 %:n osuuden olettaa kuvastavan lähinnä härkäsimpun käyttöä ravintona. Vaikka härkäsimppuakaan ei löydetty tässä tutkimuksessa kuin muutaman norpan mahasta, sitä on kuitenkin löydetty aiemmissa tutkimuksissa 13 %:lta tutkituista yksilöistä (Söderberg 1975). Pienikokoisen norpan ravinnossa isot lohikalat päätyvätkin vain harvoin saaliiksi.

Sukupuolella ei tässä tutkimuksessa todettu olevan vaikutusta norppien ravinnonkäyttöön. Sekä uroksilla että naarailla eri saalisryhmien osuudet olivat yhtä suuret (Kuva 8) ja molemmat käyttivät eniten Perämeren parvikaloja ja alemman ravintoverkkotason saalislajeja. Koska norpilla ei ole kokoeroa eri sukupuolten välillä, sekä urosten että naaraiden keskimääräisen ravinnon voidaan olettaakin muodostuvan suhteellisen samanlaiseksi. Norpilla ravinnonkäyttö ei myöskään näyttänyt eroavan eri-ikäisten yksilöiden välillä. Vanhoilla (yli 4 vuotta) ja nuorilla (0–4 vuotta) norpilla ravinto-

osuudet olivat lähes samat ja lisäksi ravinto-osuudet olivat lähes samanlaiset kuin nuorilla halleilla.

5.1.2. Lyhytaikainen ravinnonkäyttö ja ajallinen vaihtelu

Maksakudoksen perusteella selvitettiin hylkeiden lyhytaikaista ravinnonkäyttöä. Maksakudos uusiutuu melko nopeasti, minkä vuoksi sen voidaan olettaa kuvastavan hylkeen ravintoa muutamien viimeisten viikkojen aikana ennen pyydystystä (Kurle & Worthy 2001, Phillips & Eldridge 2006). Koska aineisto sisälsi yksilöitä touko- ja marraskuun väliltä, hylkeiden ravinnonkäytön eroja eri kuukausien välillä pystyttiin selvittämään. Kummankin hyljelajin osalta yksilöt jaettiin ryhmiin metsästyskuukauden (toukokuu, kesä-heinäkuu, syys-loka-marraskuu) ja iän (vanhat yli 4 vuotta, nuoret 0–4 vuotta) mukaan.

Norpilla ravintokohteet eivät vaihdelleet paljoa eri kuukausien tai eri-ikäisten yksilöiden välillä (Kuva 10) ja yksilöt söivät keskimäärin samanlaista ravintoa kaikkina kuukausina. Vanhoilla norpilla oli kuitenkin nuoria enemmän vaihtelua kuukausittaisessa ravinnonkäytössä. Perämeriryhmä muodosti selkeästi suurimman osuuden (50 %) vanhojen norppien ravinnosta kaikkina kuukausina, mutta meri- ja äyriäisryhmän osuudet vaihtelivat. Äyriäisryhmän osuus oli alle 20 % toukokuussa, mutta nousi tasaisesti koko kesän ajan ja muodosti lähes 40 % vanhojen norppien ravinnosta loppusyksyllä. Tormosovin ja Rezvovin (1978) tutkimuksen mukaan kolmipiikki on tärkeä ravintokohde norpille loppukesästä ja alkusyksystä. Kilkin taas on todettu olevan tärkeä ravintokohde maaliskuuhuhtikuussa poikimisen ja karvanvaihdon aikaan (Söderberg 1975, Sinisalo ym. 2008), jolloin äyriäiset ovat norpille helppoa ja nopeasti saatavilla olevaa ravintoa. Etenkin loppukesällä ja alkusyksyllä äyriäisryhmän osuus norppien ravinnossa kuvaa kolmipiikin käyttöä. Toukokuussa äyriäisryhmän osuus taas muodostuu luultavasti kolmipiikin lisäksi myös kilkistä.

Meriryhmän osuus vanhoilla norpilla laski kevään 29 %:sta syksyllä 11 %:in ja osuuden muutokset olivat päinvastaisia kuin äyriäisryhmän muutokset. Alkukesällä lohien ja taimenten määrän Perämeren alueella tiedetään kasvavan hetkellisesti melko suureksi. Tällöin alueelle saapuvat merivaellukselta palaavat yksilöt sekä jokien vaelluspoikaset. Lisäksi vuosittain tehtävät lohi- ja taimenistutukset ajoittuvat myös alkukesään. Koska norppien meriryhmän osuudessa ei alkukesällä ollut kasvua, voidaankin olettaa, että vanhojen norppien ravinnossa meriryhmä kattaa lähinnä härkäsimpun, joka kuuluu Perämeren kalafaunaan ympäri vuoden (Kuparinen ym. 1996). Söderbergin (1975) tutkimuksen havainnot härkäsimpun kuulumisesta norppien ravintoon antavat myös tukea tämän tutkimuksen tuloksille.

5.2. Hallien ravinnonkäyttö Perämerellä

5.2.1. Keskimääräinen ravinnonkäyttö kevään ja syksyn välillä

Halleilla oli ravinnonkäytössä havaittavissa selkeää yksilöllistä vaihtelua (Kuva 6). Joidenkin halliyksilöiden korkeat $\delta^{15}\text{N}$ - ja $\delta^{13}\text{C}$ -arvot kertovat niiden ravinnon koostuvan enemmän merellisistä ylemmän ravintoverkkotason lajeista. Hallien onkin todettu syövän merellisiä lajeja kuten lohta, taimenta ja härkäsimpua (Söderberg 1975, Stenman & Pöyhönen 2005, Lundström ym. 2007, Lundström ym. 2010). Hallien ravinnon tiedetään koostuvan ainakin 20 eri saalislajista (Pöyhönen 2001, Lundström ym. 2005), mikä voi olla yksi yksilöiden välistä vaihtelua selittävä tekijä. Hallien joukossa voi olla sellaisia yksilöitä, jotka ovat käyttäneet ravintonaan jotain tiettyä lajia silloin, kun sitä on ollut runsaasti tarjolla.

R-ohjelmalla lihaskudoksesta lasketut ravinto-osuudet kertovat perämeriryhmän ja meriryhmän olevan kaksi tärkeintä saalisryhmää halleille. Kuten norpilla myös halleilla aiemmat tutkimustulokset tukevat havaintoa perämeriryhmän tärkeydestä (Pöyhönen 2001, Stenman & Pöyhönen 2005, Lundström ym. 2007, Lundström ym. 2010). Etenkin vanhempien halliyksilöiden on todettu käyttävän myös lohta ja taimenta ravintonaan ja aiemmissa tutkimuksissa niitä on löydetty keskimäärin 10 %:lta tutkituista yksilöistä (Söderberg 1987, Lundström ym. 2007, Lundström ym. 2010). Tässä tutkimuksessa meriryhmä kattaa hallien keskimääräisestä kevään ja syksyn välisestä ravinnosta 39 %, mutta hallien ei voida olettaa käyttävän vain lohta ja taimenta näin paljoa pidempiaikaisena ravintonaan kevään ja syksyn aikana. Kalakantojen heikon tilan vuoksi lohta ja taimenta ei ole jatkuvasti runsaasti saatavilla, minkä vuoksi meriryhmään kuuluva härkäsimppu muodostaa varmasti osan meriryhmän kontribuutiosta.

Halleilla on havaittavissa selkeää sukupuolidimorfiaa, sillä halliurokset ovat huomattavasti naaraita kookkaampia. Halleilla löytyi myös eroja ravinnonkäytössä eri sukupuolten välillä. Sekä urokset että naaraat käyttivät saman verran meriryhmän kaloja, mutta naarailla äyriäisryhmän osuus oli selvästi pienempi kuin uroksilla, joilla puolestaan perämeriryhmän osuus oli naaraita pienempi. Urokset käyttivät naaraita enemmän alemman ravintoverkkotason saalislajeja ja naaraat taas syövät uroksia enemmän parvikaloja. Tuckerin ym. (2007) tekemä tutkimus hallien ravinnonkäytöstä antaa myös viitteitä siitä, että uroksilla alemman ravintoverkkotason lajit muodostavat suuremman osuuden ravinnossa kuin naarailla.

Nuorten ja vanhojen hallien ravinnossa perämeriryhmän osuus oli yhtä suuri, mutta meri- ja äyriäisryhmän osuuksissa oli eroja (Kuva 9). Nuoret yksilöt käyttivät vahoja enemmän alemman ravintoverkkotason lajeja ja vanhat taas nuoria enemmän meriryhmän lajeja. Aiemmissa tutkimuksissa on havaittu, että nuorten hylkeiden ravinnossa lohi tai taimen eivät ole yleisiä (Lundström ym. 2007, Lundström ym. 2010). Sen sijaan nuoret yksilöt keskittyvät pyytämään helppoa ja yleistä ravintoa, joita perämeri- ja äyriäisryhmän lajit niille tarjoavat.

5.2.2. Lyhytaikainen ravinnonkäyttö ja ajallinen vaihtelu

Nuorilla halleilla ei ollut ajallista vaihtelua ravinnonkäytössä, vaan ne käyttivät samaa ravintoa kesän ja syksyn välillä. Nuorten hallien ravinnosta 50 % koostui Perämeren parvikaloista. Myös vanhoilla halleilla perämeriryhmän osuus oli suuri kaikkina kuukausina. Perämeriryhmän osuus kuitenkin nousi kesän 40 %:sta syksyllä yli 50 %:iin. Perämeren parvikalat näyttävät siis olevan erityisen tärkeää ravintoa vanhoille halleille syksyllä. Erityinen huomio kohdistui kesä-heinäkuussa pyydettyihin vanhoihin halleihin (n=20), joiden meriryhmän osuus oli todella korkea (53 %) ja selvästi suurempi kuin meriryhmän osuus tämän ikäryhmän hallien ravinnosta muina kuukausina. Meriryhmän korkea arvo juuri kesällä viittaa siihen, että vanhat hallit lisäävät etenkin lohien ja taimenten käyttöä juuri niinä kuukausina, jolloin näiden kalalajien määrä Perämerellä kasvaa. Tätä tukevat myös ravintomääritykset näiden hallien maha- ja suolistonäytteistä, sillä yhteensä kuuden yksilön mahasta löytyi lohien tai taimenen jäänteitä.

Äyriäisryhmän osuus vanhojen hallien ravinnossa oli melko alhainen kesän ja syksyn aikana. Toukokuussa pyydettyillä yksilöillä äyriäisryhmän osuus oli kaksinkertainen verrattuna kesän ja syksyn aikana pyydettyihin yksilöihin. Äyriäisryhmän osuus hallien ravinnossa kuvaa luultavasti lähinnä kolmipiikin käyttöä ravintona, sillä äyriäisten ei ole todettu kuuluvan hallien saalislajeihin (Söderberg 1975, Tormosov & Rezvov 1978, Lundström ym. 2007, Lundström ym. 2010). Toukokuussa pyydettyjen yksilöiden alhainen

lukumäärä (n=4) aiheuttaa kuitenkin epävarmuutta tulosten tulkinnassa, minkä vuoksi johtopäätökset ovat vain suuntaa-antavia.

5.3. Hallien ravinnonkäytön yksilöllinen vaihtelu

Maksakudoksen perusteella lasketut ravinto-osuudet osoittivat selkeästi, että vanhat hallit lisäävät meriryhmän lajien käyttöä juuri silloin, kun lohia ja taimenia on runsaimmin Perämeren alueella. Tämän vuoksi kaikille 20:lle kesä-heinäkuussa pyydyttylle vanhalle halliyksilölle laskettiin plasma- ja maksakudoksesta yksilökohtaiset meriryhmän ravinto-osuudet, joita verrattiin lisäksi Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitoksen tekemiin maha- ja suolistomäärityksiin.

Yhdenkään tämän tutkimuksen hallin (n=63) mahasta ei löytynyt härkäsimppua, mutta lohia ja taimenia löytyi yhteensä 12 yksilön mahasta. Tämän vuoksi meriryhmän osuuden voidaan olettaa kuvaavan lähinnä lohien ja taimenien käyttöä ravintona. Kesä-heinäkuussa pyydytyistä 20 hallista 55 %:lla (n=11) meriryhmän osuus ravinnossa kesä-heinäkuussa oli saman verran tai enemmän kuin pitkäaikaisen ravinnonkäytön keskiarvo. Tulos antaakin selvästi viitteitä siitä, että tietyille yksilöille lohi ja taimen voivat muodostua tärkeäksi osaksi ravintoa silloin, kun niitä on helposti saatavilla. On kuitenkin huomioitava, että kaikki hallit eivät tässä tutkimuksessa käyttäneet suuria määriä meriryhmän lajeja, vaikka niitä olisikin ollut helposti saatavilla.

Yhteensä kuudelta kesä-heinäkuussa pyydytyltä hallilta (n=20) löytyi ruoansulatuskanavasta lohta tai taimenta, kolmen yksilön ruoansulatuskanava oli aivan tyhjä ja lopuilta 11 yksilöltä suolistosta löytyi lähinnä perämeriryhmään kuuluvia kalalajeja, kuten silakkaa, muikkua ja siikaa (Taulukko 3). Kuudesta lohta tai taimenta syöneestä yksilöstä viidellä oli myös korkeat meriryhmän ravinto-osuudet sekä vakaiden isotooppien arvot. Korkeat maksan ja plasman vakaiden isotooppien arvot viittaavat siihen, että yksilöt ovat juuri syöneet lohta tai taimenta. Suolistomääritysten tulokset tukevat isotooppiarvoja. Selvä poikkeus näiden kuuden lohta tai taimenta syöneen yksilön joukossa on halli 25-08. Tämän yksilön mahasta löytyi yksi taimen, mutta maksa- ja plasmakudoksen isotooppiarvot tai meriryhmän ravinto-osuudet (19 % ja 11 %) eivät viittaa aikuisen taimenien käyttöön ravintona. Yksilö 25-08 sijoittuu myös melko kauaksi muista lohta syöneistä yksilöistä plasmakudoksen hiilen ja typen isotooppien perusteella piirrettyssä kuvassa (Kuva 13). Tämän vuoksi voidaan olettaa, että kyseinen yksilö on vain hyvin satunnainen lohien ja taimenien syöjä ja on juuri syönyt yhden taimenien. On myös mahdollista, että yksilö on syönyt luonnonlohen tai luonnontaimenien smoltin, joiden isotooppiarvot ovat huomattavasti aikuisia yksilöitä alhaisemmat.

Vaikka lohta tai taimenta löytyi vain kuuden kesä-heinäkuussa pyydytyn yksilön ruoansulatuskanavasta, voidaan hiilen ja typen korkeiden isotooppiarvojen perusteella kuuden muunkin hallin olettaa käyttäneen meriryhmän lajeja ravintonaan viimeisten päivien tai viikkojen aikana. Yksilöillä 21-09, 26-09, 27-09, 16-08, 20-08 ja 21-08 korkeat vakaiden isotooppien arvot ja meriryhmän osuus viittaavat selvästi lohien tai taimenien syöntiin Perämeren lajien lisäksi. Muiden kahdeksan hallin osalta meriryhmän osuus, isotooppiarvot sekä ravintomääritysten tulokset viittaavat näiden yksilöiden käyttäneen viimeisten viikkojen aikana suurelta osin perämeriryhmän lajeja ravintonaan.

5.4. Hylkeiden vaikutukset kalakantoihin

Itämeren lohi- ja taimenkannat ovat hiljalleen palautumassa 1900-luvun puolivälin kannanromahduksesta. Palautuminen on kuitenkin ollut hidasta ja kannat ovat edelleen kaukana siitä, mitä ne parhaina vuosina ovat olleet. Koko Itämeren alueen lohisaaliit ovat

laskeneet tasaisesti vuodesta 1990 lähtien. Noin 5000 tonnin vuotuinen saalis on laskenut noin 1000 tonniin lähestyttäessä 2010-lukua (Anonyymi 2011d). Lohi ja taimen muodostavat kuitenkin edelleen sekä määrällisesti että arvollisesti tärkeän osan Suomen ammattikalastajien saaliista (Anonyymi 2011a).

Kun tarkastellaan hylkeiden mahdollisia vaikutuksia Itämeren lohi- ja taimenkantoihin, on otettava huomioon, että hylkeet ovat vain yksi kalakantoihin vaikuttava tekijä. Aiemmissa muilla alueilla tehdyissä tutkimuksissa on todettu, että hylkeillä voi olla vaikutuksia jo taantuneisiin kantoihin, mutta hylkeet eivät kuitenkaan yleensä ole pääsyy kantojen heikkoon tilaan (Mohn & Bowen 1996, Hammil & Stenson 2000, Johan ym. 2006). Jotta hylkeiden vaikutuksia kalakantoihin voitaisiin arvioida luotettavasti, tulisi kaikki muutkin kalakantoihin vaikuttavat tekijät tietää. On myös hyvä muistaa, että hylkeet saalistavat paljon kalalajeja, jotka ovat ammattikalastuksen näkökulmasta täysin arvottomia.

Tämän ja aiempien tutkimusten perusteella voidaan todeta, että norppien ravinnossa lohen ja taimenen osuus on todella vähäistä. Näin ollen norpilla ei voida olettaa olevan vaikutusta Itämeren lohikantoihin tai ammattikalastukseen. Hallien kohdalla tilanne on kuitenkin hieman erilainen. Sekä vakaiden isotooppien menetelmän että perinteisten ravintomäärittysten perusteella hallien on todettu käyttävän lohta ja taimenta ravintonaan. Näiden kalojen määrä hallien ravinnossa kuitenkin vaihtelee paljon eri kuukausien välillä. Kun lohta ja taimenta alkukesästä on Perämeren alueella runsaasti tarjolla, saalistavat etenkin vanhat halliyksilöt tällöin niitä normaalia enemmän. On kuitenkin huomionarvoista, että kaikki halliyksilöt eivät lisää lohen ja taimenen osuutta ravinnossaan, vaikka niitä olisikin runsaasti tarjolla.

Kun hylkeet saalistavat kaloja, kappalemääräisesti pienten parvikalojen kulutus on paljon suurempaa kuin esimerkiksi lohen. Jos halli saalistaa silakkaa, se syö niitä useita kappaleita, jotta päivittäinen noin 5–8 kg:n (Söderberg 1975) ravinnontarve täyttyisi. Jos taas ravintona ovat olleet lohi ja taimen, jo muutamat isot yksilöt saattavat riittää tyydyttämään hylkeen ravinnontarpeen vuorokaudeksi. Näin ollen kappalemääräisesti lohen ja taimenen osuus hallien ravinnossa saattaa olla melko pieni.

Hallien kalastajille aiheuttamat vahingot tulisi saada vähenemään, jotta kalastajat pystyisivät harjoittamaan elinkeinoaan myös tulevaisuudessa. Hylkeet aiheuttavat tappioita kalastajille vahingoittamalla rysiä ja syömällä saalista. Hylkeiden läsnäolo kalastusalueilla saattaa myös karkottaa kaloja pois alueelta (Varjopuro 2011). Koska tässä tutkimuksessa vanhojen halliyksilöiden todettiin lisäävän lohen- ja taimenen käyttöä ravintonaan alkukesällä, pitäisi miettiä, olisiko tätä tietoa mahdollista käyttää hyväksi, kun pohditaan keinoja hyljevahinkojen vähentämiseksi. Vielä on kuitenkin selvittämättä, kuinka paljon hylkeet todellisuudessa syövät kaloja suoraan rysistä ja ovatko rysissä ruokailleet yksilöt juuri vanhoja halleja. Tulevaisuudessa lisätietoa saadaan muun muassa Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitoksen hankkeesta, jossa hallien käyttäytymistä selvitetään satelliittipohjaisen seurannan avulla (Kunnasranta & Lehtonen 2010).

5.5. Virhelähteet

Tämän tutkimuksen tulokset ovat keskiarvoja ja siksi niitä tulee tulkita varovasti eikä liian radikaaleja johtopäätöksiä tulisi tehdä. Keskiarvot saattavat hävittää ja kätkeä sisäänsä paljon tärkeää tietoa. Mitä enemmän tietoa yhdistetään yhdeksi keskiarvoksi, sitä hankalampaa on tarkkojen johtopäätösten tekeminen. Tässä tutkimuksessa R-ohjelmalla lasketut ravinto-osuudet ovat keskiarvoja, jotka perustuvat ohjelman laskemiin tuhansiin

mahdollisiin jakaumiin. Keskiarvojen lisäksi tutkimuksessa oli mukana ravintomääritysten tulokset, joita käytettiin tukemaan hylkeiden viimeaikaisen ravinnonkäytön tuloksia.

Ravinto-osuuksia laskettaessa kalalajeista muodostettiin kolme saalislajiryhmää. Koska saalislajeja oli paljon ja niiden isotooppiarvot vaihtelivat, saalisryhmien keskihajonnat muodostuivat melko suuriksi. Tämä on tärkeää ottaa huomioon, kun arvioidaan eri saalisryhmien osuutta hylkeiden ravinnossa. Kun ravinto-osuuksia lähdetään laskemaan, saalistajien tulisi olla saalisryhmien muodostaman kolmion sisäpuolella. R-ohjelma laskee ravinto-osuudet myös niille yksilöille, jotka eivät ole kolmion sisäpuolella, mutta tällöin tulokset eivät ole luotettavia. Tässä tutkimuksessa lähes kaikki yksilöt olivat kolmion sisäpuolella, kun saalisryhmien keskihajonnat otetaan huomioon.

Koska hiilen ja typen vakaat isotoopit, eri kudosten ravinto-osuudet sekä ravintomääritysten tulokset tukivat toisiaan, pystyimme melko suurella varmuudella sanomaan, että kesä-heinäkuussa pyydetty 20 hallia eivät olleet tehneet viimeisten parin viikon aikana pitkiä vaelluksia. Jos joukossa olisi ollut yksilöitä, joilla eri kudosten ravinto-osuudet tai isotooppiarvot olisivat eronneet paljon toisistaan, yksilöt olisivat saattaneet olla Perämerelle Itämeren muista osista vaeltaneita hylkeitä. Tämän varmistamiseksi hallien kudoksista olisi syytä määrittää hiilen ja typen lisäksi myös muita vakaita isotooppeja. Esimerkiksi hapen tai rikin isotooppisuhteet tarjoavat mielenkiintoisen aineiston tutkia hylkeiden saalistusta Itämeren eri osissa. Molempien isotooppisuhteet muodostavat jyrkän siirtymän makeasta suolaisempaan veteen (Fry 2006, 2007).

Aineistossa oli yhteensä 100 hyljettä. Tämä yksilömäärä ei vielä kuitenkaan ole kovin suuri eikä yksilöiden lukumäärä ollut riittävän suuri kaikissa ryhmissä silloin, kun aineistoa jaettiin iän ja pyyntikuukauden mukaan. Tämän vuoksi kuukausittaiset tulokset joidenkin kuukausien osalta ovat vain suuntaa antavia eikä varsinaisia johtopäätöksiä voida niiden pohjalta tehdä. Jotta saataisiin yhä tarkempaa tietoa hylkeiden ravinnonkäytöstä, tulisi asiaa tutkia aineistolla, jossa yksilömäärä on huomattavasti suurempi kuin tässä tutkimuksessa. Tällöin olisi mahdollista selvittää eroja sukupuolten, ikäryhmien ja kuukausien välillä vielä tarkemmin.

5.6. Yhteenveto

Tämän tutkimuksen tarkoituksena on ollut luoda entistä selkeämpi ja tarkempi kuva hallien ja itämerennorppien ravinnonkäytöstä Perämeren alueella. Halleilla ravinnonkäytön vaihtelu oli selvästi suurempaa kuin norpilla. Hallit syövät norppia enemmän meriryhmän kaloja ja norpat käyttävät halleja enemmän alemman ravintoverkkotason lajeja. Hallien ja norppien väliset erot ravinnonkäytössä eri kuukausina olivat selkeimmät vanhojen yksilöiden välillä. Vanhat norpat syövät äyriäisryhmän kolmipiikkiä etenkin loppukesällä ja syksyllä, kun taas halleilla äyriäisryhmän osuus on tällöin alhainen. Nuorten norppien ja hallien ravinto oli hyvin samankaltaista. Tämä selittyy luultavasti sillä, että yksilöiden väliset kokoerot eri lajien välillä eivät vielä ole kovin suuria nuorilla yksilöillä. Perämeriryhmän osuuden pysyminen tasaisena (35–40 %) kaikkina kuukausina sekä halleilla että norpilla kuvastaa hyvin sitä, että Perämeren alueen parvikalat, kuten silakka ja muikku, ovat yleensä tärkein ravinnonlähde kummallekin lajille.

Koko aineistossa oli yhteensä 63 hallia, joista 12 ruoansulatuskanavasta löytyi lohta tai taimenta. Näistä kahdestatoista yksilöstä kuusi kuului kesä-heinäkuussa pyydettyjen vanhojen hallien ryhmään. Sekä urokset että naaraat olivat syöneet lohta ja pääsääntöisesti yksilöt olivat vanhoja. Vain kahden nuoren hallinaaraan (10-08, 28-09) mahasta löytyi lohta. Tällä 100 hyljeyksilön aineistolla tehdyn tutkimuksen perusteella voidaan erityisesti tiettyjen vanhojen halliyksilöiden todeta käyttävän meriryhmän kaloja ravintonaan

normaalia enemmän silloin, kun lohet ja taimenet esiintyvät runsaina Perämerellä. Koska hallien suolistosta löytyi lohta ja taimenta, mutta ei härkäsimppua, voidaan lohien ja taimenen olettaa muodostavan suuren osuuden meriryhmän kontribuutiosta. Isotooppi- ja suolistomääritysten perusteella yhteensä 36 % halleista on käyttänyt ravinnokseen enemmän meriryhmän kaloja kuin perämeren parvikaloja tai alemman ravintoverkkotason lajeja. Pelkkien suolistomääritysten perusteella osuus on 19 % ja isotooppimääritysten perusteella 27 %.

Tämä tutkimus on tuonut jälleen uutta tietoa hylkeiden ravinnonkäytöstä ja vahvistanut entisestään useita jo aiemmin tutkittuja asioita. Tutkimuksia hylkeiden ravinnonkäytöstä tulisi kuitenkin edelleen jatkaa, sillä esimerkiksi hylkeiden ravinnonkäytöstä talvikuukausina ei juuri ole saatu tietoa. Kalarysiä on pyritty kehittämään kestävämmiksi, jotta hylkeet eivät pääse aiheuttamaan vahinkoja. Kehitystyö jatkuu edelleen, mutta olisi myös tärkeää selvittää, ovatko rysissä vierailleet hylkeet vanhoja vai nuoria yksilöitä ja kuinka paljon ne oikeastaan syövät kaloja rysistä. Tulevaisuudessa uusille hyljetutkimuksille onkin selvästi tarvetta.

KIITOKSET

Suurin kiitos kuuluu ohjaajalleni Tuula Sinisalolle, joka on jaksanut kärsivällisesti auttaa ja neuvoa työn jokaisessa vaiheessa. Haluan kiittää myös muita ohjaajiani Roger Jonesia sekä Mervi Kunnasrantaa arvokkaista kommentteista. Kiitokset Mikko Kiljuselle, joka opetti R-ohjelman käyttöä, lainasi Scriptiä ja antoi tärkeitä vinkkejä ja neuvoja useaan kertaan. Kiitokset Anssi Lensulle avusta kartan luomisessa sekä Jari Syvärännalle avusta kuvien muokkauksessa. Lämmin kiitos myös Jatta Karhuselle ja Timo Marjomäelle työni ulkoasun kommentoinnista.

KIRJALLISUUS

- Anonyymi 1999. *Baltic salmon rivers – status in the late 1990s as reported by the countries in the Baltic Region*. The Swedish Environmental Protection Agency & The Swedish National Board of Fisheries, Göteborg.
- Anonyymi 2006. *Ammattikalastus merellä 2005*. Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitos, Helsinki.
- Anonyymi 2007a. *Ammattikalastus merellä 2006*. Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitos, Helsinki.
- Anonyymi 2007b. *Itämeren hyljekantojen hoitosuunnitelma*. Maa- ja metsätalousministeriö, Suomi.
- Anonyymi 2008. *Ammattikalastus merellä 2007*. Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitos, Helsinki.
- Anonyymi 2009. *Ammattikalastus merellä 2008*. Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitos, Helsinki.
- Anonyymi 2010a. *Ammattikalastus merellä 2009*. Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitos, Helsinki.
- Anonyymi 2010b. *Lohi ja järvilohi*. http://www.rktl.fi/kala/tietoa_kalalajeista/lohi_jarvilohi/. Luettu 3.7.2011.
- Anonyymi 2010c. *Määräyskirje itämerennorpan ja hallin metsästyksestä*. http://www.mmm.fi/attachments/riistatalous/5rbjt5JD4/hyljemäärays_fi_2010.pdf. Luettu 22.5.2011.
- Anonyymi 2011a. *Ammattikalastus merellä 2010*. Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitos, Helsinki.
- Anonyymi 2011b. *Kalavarojen arviointi*. <http://www.rktl.fi/kala/kalavarat/>. Luettu 24.5.2011.
- Anonyymi 2011c. *Vuoden 2010 kalaistutukset*. http://www.rktl.fi/kala/istutustutkimukset/rktln_kalaistutukset/vuoden_kalaistutukset_4.html. Luettu 22.5.2011.

- Anonyymi 2011d. *Lohisaaliit Itämeressä.*
http://www.rktl.fi/kala/tietoa_kalalajeista/lohi_jarvilohi/lohisaaliit_itameressa.html. Luettu 23.5.2011.
- Aurioles-Gamboa D., Newsome S.D., Salazar-Pico S. & Koch P.L. 2009. Stable Isotope Differences between Sea Lions (*Zalophus*) from the Gulf of California and Galápagos Islands. *J. Mammal.* 90: 1410-1420.
- Borgnia M., Vila B.L. & Cassini M.H. 2010. Foraging ecology of Vicuna, *Vicugna vicugna*, in dry Puna of Argentina. *Small Ruminant Res.* 88: 44-53.
- Brown R.D. & Braaten R.O. 1998. Spatial and temporal variability of Canadian monthly snow depths, 1946-1995. *Atmos. Ocean* 36: 37-54.
- Burton R.K. 1999. Isotopic tracking of foraging and long-distance migration in northeastern Pacific pinnipeds. *Oecologia* 119: 578-585.
- Bäckling B-M., Moraeus C., Kunnasranta M. & Isomursu M. 2010. Health Assessment in the Baltic gray seal (*Halichoerus grypus*). HELCOM Indicator Fact Sheets 2010. http://www.helcom.fi/environment2/ifs/en_GB/cover/. Luettu 23.5.2011.
- Dietz R., Teilmann J., Henriksen O.D. & Laidre K. 2003. Movements of seals from Rødsand seal sanctuary monitored by satellite telemetry. Relative importance of the Nysted Offshore wind farm area to the seals. *National Environmental Research Institute, NERI technical Report* 429: 1-44.
- Fry B. 2006. *Stable Isotope Ecology*. Springer US, USA.
- Fry B. 2007. Coupled N, C and S stable isotope measurements using a dual-column gas chromatography system. *Rapid Comm. Mass Sp.* 21: 750-756.
- Hammil M.O. & Stensson G.B. 2000. Estimated Prey Consumption by Harp seals (*Phoca groenlandica*), Hooded seals (*Cystophora cristata*), Grey seals (*Halichoerus grypus*) and Harbour seals (*Phoca vitulina*) in Atlantic Canada. *J. Northw. Atl. Fish. Sci.* 26: 1-23.
- Harding K.C. & Härkönen T.J. 1999. Development in the Baltic Grey Seal (*Halichoerus grypus*) and Ringed Seal (*Phoca hispida*) Populations during the 20th Century. *Ambio* 28: 619-627.
- Helle E. 1980. Aerial census of ringed seals *Pusa hispida* basking on the ice of the Bothnina Bay, Baltic. *Holarctic. Ecol.* 3: 183-189.
- Helle E. 1983. *Hylkeiden elämää*. Vaasa oy, Vaasa.
- Helle E. & Stenman O. 1990. Sälstammarna I Östersjön 1986-1990. *Maaailman Luonnon Säätöön Suomen Rahaston raportteja* 3: 1-76.
- Helle E., Nyman M. & Stenman O. 2005. Reproductive capacity of grey and ringed seal females in Finland. International conference on Baltic seals, 15-18 February Helsinki, Finland.
- Hilderbrand G.V.S., Farley C.T., Robbins T. A., Hanley K.T. & Servheen C. 1996. Use of stable isotopes to determine diets of living and extinct bears. *Can. J. Zool.* 74: 2080-2088.
- Hobson K.A. 1999. Tracing origins and migration of wild life using stable isotopes: a review. *Oecologia* 120: 314-326.
- Hobson K.A., Schell D.M., Renouf D. & Noseworthy E. 1996. Stable carbon and nitrogen isotopic fractionation between diet and tissues of captive seals: Implications for dietary reconstructions involving marine mammals. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 53: 528-533.
- Hobson K.A., Sease J.L., Merrick R.L. & Piatt J.F. 1997. Investigating trophic relationships of pinnipeds in Alaska and Washington using sable isotope ratios of nitrogen and carbon. *Mar. Mammal Sci.* 13: 114-132.

- Härkönen T., Stenman O., Jüssi M., Jüssi I., Sagitov R. & Verevkin M. 1998. Population size and distribution of the Baltic ringed seal (*Phoca hispida botnica*). *NAMMCO Sci. Publ.* 1: 67-180.
- Härkönen T., Jüssi M., Jüssi I., Verevkin M., Dmitrieva L., Helle E., Sagitov V. & Harding K.C. 2008. Seasonal Activity Budget of Adult Ringed Seals. *PloS ONE* 3(4): e2006. DOI: 10.1371/journal.pone.0002006.
- Inger R., Jackson A., Parnell A. & Bearhop S. 2011. Siar V4 (Stable Isotope Analyses in R) *An Ecologist guide*. http://www.tcd.ie/Zoology/research/research/theoretical/siar/SIAR_For_Ecologists.pdf. Luettu 7.3.2011.
- Johan B., Hansen L. & Harding K.C. 2006. On the potential impact of harbour seal predation on the cod population in the eastern North Sea. *J. Sea Res.* 56: 329-337.
- Jones J.I. & Waldron S. 2003. Combined stable isotope and gut contents analysis of food webs in plant-dominated, shallow lakes. *Freshwater Biol.* 48: 1396-1407.
- Jounela P., Suuronen P., Millar R.B. & Koljonen M.L. 2006. Interactions between grey seal (*Halichoerus grypus*), Atlantic salmon (*Salmo salar*), and harvest controls on the salmon fishery in the Gulf of Bothnia. *ICES J. Mar. Sci.* 63: 936-945.
- Jüssi M., Härkönen T., Helle E. & Jüssi I. 2008. Decreasing Ice Coverage Will Reduce the Breeding Success of Baltic Grey Seal (*Halichoerus grypus*) Females. *Ambio* 37: 80-85.
- Karlsson O. 2003. Population structure, movements and site fidelity of grey seals in the Baltic Sea. PhD-thesis, University of Stockholm.
- Karlsson L. & Karlström Ö. 1994. The Baltic salmon (*Salmo salar* L.): its history, present situation and future. *Dana* 10: 61-85.
- Kauppinen T., Siira A. & Suuronen P. 2005. Temporal and regional patterns in seal-induced catch and gear damage in the coastal trap-net fishery in the northern Baltic Sea: effect of netting material on damage. *Fish. Res.* 73: 99-109.
- Kiljunen M., Grey J., Sinisalo T., Harrod C., Immonen H. & Jones R.I. 2006. A revised model for lipid-normalization of carbon stable values from aquatic organisms, and implications for the use of isotope mixing models to evaluate diets of consumers. *J. Appl. Ecol.* 43: 1213-1222.
- Kunnasranta M. 2010. Merihylkeet vuonna 2010. *Riista- ja kalatalous – selvityksiä* 21/2010: 21-23.
- Kunnasranta M. & Lehtonen E. 2010. Rysähallit satelliittiseurannassa. *Metsästäjä* 2: 10-12.
- Kunnasranta M., Isomursu M., Bäckling B.-M., Puntila R. & Moraeus C. 2010. *Health assessment in the Baltic ringed seal (Phoca hispida botnica)*. HELCOM Indicator Fact Sheets 2010. http://www.helcom.fi/environment2/ifs/en_GB/cover/. Luettu 23.5.2011.
- Kuparinen J., Leonardsson K., Mattila J. & Wikner J. 1996. Food web structure and function in the Gulf of Bothnia, the Baltic Sea. *Ambio* 8: 13-21.
- Kurle C.M. & Worthy A.J. 2002. Stable nitrogen and carbon isotope ratios in multiple tissues in the northern fur seal *Callorhinus ursinus*: Implications for dietary and migratory reconstructions. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 236: 289-300.
- Lehtonen E. & Suuronen P. 2010. Live-capture of grey seals in a modified salmon trap. *Fish. Res.* 102: 214-216.
- Lesage V., Hammil M.O. & Kovacs K.M. 2002. Diet-tissue fractionation of stable carbon and nitrogen isotopes in phocid seals. *Mar. Mammal Sci.* 18: 182-193.
- Lott C.A., Meehan T.D. & Heath J.A. 2003. Estimating the latitudinal origins of migratory birds using hydrogen and sulfur stable isotopes in feathers: influence of marine prey base. *Oecologia* 134: 505-510.

- Lundström K., Hjerne O., Alexandersson K. & Karlsson O. 2005. Diet of grey seals (*Halichoerus grypus*) in the Baltic Sea assessed from hard-part prey remains. International conference on Baltic seals, 15–18 February Helsinki, Finland.
- Lundström K., Hjerne O., Alexandersson K. & Karlsson O. 2007. Estimation of Grey seal (*Halichoerus grypus*) diet composition in the Baltic Sea. *NAMMCO Sci. Publ.* 6: 177-196.
- Lundström K., Hjerne O., Lunneryd S-V. & Karlsson O. 2010. Understanding the diet composition of marine mammals: grey seals (*Halichoerus grypus*) in the Baltic Sea. *ICES J. Mar. Sci.* 67: 1230-1239.
- McConnaughey T. 1978. Ecosystems naturally labeled with carbon-13: applications to the study of consumer food-webs. Ms-thesis, University of Alaska.
- Miettinen M., Halkka A., Högmander J., Keränen S., Mäkinen A., Nordström M., Nummelin J. & Soikkeli M. 2005. The ringed seal in the Archipelago Sea, SW Finland: population size and surveys techniques. International conference on Baltic seals, 15–18 February Helsinki, Finland.
- Mohn R. & Bowen W.D. 1996. Grey seal predation on the eastern Scotian Shelf: modelling the impact on Atlantic cod. *Can. J. Fish. Aquat. Sci* 53: 2722-2738.
- Nyman M., Koistinen J., Fant M.L., Vartiainen T. & Helle E. 2002. Current levels of DDT, PCB and trace elements in the Baltic ringed seals (*Phoca hispida baltica*) and grey seals (*Halichoerus grypus*). *Environ. Pollut.* 119: 399-412.
- Oppel S. 2010. Carbon isotope turnover in blood as a measure of arrival time in migratory birds using isotopically distinct environments. *J. Ornithol.* 151: 123-131.
- Palo J. 2003. Genetic diversity and phylogeography of landlocked seals. PhD-thesis, University of Helsinki.
- Parnell A.C., Inger R., Bearhop S. & Jackson A.L. 2010. Source Partitioning Using Stable Isotopes: Coping with Too Much Variation. *PLoS ONE* 5(3): e9672. doi:10.1371/journal.pone.0009672.
- Perrin W.F., Wursig B. & Thewissen J.G.M. 2008. *Encyclopedia of marine mammals*. Academic Press, USA.
- Peterson B.J. & Fry B. 1987. Stable isotopes in ecosystem studies. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 18: 293-320.
- Phillips D.L. & Eldridge P.M. 2006. Estimating the timing of diet shifts using stable isotopes. *Oecologia* 147: 195-203.
- Phillips D.L. & Gregg J.W. 2003. Source partitioning using stable isotopes: coping with too many sources. *Oecologia* 136: 261-269.
- Pilats V. 1991. A survey of Baltic grey seal pups in the West-Estonian Archipelago after the extremely mild winter in 1990. *ICES* 9: 1-8.
- Post M.D., Layman A.C., Arrington A.D., Takimoto G., Quattrochi J. & Montaña C.G. 2007. Getting to the fat of the matter: models, methods and assumptions for dealing with lipids in stable isotope analyses. *Oecologia* 152: 179-189.
- Pöyhönen O. 2001. Nuorten hylkeiden ravinto Suomenlahdella, Lounaisraastossa sekä Merenkurkussa ja Perämerellä. Pro-gradu -tutkielma, Helsingin yliopisto.
- Rassi P., Hyvärinen E., Juslén A. & Mannerkoski I. 2010: *Suomen lajien uhanalaisuus –Punainen kirja 2010*. Ympäristöministeriö & Suomen ympäristökeskus, Helsinki.
- Reijnders P., Brasseur S., van der Toor J., van der Wolf P., Boyd I., Harwood J., Lavigne D. & Lowry L. 1993. *Status survey and conservation action plan – seals, fur seals, sea lions, and walrus*. IUCN, Switzerland.

- Salmi P., Seppänen E. & Ahvonen A. 2004. Ammattikalastajien näkemyksiä hylkeidensuojelualueista. *Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitos, Kala- ja riistaraportteja* 337: 1-16.
- Schell D. M., Saupé S.M. & Haubenstock N. 1989. Bowhead whale (*Balaena mysticetus*) growth and feeding as estimated by $\delta^{13}\text{C}$ techniques. *Mar. Biol.* 103: 433-443.
- Sellick M.J., Kurt Kyser T., Wunder M.B., Chipley D. & Norris D.R. 2009. Geographic variation of strontium and hydrogen isotopes in avian tissue: implications for tracking migration and dispersal. *PLoS One* 4(3): e4735. doi:10.1371/journal.pone.0004735.
- Sinisalo T., Jones R.I., Helle E. & Valtonen E.T. 2008. Changes in diets of individual Baltic ringed seals (*Phoca hispida botnica*) during their breeding season inferred from stable isotope analysis of multiple tissues. *Mar. Mammal Sci.* 24: 159-170.
- Sinisalo T., Valtonen E.T., Helle E. & Jones R.I. 2006. Combining stable isotope and intestinal parasite information to evaluate dietary differences between individual ringed seals (*Phoca hispida botnica*). *Can. J. zoolog.* 84: 823-831.
- Sjöberg M. 1999. Behaviour and movements of the Baltic grey seal. PhD-thesis, Swedish University of Agricultural Sciences.
- Snover M.L., Hohn A.A., Crowder L.B. & Macko S.A. 2010. Combining stable isotopes and skeletal growth marks to detect habitat shifts in juvenile loggerhead sea turtles *Caretta caretta*. *Endang. Species Res.* 13: 25-31.
- Sponheimer M., Robinson T.F., Cerling T.E., Tegland L., Roedler B.L., Ayliffe M.D., Dearing M.D. & Ehleringer J.R. 2006. Turnover of stable carbon isotopes in the muscle, liver, and breath CO_2 of alpacas (*Lama pacos*). *Rapid Commu. Mass Sp.* 20: 1395-1399.
- Stenman O. & Pöyhönen O. 2005. Food remains in the alimentary tracts of the Baltic grey and ringed seal. International conference on Baltic seals, 15–18 February Helsinki, Finland.
- Stenman O., Verevkin M., Dmitrieva L. & Sagitov R. 2005. Numbers and occurrence of ringed seals in the Gulf of Finland in the years 1997–2004. International conference on Baltic seals, 15–18 February Helsinki, Finland.
- Söderberg S. 1975. Feeding habits and commercial damage of seals in the Baltic. In Proceedings from the symposium on the seal in the Baltic, June 4-6, 1975, Lidingö, Sweden. *National Swedish environment protection agency, SNV PM* 591: 66-78.
- Teilmann J., Born E.W. & Acquarone M. 1999. Behaviour of ringed seals tagged with satellite transmitters in the North Water polynya during fast-ice formation. *Can. J. Zool.* 77: 1934-1946.
- Thompson D. R., Phillips R.A., Steward F.M. & Waldron S. 2000. Low $\delta^{13}\text{C}$ signatures in pelagic seabirds: Lipid ingestion as a potential source of ^{13}C -depleted carbon in the *Procellariiformes*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 208: 265-271.
- Tieszen L.L., Boutton T.W., Tesdahl K.G. & Slade N.A. 1983. Fractionation and turnover of stable carbon isotopes in animal tissues: Implications for $\delta^{13}\text{C}$ analysis of diet. *Oecologia* 57: 32-37.
- Tormosov D.D. & Rezvov G.V. 1978. Information on the distribution, number and feeding habits of ringed and grey seals in the Gulf of Finland and Riga in the Baltic Sea. *Finn. Fish. Res.* 37: 14-17.
- Tucker S., Bowen W.D. & Iverson S.J. 2007. Dimensions of diet segregation in grey seals *Halichoerus grypus* revealed through stable isotopes of carbon ($\delta^{13}\text{C}$) and nitrogen ($\delta^{15}\text{N}$). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 339: 271-282.
- Tucker S., Bowen W.D. & Iverson S.J. 2008. Convergence of diet estimates derived from fatty acids and stable isotopes within individual grey seals. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 354: 267-276.

- Valtonen E. T. 1983. On the ecology of *Echinorhynchus salmonis* and two *Corynosoma* species (Acanthocephala) in the fish and seals of the northern Gulf of Bothnia. PhD-thesis, University of Oulu.
- Varjopuro R. 2011. Co-existence of seals and fisheries? Adaptation of a coastal fishery for recovery of the Baltic grey seal. *Mar. Policy* 35: 450-456.
- Waluda C.M., Collins M.A., Black A.D., Staniland I.J. & Trathan P.N. 2010. Linking predator and prey behaviour: contrasts between Antarctic fur seals and macaroni penguins at South Georgia. *Mar. Biol.* 157: 99-112.
- Österblom H., Hansson S., Larsson U., Hjerne O., Wulff F., Elmgren R. & Folke C. 2007. Human-induced Trophic Cascades and Ecological Regime Shifts in the Baltic Sea. *Ecosystems* 10: 877-889.

Liite 1. Hylkeiden eri kudosten hiilen ja typen isotooppiarvot, jotka on korjattu C/N-suhteen perusteella vastaamaan rasvattoman kudoksen arvoja.

yksilö	kk	laji	sex	plasma ¹³ C	plasma ¹⁵ N	maksa ¹³ C	maksa ¹⁵ N	lihas ¹³ C	lihas ¹⁵ N
1-09	5	2	1	0	0	-22,130	13,961	-21,087	13,072
2-09	5	2	1	0	0	-21,521	14,410	-21,217	13,926
3-09	5	2	2	-22,334	13,831	-21,315	14,369	-20,980	13,689
4-09	5	2	2	-21,888	13,752	-21,545	13,632	-21,490	13,058
5-09	5	2	2	-20,448	13,911	-21,215	14,158	-19,508	13,346
6-09	5	2	2	-18,981	14,402	-18,861	14,620	-19,158	13,740
7-09	5	1	2	-21,694	13,339	-21,331	13,674	-21,430	12,798
8-09	5	1	2	-20,554	13,275	-20,386	13,460	-19,759	13,111
9-09	5	1	2	-21,297	13,218	-21,931	13,612	-20,438	12,787
10-09	5	2	2	-21,193	15,194	-20,292	16,208	-19,946	13,905
11-09	5	2	2	-21,608	13,616	-20,606	13,942	-20,896	12,643
12-09	6	1	1	-20,688	13,488	-20,131	13,845	-19,532	13,053
13-09	6	2	2	-21,140	13,910	-20,047	14,006	-19,861	13,339
14-09	6	1	1	-18,749	15,441	-18,262	15,841	-18,890	14,293
15-09	6	1	2	-20,011	13,900	-20,359	14,184	-18,841	13,505
16-09	6	1	2	-22,827	13,048	-22,586	13,700	-21,338	13,281
17-09	6	1	1	-21,309	13,391	-20,566	13,377	-19,963	12,870
18-09	6	1	2	-24,155	13,268	-22,858	13,808	-21,892	13,080
19-09	7	1	2	-21,289	13,483	-21,732	13,976	-20,058	13,247
20-09	7	1	2	-21,611	13,144	-21,241	13,934	-20,588	12,823
21-09	7	1	2	-18,440	15,657	-19,249	16,023	-19,463	14,344
22-09	7	1	2	-20,942	14,236	-21,175	14,877	-20,565	15,356
23-09	7	1	2	-18,452	15,474	-19,416	15,062	-19,633	13,776
24-09	7	1	1	-20,857	12,947	-20,272	13,247	-19,124	12,367
25-09	7	1	1	-18,389	15,009	-19,445	15,420	-19,294	14,294
26-09	7	1	2	-21,540	15,893	-21,976	16,337	-19,981	15,469
27-09	7	1	2	-18,967	15,411	-20,012	15,407	-19,122	14,589
28-09	7	1	2	-22,695	13,785	-22,465	13,548	-22,791	12,718
29-09	7	1	2	-23,794	13,668	-22,105	14,403	-21,256	14,126
30-09	7	1	2	-18,421	14,234	-23,588	14,061	-18,626	13,650
31-09	7	2	1	-20,826	13,612	-20,341	13,710	-19,806	12,966
32-09	9	1	1	0	0	-22,328	13,286	-21,960	12,720
33-09	9	1	2	0	0	-21,653	14,245	0	0
34-09	9	1	2	0	0	-20,807	14,520	-20,192	13,654
35-09	9	1	2	0	0	-20,321	14,284	-19,174	15,318
36-09	9	1	2	0	0	-21,260	13,377	-20,711	13,377
37-09	9	1	2	0	0	-20,469	13,678	0	0
38-09	9	1	1	0	0	-20,255	13,812	-19,929	12,902
39-09	9	1	2	0	0	-19,913	13,769	-19,840	12,920
40-09	9	1	2	0	0	-20,000	15,434	-19,964	14,884
41-09	9	1	2	0	0	-21,299	14,243	-21,252	13,250
42-09	9	1	2	0	0	-21,349	13,767	-20,788	13,787
43-09	10	2	1	-21,492	13,199	-20,535	13,732	-20,708	13,495

yksilö	kk	laji	sex	plasma ¹³ C	plasma ¹⁵ N	maksa ¹³ C	maksa ¹⁵ N	lihas ¹³ C	lihas ¹⁵ N
44-09	10	2	1	-21,742	13,028	-21,114	12,788	-21,562	12,481
45-09	10	2	1	-19,758	13,476	0	0	-19,635	12,588
46-09	10	2	1	-21,588	12,814	-20,612	13,270	20,495	12,688
47-09	10	2	2	-20,713	12,950	-20,606	13,225	-20,239	12,888
48-09	10	2	2	-22,135	13,246	-20,661	13,275	-19,908	13,124
49-09	10	1	1	-23,444	12,859	-22,065	13,429	-21,047	12,670
50-09	10	1	1	-19,822	13,326	-19,849	13,656	-19,576	12,661
51-09	10	1	2	-22,729	13,589	-22,449	13,924	-22,794	12,790
52-09	10	1	2	-20,281	14,431	-20,136	14,853	-19,954	13,305
53-09	10	2	1	-20,360	12,551	-19,841	13,150	-19,347	12,834
54-09	10	2	2	-21,729	12,838	-21,733	13,087	-21,799	12,307
55-09	10	2	2	-20,211	13,597	-20,274	13,585	-19,579	13,169
56-09	10	2	1	-20,730	13,023	-20,713	13,229	-20,066	12,812
57-09	10	2	1	-22,210	13,654	-21,849	14,071	-20,842	13,031
58-09	11	2	1	-22,570	13,291	-21,918	13,801	-21,065	12,695
59-09	11	2	1	-20,861	13,113	-20,848	13,399	-20,457	12,834
60-09	11	2	2	-22,946	13,076	-21,587	13,330	-21,417	12,713
61-09	11	2	1	-21,028	13,661	-21,175	13,601	-21,171	12,827
62-09	11	1	2	-21,406	14,218	-21,434	14,673	-21,419	13,732
63-09	11	1	1	-21,527	14,027	0	0	-22,323	13,038
64-09	11	1	1	-22,046	13,748	-20,775	14,361	-20,438	13,104
65-09	11	1	2	-19,573	14,671	-19,566	15,062	-18,782	14,173
66-09	11	1	2	-20,834	14,449	-20,594	14,798	0	0
67-09	11	1	1	-21,187	13,070	-21,217	13,677	-20,890	13,078
68-09	11	1	1	-19,444	15,240	-19,741	15,901	-19,113	14,673
69-09	11	1	1	-21,006	14,435	0	0	0	0
1-08	5	1	2	0	0	-19,073	14,898	-20,711	14,898
2-08	5	2	2	0	0	-21,109	13,277	-21,318	13,277
3-08	5	2	1	0	0	-21,346	13,915	-21,931	13,915
4-08	5	2	2	0	0	-21,785	14,014	-21,624	14,014
5-08	5	1	2	0	0	-20,417	14,248	-19,609	14,248
6-08	6	2	2	0	0	-21,720	13,485	-21,648	13,485
7-08	6	2	1	0	0	-21,475	13,427	-21,561	13,427
8-08	6	2	2	0	0	-21,121	13,724	-21,181	13,724
9-08	6	2	1	-21,432	12,725	-21,102	13,475	-21,292	13,475
10-08	6	1	2	-21,328	13,912	-21,293	14,108	-20,673	14,108
11-08	6	2	1	0	0	-20,858	13,779	-20,626	13,779
12-08	6	2	1	-21,613	13,503	-21,364	13,742	-21,495	13,742
13-08	6	2	2	-22,053	13,718	-21,686	13,689	-22,267	13,689
14-08	6	2	1	-21,553	12,452	-20,646	13,424	-20,678	13,424
15-08	6	1	1	-19,771	14,455	-19,066	15,005	-18,853	15,005
16-08	6	1	2	-19,189	14,844	-19,172	14,675	-19,466	14,675
17-08	6	1	2	-21,421	13,511	-20,606	13,758	-21,352	13,758
18-08	6	2	1	-20,533	13,791	-20,307	13,708	-20,585	13,708

yksilö	kk	laji	sex	plasma ¹³C	plasma ¹⁵N	maksa ¹³C	maksa ¹⁵N	lihas ¹³C	lihas ¹⁵N
19-08	6	1	2	-20,274	12,773	-20,064	13,398	-19,927	13,398
20-08	6	1	2	-19,255	15,347	-19,098	15,684	-19,830	15,684
21-08	6	1	2	-18,275	15,699	-17,853	16,492	-18,485	16,492
22-08	8	1	2	-18,500	14,165	-19,821	14,115	-20,020	14,115
23-08	6	1	2	-19,881	13,653	-20,376	14,414	-20,093	14,414
24-08	8	1	1	-17,578	15,405	-17,557	15,849	-18,828	15,849
25-08	7	1	2	-21,235	12,834	-19,701	13,014	-20,585	13,014
26-08	7	1	2	-21,066	13,427	-20,939	14,034	-20,640	14,034
27-08	7	1	2	-21,204	13,994	-20,787	14,450	-21,108	14,450
28-08	7	1	1	-19,331	12,970	-18,979	13,458	-19,119	13,458
29-08	7	1	2	-21,811	13,853	-21,354	14,238	-21,501	14,238
30-08	7	1	1	-19,809	13,961	-19,167	14,290	-18,846	14,290
31-08	7	1	1	-22,396	13,300	-21,629	13,328	-20,598	13,328