

**Pro gradu -tutkielma**

**Täpläravun (*Pacifastacus leniusculus*) vaikutus Säkylän  
Pyhäjärven siian poikastuotantoon**

**Tarmo Muuri**



**Jyväskylän yliopisto**

Bio- ja ympäristötieteiden laitos

Akvaattiset tieteet

7.12.2015

JYVÄSKYLÄN YLIOPISTO, Matemaattis-luonnontieteellinen tiedekunta

Bio- ja ympäristötieteiden laitos

Akvaattiset tieteet

MUURI TARMO, I.: Täpläravun (*Pacifastacus leniusculus*) vaikutus Säkylän Pyhäjärven siian poikastuotantoon

Pro gradu: 33 s.

Työn ohjaajat: Prof. Juha Karjalainen, Dos. Timo Marjomäki

Tarkastajat: Dos. Timo Marjomäki, Dos. Harri Helminen

Joulukuu 2015

---

Hakusanat: kohorttianalyysi, *Coregonus lavaretus*, mätimunat, predaatio, vieraslaji

## TIIVISTELMÄ

Täpläräpu (*Pacifastacus leniusculus*) on vieraslaji, mutta sitä on istutettu paljon suomalaisiin vesistöihin etenkin rapuruton hävittämien jokirapukantojen tilalle. Kalataloudellisesti täpläravun merkitys on nykyään huomattava. Täpläravun vaikutusta kalalajeihin on tutkittu vähän. Säkylän Pyhäjärvellä täpläräpukanta on kasvanut nopeasti 2000-luvulla, mutta samalla myös siikapopulaatio on heikentynyt huomattavasti. Tässä tutkimuksessa selvitettiin täpläravun vaikutusta siikapopulaatioon vuosina 1998–2010. Täpläräpukat voivat käyttää kalojen mätiä ravinnokseen, ja suurissa tiheyksissä ravut saattavatkin saalistuksellaan vaikuttaa negatiivisesti siikojen mädin säilyvyyteen. Kohorttianalyysin avulla laskettiin siian eri ikäryhmien tiheys ja kalastuskuolevuus. Siian pyydyskohtainen yksikkösaalis laskettiin jakamalla saalis pyyntiponnistuksella. Biomassa-arvio laskettiin kertomalla yksilömäärät ikäryhmäkohtaisella keskimassalla. Kutukannan biomassa saatiin painottamalla kutakin ikäryhmää sukukypsien kalojen osuudella. Kutukannan, gonadosomaattisen indeksin ja mätimunien märkämässän avulla laskettiin populaation fekunditeetti-arvio, johon poikasmäärä suhteutettiin ja saatiin siten arvio mädin talvisäilyvyydestä. Kutukanta-rekryytti-riippuvuutta tutkittiin tiheysriippuvuusmalleilla. Kyseiseen malliin lisättiin muuttujaksi täpläravun tiheyttä kuvaava yksikkösaalis. Tulosten perusteella ei voida sanoa täplärävulla olevan vaikutusta siian poikastiheyteen Säkylän Pyhäjärvellä tarkastelujakson aikana. Täpläravun tiheys ei vaikuttanut mädin talvisäilyvyyteen, joten täpläräpukat tuskin käyttävät merkittävästi siian mätiä ravinnokseen tai niiden saalistus ei lisää mädin kokonaiskuolevuutta. Jotta voitaisiin varmasti selvittää täpläräpujen vaikutus mädin säilyvyyteen, tulisi Pyhäjärvässä tutkia kokeellisesti mätiin kohdistuvaa predaatiota sekä määrittää tarkemmin täpläräpustiheys ja rapujen liikkuminen siian kutuaikana ja kutualueilla.

UNIVERSITY OF JYVÄSKYLÄ, Faculty of Mathematics and Science  
Department of Biological and Environmental Science

MUURI TARMO, I.: Effect of signal crayfish (*Pacifastacus leniusculus*) to larval production of whitefish in Lake Pyhäjärvi

Master of Science Thesis: 33 p.

Supervisors: Prof. Juha Karjalainen, Dos. Timo Marjomäki

Inspectors: Dos. Timo Marjomäki, Dos. Harri Helminen

December 2015

---

Key Words: cohort analysis, *Coregonus lavaretus*, invasive species, predation, fish eggs

## ABSTRACT

Signal crayfish (*Pacifastacus leniusculus*) is an alien species but it has been stocked abundantly in Finnish lakes. It has been used to replace noble crayfish stocks which have been destroyed by crayfish plague. Nowadays signal crayfish catches have become economically very significant. Until now the effects of signal crayfish on fish species have been studied only a little. In Lake Pyhäjärvi, the signal crayfish stock has rapidly increased through the 21st century, while at the same time the whitefish stock has declined notably. In this study, the aim was to investigate whether the signal crayfish stock had an influence on the whitefish population during the study period from 1998 to 2010. Signal crayfish may feed on fish eggs and in dense stock crayfish population might have a negative effect on the survival of whitefish eggs. Density of whitefish individuals in the different age groups and fishing mortality was calculated by a cohort analysis. Catch was divided by fishing effort to get a catch per unit of effort. Estimation of the biomass of whitefish was calculated multiplying number of individuals in each age group by average mass of whitefish in that age group. Biomass of the spawning stock was estimated by weighing each age group with proportion of mature fishes. Estimate of the total fecundity of the whitefish population was calculated by multiplying the spawning stock density by the gonadosomatic index and wet mass of the fish eggs. Subsequently, the survival during the egg incubation was estimated according to the annual total fecundity estimates and larval density estimates. The spawning stock-recruitment model was then used to analyze the relationship between the densities of the crayfish and hatched whitefish larvae. CPUE of crayfish was included into the spawning stock-recruitment model. During the study period, the density of crayfish did not have an impact on the density of the hatched whitefish larvae in Lake Pyhäjärvi. The crayfish did not have an effect on winter survival of the fish eggs so crayfish probably don't prey significant amount of whitefish eggs or they don't increase total egg mortality. Collapse of the whitefish population can be derived from food competition especially with vendace. In order to investigate if the crayfish have an impact on whitefish egg survival in Lake Pyhäjärvi field experiments should be carried out, which specifies more accurately the predation and crayfish density at the spawning time and area of whitefish.

# Sisältö

<b>1. JOHDANTO</b> .....	<b>5</b>
<b>2. TUTKIMUKSEN TAUSTA</b> .....	<b>6</b>
2.1. Rapujen vaikutukset kaloihin .....	6
2.2. Säskylän Pyhäjärven siikapopulaatio .....	7
<b>3. AINEISTO JA MENETELMÄT</b> .....	<b>10</b>
3.1. Tutkimusalue .....	10
3.2. Poikastiheyksien arvioiminen .....	10
3.3. Siikapopulaation koko ja tiheys .....	12
3.3.1. Kohorttianalyysin viritys .....	14
3.4. Kutukanta–rekryytti-riippuvuus .....	14
3.5. Täpläravun vaikutus siian poikastiheyteen .....	14
3.6. Siian mädin ja poikasten säilyvyys .....	15
<b>4. TULOKSET</b> .....	<b>15</b>
4.1. Siikapopulaation koko ja tiheys .....	15
4.2. Siian kutukannan tiheys ja biomassa .....	18
4.3. Kutukanta–rekryytti-riippuvuus .....	18
4.4. Täpläravun vaikutus siian poikastiheyteen .....	19
4.5. Siian mädin ja poikasten säilyvyys .....	20
<b>5. TULOSTEN TARKASTELU</b> .....	<b>22</b>
5.1. Siikapopulaation koko ja tiheys .....	22
5.2. Kutukannan tiheys ja kutukanta–rekryytti-riippuvuus .....	22
5.3. Täpläravun vaikutus siian poikastiheyteen ja mädin säilyvyyteen .....	24
5.4. Päätelmät .....	26
<b>Kiitokset</b> .....	<b>26</b>
<b>Kirjallisuus</b> .....	<b>26</b>

## 1. JOHDANTO

Vieraslajit ja niiden aiheuttamat ongelmat alkuperäislajistolle sekä alueen ekosysteemille voivat vähentää lajiston monimuotoisuutta ja aiheuttaa vahinkoa myös ihmiselle (Davis 2009). Vieraslajilla tarkoitetaan ihmisen vahingossa tai tahallisesti alkuperäisiltä elinalueiltaan uudelle alueelle siirtämää eläinlajia (Maa- ja metsätalousministeriö 2012). Vieraslajit ovat elinympäristöjen muuttumisen jälkeen yksi suurimmista monimuotoisuutta vähentävistä tekijöistä (Wilcove ym. 1998, Hooper ym. 2005), koska vieraslajien aiheuttama kilpailu usein heikentää alkuperäisen lajiston elinmahdollisuuksia (Sala ym. 2000, Strayer 2006).

Alkuperäisen jokirapukantamme (*Astacus astacus*) lisäksi Suomessa esiintyy Pohjois-Amerikasta kotiutettu täplärapu (*Pacifastacus leniusculus*), jonka istuttaminen Suomeen alkoi vuonna 1967 (Westman 1973). Istutusten päämääränä oli korvata rapuruttosien (*Aphanomyces astaci*) heikentämät tai tuhoamat jokirapukannat. Kuitenkin juuri täplärapu rapuruton levittäjänä aiheuttaa edelleen suuria ongelmia alkuperäisille rapulajeille (Lilley 1997).

Jokiravun syrjäyttänyt täplärapu on edeltäjänsä aggressiivisempi sekä pystyy lisääntymään nopeammin verrattuna alkuperäislajiimme jokirapuun (Tsukerzis 1976, Söderbäck 1991, Lodge ym. 2000). Alhaisemman sukukypsyysiän ja nopeamman kasvun lisäksi täplärapu sietää paremmin eri lämpötiloja kuin jokirapu (Söderbäck 1995, Savolainen ym. 1997). Täplärapukantojen on kuitenkin huomattu vaihtelevan erilaisissa vesistöissä runsaasti, joten täpläravun edellytyksiä sopeutua suomalaisiin vesistöihin ei vielä tunneta täysin (Pursiainen ym. 2015). Täplärapukantojen on huomattu romahtaneen erityisesti pienissä järvissä (<1000 ha), joissa veden lämpötilan nousu ja vaihtelu voi olla kesällä suurta. Myös erittäin suurten järvien (kuten Säkylän Pyhäjärven) täplärapukantojen on havaittu vaihtelevan runsaasti, minkä on arveltu johtuvan täpläravun lisääntymistä haittaavasta pyrstöjalkataudista (Jussila ym. 2015).

Tehokkaan leviämisen takia täpläravun vaikutus paikallisiin pohjaeläin- ja kalalajeihin saattaa olla suuri. Uusille alueille leviävien rapulajien on todettu vähentävän pohjaeläinten määrää sekä lajistoa (Nilsson ym. 2012, Ruokonen ym. 2012, Twardochleb ym. 2013, Ercoli ym. 2014). Tällöin pohjaeläimiä ravinnokseen käyttävien lajien välinen ravintokilpailu voi kasvaa ja pohjaeläinyhteisön muuttuminen saattaa vaikuttaa kasvillisuuden kautta koko elinympäristöön (Nyström 2002, Dorn & Wojak 2004). Täplärapu on aktiivinen saalistaja myös kylmässä vedessä, joten täpläravun vaikutus siikkakalojen mädin talvikuolleisuuteen voi olla suurempi (Karjalainen ym. 2015) kuin jokiravun (Westman & Savolainen 1991).

Tässä tutkimuksessa keskityttiin vertailemaan täplärapupopulaation vaikutuksia siian (*Coregonus lavaretus*) poikastiheyksiin Säkylän Pyhäjärvellä. Tavoitteena oli laskea siian populaatiokoko ja kalastuskuolevuus kohorttianalyysin (Pope 1972) avulla. Kohorttianalyysillä laskettiin kutukannan yksilömäärä sekä biomassa. Rekrytoitumista mitattiin vastakuoriutuneiden poikasten vuotuisilla määräärvioilla suhteessa kutukantaan. Työssä tarkasteltiin täplärapukannan vaikutusta mädin talviaikaiseen kuolleisuuteen ja poikastuotantoon. Täpläravun vaikutusta siian poikastiheyteen tutkittiin vertaamalla kolmea eri täpläraputiheyttä (yksikkösaalista) siian rekryyttien tiheyteen.

Pyhäjärvi on kalataloudellisesti merkittävä järvi, joten on tärkeä yrittää selvittää sen saaliskalakantojen vaihteluun liittyviä seikkoja. Kalapopulaation vuosiluokkien koon ennustettavuuden parantaminen helpottaa kalastajien työn suunnittelua sekä antaa tietoa kalakannan koosta eri vuosina. Tutkimus voi vaikuttaa siikkakalojen ja rapuistutusten suunnitteluun sekä selvittää syitä siikkakantojen vaihteluun.

Tämä opinnäytetyö perustuu Pyhäjärvi-instituutin, Jyväskylän ja Turun yliopiston sekä Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitoksen yhteishankkeeseen, jonka päämääränä on Pyhäjärven rapu- ja kalakantojen hyödyntämisen kehittäminen (Ventelä ym. 2015). Tutkimus perustuu Turun yliopiston valmistelemaan ja keräämään saalisaineistoon sekä aikaisempiin tutkimuksiin Pyhäjärven kalastosta ja kalastuksesta. Tutkimuksen mahdollistivat myös Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitoksen rapusaalisaineisto (Järvenpää 2008) sekä Cornet-hankkeen (Anonyymi 2014) siikkalojen poikasnäytteenottoaineistot ja kutukanta-arviot. Pyhäjärven kirjanpitokalastajat ja ravustajat ilmoittivat tutkimukseen tarvittavat saalistiedot.

## 2. TUTKIMUKSEN TAUSTA

### 2.1. Rapujen vaikutukset kaloihin

Monet aikaisemmat tutkimukset rapujen ja kalojen suhteesta ovat keskittyneet koeasetelmiin, joissa ympäristölle ennestään vieraan rapulajin käyttäytymisen vaikutuksia on pyritty vertaamaan alkuperäiseen lajistoon. McCarthy ym. (2006) päättelivät meta-analyysissään, että vieraslajina ravun vaikutukset alkuperäisiin eläinlajeihin ovat huomattavia. Näiden tutkimusten perusteella rapujen vaikutuksia vieraslajina voitaneen soveltaa myös sellaisiin ympäristöihin, joissa rapuja ei vielä esiinny.

Rapujen merkittävimmät vaikutukset kalakantoihin johtuvat ravinto- ja suojapaikkakilpailusta (Carpenter 2005, Wilson ym. 2004). Rapujen on kuitenkin todettu myös käyttävän ravinnokseen kalanpoikasia ja mätiä (Dorn & Mittelbach 2004, Mueller 2006, Setzer ym. 2011). Rapujen aiheuttaman suorat ja epäsuorat vaikutukset riippuvat kuitenkin tutkimusten (Ruokonen ym. 2012, Hansen ym. 2013) mukaan vesistön ominaisuuksista, kuten kasvillisuudesta ja suojapaikkojen sekä ravintokohteiden määrästä. Tutkimustieto ravun vaikutuksista kaloihin onkin tältä osin ristiriitaista.

Kokeellisesti ravun on todettu tehokkaasti käyttävän kalan mätiä ravinnokseen (Ellrot ym. 2007, Karjalainen ym. 2015). Laboratorio- ja allaskokeissa ravun on lähes poikkeuksetta huomattu vaikuttavan negatiivisesti kalojen lisääntymiseen mätiin kohdistuvan predaation takia (Savino & Miller 1991, Miller ym. 1992, Dorn & Mittelbach 2004, Dorn & Wojdak 2004, Setzer ym. 2011). Useimmat virtavesissä tehdyt tutkimukset (Stenroth & Nyström 2003, Degerman 2006,) eivät kuitenkaan osoittaneet rapujen vaikuttavan kalalajien yksilömääriin, mutta myös vastakkaisia tuloksia on saatu (Guan & Wiles 1997, Peay ym. 2009). Virtavesissä tapahtuvat tutkimukset ovat kuitenkin keskittyneet rapujen ja kalojen väliseen vuorovaikutukseen, jolloin koeasetelmana on ollut kilpailutilanne suojapaikoista. Varsinkin pitkien aikasarjojen puuttuessa täpläravun merkitystä ekosysteemeille ei tiedetä.

Luonnollisessa ympäristössä kalan mätiin kohdistuvaa saalistusta on tutkittu vähän. Baldrige & Lodge (2013) havaitsivat *Orconectes rusticus* -ravun saalistavan pikkubassin (*Micropterus dolomieu*) kutupesien mätimunia. Karjalaisen ym. (2015) mukaan täpläravupredaatio muikun (*Coregonus albula*) mätimunia kohtaan ei merkittävästi lisää muikun mädin talvikuolleisuuden Säkylän Pyhäjärvellä, vaikka täplärapu allaskokeissa käyttikin mätiä tehokkaasti ravinnokseen.

Ympäristömuutosten lisäksi uusien rapulajien aiheuttama kilpailu sekä saalistuspaine voivat vaarantaa ihmiselle tärkeiden alkuperäisten kalalajien selviytymisen (Usio & Townsend 2004). Rapujen on todettu vahingoittavan alkuperäisiä lajeja mm. saalistuksen, elinympäristön muuttumisen ja varsinkin kilpailun kautta (Lodge ym. 1994, Mack ym.

2000, Wilson ym. 2004). Kaikkiruokaisuutensa ansiosta tiheä täplärapukanta voi myös merkittävästi vaikuttaa ravintokohteittensa biomassaan (Nyström ym. 1996, Usio 2000).

Jotta rapulaji pystyy leviämään uusille elinalueille, sen on oltava nopeakasvuinen ja tehokas lisääntyjä sekä osattava käyttää monipuolisesti ympäristön resursseja (Linqvist & Hunter 1999). Tulokaslajeina ravut ovat usein myös tehokkaampia ravinnonkäyttäjiä kuin alkuperäiset rapulajit (Lodge ym. 2000). Morse ym. (2013) totesivat *O. rusticus* -rapulajin saalistavan tehokkaammin mätiä kuin alkuperäinen rapulaji (*O. virilis*) ja näin voivan heikentää kalojen lisääntymistä.

Ravut saalistavat hyvin monipuolista ravintoa, mistä johtuen ne vaikuttavat merkittävästi järven ravintoverkkoon (Guan & Wiles 1998, Nyström 1999). Ravut voivat käyttää ravinnokseen mm. kalaa, pohjaeläimiä, kasveja ja detritusta (Correia ym. 2005, Nyström 2002). Huolimatta monipuolisesta ruokavaliosta ravut ovat melko valikoivia ravintonsa suhteen (Nyström 2002). Tämä korostuu varsinkin ravun poikasilla, jotka käyttävät ravinnokseen huomattavasti enemmän eläin- kuin kasviperäistä ravintoa (Westman ym. 1984). Kuitenkin Findlay ym. (2014) havaitsivat allaskokeessaan, että ainoastaan 2-vuotiaat ja sitä vanhemmat täpläraput aiheuttivat merkittävää lohen (*Salmo salar*) mädin kuolleisuutta. Myös alle 2-vuotiaiden rapujen havaittiin vaikuttavan mädin kuolleisuuteen. Siianmäti on huomattavasti pienempää kuin lohenmäti, joten nuorten rapujen saalistuspaine siianmätiä kohtaan voi olla Findlayn ym. (2014) koetta suurempi.

## 2.2. Säkylän Pyhjärven siikapopulaatio

Siika ja muikku eivät kuulu Pyhjärven alkuperäiseen kalalajistoon vaan niiden kotiuttaminen järveen alkoi 1900-luvun alkupuolella (Hirvonen ym. 1992). Siian istuttaminen aloitettiin vuonna 1908, jonka seurauksena Pyhjärvelle muodostuikin nopeasti vahva siikakanta. Ensimmäinen muikkuistutus tehtiin vuonna 1925, mutta kanta runsastui vasta 1950-luvulla, jolloin muikkuja alkoi esiintyä nuottasaaliissa (Wikgren 1958)

Suurin osa siikasaalista pyydetään sivusaaliina muikun talvinuottauksen yhteydessä sekä kutuaikana siikarysillä (Forsman 2015). Siikasaaliista osa pyydetään myös muikkuryksillä, jolloin saalis koostuu kuitenkin huomattavasti pienemmistä yksilöistä kuin siikarysien saalis. Forsmanin (2015) keräämät näytteet siikojen rysäpyynnistä osoittivat, että muikkuryksien siikasaaliista enemmistön muodostavat 1+-ikäryhmän siikat, kun taas siikarysien saalis koostuu pääosin vanhemmista ikäryhmistä. Siikarysien pienen sallittu solmuväli (25 mm) pyytää jo 1+-ikäryhmän siikoja, mutta pääosin rysäkalastuksen kohteena ovat siian ikäryhmät 2+ ja 3+ (30–35 cm) (Forsman 2015). Siian kuturyksien määrä on tippunut 2000-luvun alun 30:stä rysästä nykyiseen kymmeneen rysään ja nuottien määrä on vakiintunut neljään (Anonyymi 2014a).

Siikakantaa yritetään vahvistaa istuttamalla Pyhjärveen säännöllisesti paikallisesta emokalakannasta peräisin olevia vastakuoriutuneita sekä yksikesäisiä siianpoikasia (Markku Mäntyranta, suullinen tiedonanto). Säkylän Pyhjärven kalastusalue istuttaa vuosittain keskimäärin n. 1,5 miljoonaa siianpoikasta (v. 1992–2012), joista pääosa on vastakuoriutuneita kalanpoikasia (Anonyymi 2014a).

Istutusten tuloksellisuutta on pyritty seuraamaan merkitsemällä istukkaat luutuvien kudosten alizariini-värjäysmenetelmällä, jolloin saadusta siikasaalista pystytään erottamaan merkityt kalat ja laskemaan istutettujen siikojen osuus koko saalista. Merkittyjen poikasten osuus saaliista on kuitenkin ollut vähäinen, mutta istukkaiden merkitys voi kasvaa vuosina, jolloin luonnollinen lisääntyminen on heikkoa (Tarvainen 2013).

Siikojen on todettu Pyhäjärvässä risteytyvän muikkujen kanssa (Hirvonen ym. 1992, Forsman 2015), mutta todellista risteymien osuutta siian kutukannasta ei tällä hetkellä tiedetä. Vuorinen (1988) määrittä jo 80-luvun alussa, että siian kutukantanäytteistä (n = 40) yli puolet oli siian ja muikun risteymiä. Pyhäjärven siikojen nopea kasvu ja alhainen sukukypsyysikä saattavat myös osaltaan johtua siikamuikkujen geeniperimän lisääntyneestä osuudesta koko siikapopulaatiossa. Mikäli siikamuikkujen takaisinristeytymistä siikoihin tapahtuu merkittävästi ja siian kutukanta on pieni, niin voimakas hybridisaatio voikin muuttaa vähitellen koko siikakannan yksilöiden ominaisuuksia. Siikakalojen hybridien on todettu pystyvän kasvamaan ja lisääntymään normaalisti (Kahilainen ym. 2010).

Siika ja muikku saalistavat pelagiaalista samaa ravintoa (Svärdson 1976, Heikinheimo-Schmid 1992, Valkeajärvi 1992, Raitaniemi ym. 1995) ja tiukasta kilpailutilanteesta johtuen toisen lajin on todettu voivan muuttaa saalistuskäyttäytymistään trofiatasolta toiselle (Mittelbach 1998). Muikku tehokkaampana eläinplanktonin saalistajana pakottaa Pyhäjärven siiat siirtymään pohjaeläinravintoon jo ensimmäisen elinvuotensa aikana (Sarvala 2008).

Satunnaisista runsaista muikun vuosiluokista johtuen eläinplanktonia on tarjolla näinä vuosina rajoitettu määrä, minkä on huomattu suoraan vaikuttavan heikentävästi siian kasvuun sekä kuntokertoimeen Päijänteellä (Valkeajärvi ym. 2006). Muikun aiheuttama ravintokilpailu siis vaikuttaa negatiivisesti siikojen menestymiseen. Tämä saattaa vaikeuttaa vastakuoriutuneiden siianpoikasten mahdollisuutta löytää ravintoa ja näin lisätä poikaskuolleisuutta myös Pyhäjärvellä.

Kalojen ja rapujen välisellä ravintokilpailulla saattaa myös olla heikentävä vaikutus kalakantaan (Wilson ym. 2004). Täpläravun aiheuttaman saalistuksen on todettu vaikuttavan pohjaeläinten määrään (Ruokonen ym. 2012), ja runsas rapukanta voikin vaikeuttaa entisestään siikojen mahdollisuuksia löytää ravintoa. Tarvainen ym. (2005) ovat lisäksi laskeneet Pyhäjärven runsaan kiiskipopulaation käyttävän merkittävän osan järven pohjaeläimistä ravinnokseen. Siiat eivät siis välttämättä löydä ravinnon suhteen vapaata ekologista lokeroa niin Pyhäjärven litoraali- tai pelagiaalivyöhykkeeltäkään.

Pyhäjärven keskilämpötila on noussut jo 1960-luvulta saakka, mutta 90-luvun jälkeen nousu on ollut vielä nopeampaa aivan nykypäiviin saakka (Jeppesen ym. 2012). Kalan mätivaihe on erityisen herkkä ympäristön muutoksille (Miller ym. 1988), joten haudontalämpötilan nousulla voi olla huomattava vaikutus kalan kehitykseen (Viljanen & Koho 1991). Veden lämpötilan nousu kutuaikana siirtää yleensä kutuajankohtaa myöhemmäksi, mutta järven jääkannen muodostumisen viivästymisellä on todettu negatiivinen vaikutus mädin selviytymiseen matalassa rantavedessä (Claramunt ym. 2005). Vesistöjen lämpötilan nousu voikin haitata siikakalojen lisääntymistä (Elliot & Bell 2011, Kumar ym. 2013). Kuitenkaan allaskokeiden perusteella mädin haudonta-ajalla (talven pituudella) ei ole todettu olevan merkitystä siikakalojen poikasten selviytymiseen (Karjalainen ym. 2014). Siikakalojen kutuaika kestää n. 3–4 viikkoa (Barton 2011), joten ainakin osa mädistä kuoriutuu keväällä poikasille suotuisissa olosuhteissa. Karjalainen ym. (2014) osoittivat kokeellaan, että siikakalat sopeutuvat veden lämpötilan muutoksiin lisääntymisen heikkenemättä.

Rapujen aktiivisuus vähenee lämpötilan laskiessa (Guan & Wiles 1997, Bubb ym. 2002), mutta se pystyy tehokkaasti saalistamaan vielä 6–8 °C lämpötilassa, missä myös siian kutuaika tyypillisesti syksyllä alkaa (Karjalainen ym. 2015). Suurin osa mädin kokonaiskuolleisuudesta saattaakin siis tapahtua heti siian kutuajan jälkeen, jolloin täpläravut kykenevät vielä saalistamaan aktiivisesti.

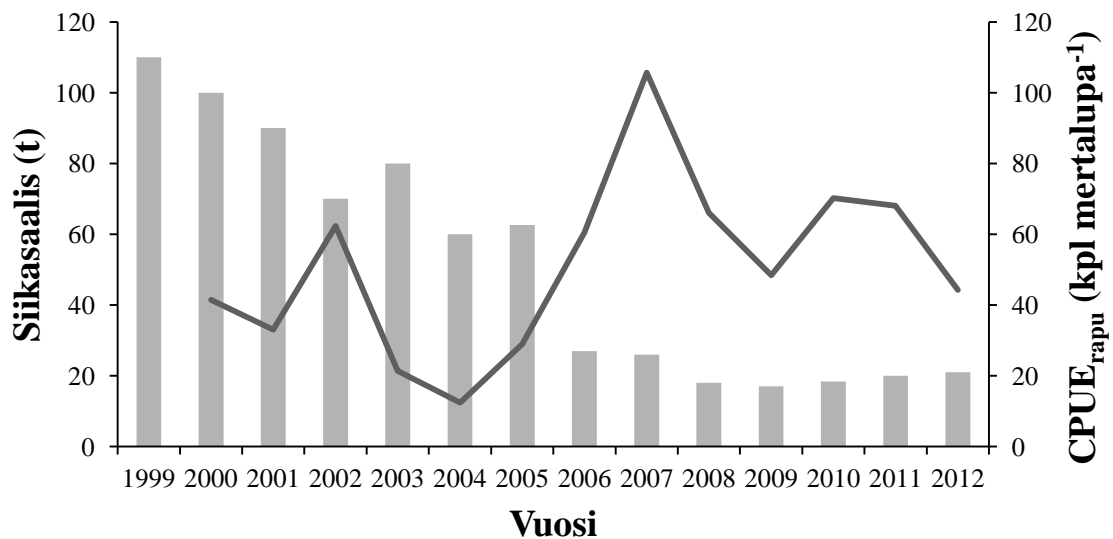


Yksi tärkeimmistä siikakalojen tulevaan vuosiluokkaan vaikuttavista seikoista on esitetty olevan mädin kuolleisuus (Frisk ym. 1988, Freeberg ym. 1990). Järven säännöstelyn on todettu aiheuttavan merkittävää siikakalojen mädin kuolleisuutta (Salojärvi 1982, Gaboury & Patalas 1984, Huusko ym. 1996). Eurajoen voimalaitos säätelee juoksutusten avulla Pyhäjärven pinnan korkeutta, mutta säännöstelyn vaikutus vedenpinnan korkeuden vaihteluun on vuosittain enintään 0,5 m. Pyhäjärven vedenpinnan korkeuteen vaikuttavatkin säännöstelyä enemmän sääolosuhteet, joten voimalaitoksen säännöstelyn ei ole todettu aiheuttavan haittaa kaloille (Marttunen & Hellsten 1999).

Pyhäjärven vuotuiset siikasaaliit ovat olleet 1980-luvulta lähtien n. 100 tonnia vuodessa, mutta vuoden 2000 jälkeen saaliit ovat tippuneet noin 20 tonniin vuosittain (Anonyymi 2014a). Siikasaaliit ovat nopeasti heikentyneet, mutta samaan aikaan täplärapusaalis on kasvanut jopa miljoonaan yksilöön ja tasaantunut viime vuosina n. 500 000 kpl vuodessa (Kuva 1).

Siiat tulevat pyyntikokoon Pyhäjärvellä jo ensimmäisenä kesänä, jonka jälkeen muikunkalastuksen yhteydessä talvinuottaan jää lähinnä 0+ ja 1+-vuotiaita siikoja. Pyhäjärven talvinuotat ovat kasvaneet nykyisiin mittoihinsa jo 80-luvulla (reidet 300 m ja perän leveys 350 m), joten niiden pyytävyys on säilynyt samana koko tarkastelujakson ajan. Yhden kilometrin veto nuotalla kattaa siis n. 60 ha (Markku Mäntyranta, suullinen tiedonanto).

Pyhäjärven siikasaalis on tasaisesti laskenut 1990-luvun lopusta vuoteen 2005. 15-vuoden aikana kokonaissaalis lähes puolittui (Kuva 1). Vuodesta 2006 vuosisaalis romahti edelleen kolmannekseen edellisvuodesta ja vakiintui n. 20 tonniin vuodessa. Rapujen pyynti aloitettiin vuonna 2000 ja nopea yksikkösaaliin kasvu alkoi vuonna 2007 huipentuen vuoteen 2008. Täplärapusaalis nousi lähes miljoonaan yksilöön, mutta on tasaantunut viimevuosien aikana n. puoleen miljoonaan yksilöön (Anonyymi 2014a).



Kuva 1. Pyhäjärven vuotuinen siikasaalis (pylväät) ja täpläravun yksikkösaalis mertalupiin suhteutettuna (viiva) (Anonyymi 2014a).

### 3. AINEISTO JA MENETELMÄT

#### 3.1. Tutkimusalue

Pyhäjärvi on Eurajoen päävesistöalueeseen kuuluva, vähähumuksinen, lounaisen Suomen suurin järvi, jonka pinta-ala on 15500 ha (Ventelä ym. 2007, Suomen ympäristökeskus, Oiva-tietojärjestelmä). Pyhäjärvi sijaitsee noin 45 m meren pinnan yläpuolella, sen keskisyvyys on 5,5 m ja syvin kohta n. 26 m. Pyhäjärvi on 25 km pitkä ja keskiravinteinen järvi, jonka ulappa-alue on vähäsaarisuutensa johdosta Suomen toiseksi suurin. Pyhäjärven vedenpinnan korkeus vaihtelee säännöstelyn mukaan keskimäärin 45 cm/a ja veden viipymä on noin 4 vuotta (Anonyymi 2014).

Täplärapua istutettiin ensimmäisen kerran Pyhäjärveen vuonna 1988 (n. 3000 kpl) ja seuraavan viiden vuoden aikana 1-kesäisten istukkaiden kokonaismäärä kohosi jo yli 150 tuhanteen yksilöön (Pursiainen & Rajala 2009). Samalla tehtiin istutussuunnitelma ja istutusten seurantaohjelma vuosille 1989–1992, jossa istutusten tuloksellisuutta pyrittiin seuraamaan koeravustuksin (Säkylän kalastusalueen arkisto). Säkylän Pyhäjärvi on otollinen täpläravun kasvulle ja lisääntymiselle, sillä täplärapu suosii juuri suuria järviä ja kivikkopohjaisia rantoja (Westman ym. 2002). Pyhäjärvi on valittu tutkimuksen kohteeksi, koska tiedot pienentyneestä siikasaaliista, siian vastakuoriutuneiden poikasten tiheyksistä sekä rapukannan vahvistuminen loivat ajatuksen mahdollisesta lajien välisestä yhteydestä (Karjalainen ym. 2015).

#### 3.2. Poikastiheyksien arvioiminen

Keväällä toteutettavilla poikaspyynneillä arvioidaan siikakalojen vuosittaiset poikastiheydet ja ennakoidaan kalastettavaksi tulevan muikun ja siian vuosiluokan kokoa. Pyhäjärven kalanpoikastiheydet (kpl ha<sup>-1</sup>) määritettiin ositetun otannan menetelmällä (Urpanen ym. 2009), jossa vastakuoriutuneiden poikasten tiheydet eri vesikerroksissa sekä ranta-alueella että ulapalla huomioidaan.

Poikaspyynnit tehdään vuosittain 1–2 viikkoa jäiden lähdön jälkeen ja pyritään ajoittamaan ajankohtaan, jolloin suuri osa muikun- ja siianpoikasista on jo kuoriutunut (Urpanen ym. 2005). Cornet-hankkeen seurantajärvistä Pyhäjärven poikasaineistoja on kerätty jo vuodesta 1993 lähtien, lukuun ottamatta vuosia 1994 ja 2009.

Poikaspyynnit tehtiin vuosittain 30:llä eri näytealalla, joista 20 alaa sijaitsi rantavyöhykkeellä ja 10 alaa ulappavyöhykkeellä (Kuva 2). Näytealat jaettiin viiteen eri syvyysvyöhykkeeseen, joista neljä sijaitsi rantavyöhykkeessä (0–0,5 m, 0,5–1 m, 1–2, 2–4 m) sekä yksi ns. ulappavyöhykkeessä (>4 m). Pyhäjärven näytepaikat olivat vuosittain samat, jotta ne olisivat vertailukelpoisia edellisvuoden tulosten kanssa.

Matalimmasta vyöhykkeestä (0–0,5 m) näytteet kerättiin työntämällä putkihaavia jokaisella näytealalla neljä kertaa ja yhdistämällä neljän työnnön saaliit yhdeksi näytteeksi. Muista syvyysvyöhykkeistä näytteet kerättiin veneellä käyttäen suorakaiteenmuotoista bongo-haaviparia (30 x 60 cm). Vyöhykkeeltä 0,5–1 m näytteet kerättiin pintakerroksesta (0–30 cm) kummallakin bongo-haavilla ja koottiin yhdeksi näytteeksi.

Syvyysvyöhykkeillä 1–2 m, 2–4 m ja >4 ajettaessa toinen bongo-haavi keräsi näytteitä veden pintakerroksesta syvyydeltä 0–30 cm ja toinen haavi hieman alemmaa syvyydeltä 30–60 cm. Näistä syvyyksistä kummankin haavin näyte kerättiin omaan näytenpurkkiinsa. Ajoaika rantavyöhykkeellä oli 4 min ja käytetty nopeus 4–5 km/h, kun taas ulappavyöhykkeellä käytetty nopeus oli 6–7 km ha<sup>-1</sup> sekä ajoaika 10 min.

Haavien läpi virtaavan veden tilavuus mitattiin haavien suuaukolle asetetuilla virtausmittareilla ja poikastiheydet laskettiin kappaleina  $100 \text{ m}^3$ :ssä. Yhden putkihaavivirtauksen läpivirtauksen tilavuudeksi pyrittiin saamaan  $1 \text{ m}^3$ , mikä tarkoittaa virtausmittarin pyörähtämistä 100 kierroksella. Bongo-haavien läpi menevän veden keskimääräinen tilavuus 4 min vedon jälkeen on  $100 \text{ m}^3$ . Putkihaavin ja bongo-haavin verkon silmäkokona käytettiin 0,5 mm, koska se on todettu sopivimmaksi siikakalojen poikasille (Viljanen & Karjalainen 1992).

Urpasen ym. (2009) menetelmällä arvioitiin ensin koko järven keskimääräinen poikastiheys kullekin syvyysvyöhykkeelle ja vesikerrokselle havaituista poikasmääristä. Keskimääräinen tiheys kussakin syvyysvyöhykkeessä perustui tutkittujen vesikerrosten havaittuihin poikastiheyksiin. Syvyyskerrosten sisältämät poikastiheydet painotettiin vastaavalla tilavuudella, jotka yhdistettiin koko järven kattavaksi poikastiheydeksi (Marjomäki & Karjalainen 2014). Tiheyden oletettiin vähenevän syvemmissä vesikerroksissa. Pinta-alojen ja syvyysvyöhykkeiden sisältämästä epävarmuudesta ja kalatiheyden satunnaisvaihtelusta johtuen aineistosta otettiin uudelleen 5000 otosta, joiden avulla poikastiheydelle laskettiin 95 %:n luottamusvälit.

Näytteet säilöttiin liuokseen, jossa oli etanolia (70%) ja formaliinia (1%) suhteessa 1:1. Muikun- ja siianpoikaset eroteltiin laboratoriossa mikroskoopin avulla käyttäen Karjalaisen ym. (1992) menetelmää, jossa tunnistus tehtiin kalanpoikasten lihasmyomeerien lukumäärän perusteella.



Kuva 2. Säkylän Pyhäjärven kartta ja näytealat joissa kalanpoikaspyynnit suoritettiin. Rantavyöhykkeet (1–20) sekä ulappavyöhykkeet (1–10) nuolten osoittaessa veneen ajosuunnan (Kartta: Paikkatietoikkuna, tulostettu 6.10.2014, aineistot: peruskarttarasteri).

### 3.3. Siikapopulaation koko ja tiheys

Siian vuosittainen populaatiokoko määritettiin kohorttianalyysin avulla (Pope 1972). Menetelmällä arvioidaan, kuinka iso populaatiokoon on täytynyt olla raportoitujen saaliiden perusteella. Populaation koko lasketaan vuosiluokittain siten, että siirrytään vanhemmasta ikäryhmästä nuorempaan. Jakson alussa populaatio jakautuu kalastettuun ja kalastamattomaan osapopulaatioon. Jakson aikana osa kalastetusta osapopulaatiosta kuolee luonnollisesti ennen kalastetuksi joutumista ja loput kalastetaan. Kalastamattomasta osapopulaatiosta osa kuolee luonnollisesti, mutta osa selviytyy seuraavaan jaksoon. Jakson lopussa selviytyneet kalat muodostavat taas seuraavan jakson populaation kalastettavan ja kalastamattoman osan.

Kohorttianalyysiä varten siian ikäryhmäkohtaiset saalisnäytteet kerättiin talvinuotalla vuosina 1997–2010 (Sarvala J. 2013, Turun yliopisto, julkaisematon aineisto). Analyysissä otettiin huomioon nuottasaaliin lisäksi myös Säkylän Pyhäjärven kalastusalueen tilastot siikarysien saaliista. Kaikista näytekaloista määritettiin populaatiokoon arviointia varten kokonaispituus, tuorepaino, sukupuoli, sukukypsyys ja ikä. Näytteiden keruusta on vastannut Pyhäjärvi-instituutti ja Turun yliopisto.

Siian luonnollisena kuolevuutena on yleensä käytetty arvoja 0,2–0,3 (Raitaniemi 1995), mutta Salojärven (1992) mukaan siian luonnollinen kuolevuus voi vaihdella huomattavasti (0,07–0,3) riippuen ikäryhmästä. Vehanen ja Hyvärinen (1996) päätyivät Oulujärven kalakanta-arviossa arvoihin 0,15–0,20. Pyhäjärven osalta kohorttianalyysissä käytettiin samaa kuolevuutta kaikille ikäryhmille ja hieman pienempää luonnollisen kuolevuuden arvoa ( $M = 0,15$ ) kuin siikaistukkaiden kuolevuutta tutkinut Salojärvi (1992) ( $M = 0,20$ ), koska Pyhäjärven siikojen luonnollista kuolevuutta ei lisää kalojen istutuksesta aiheutuva kuolleisuus. Kohorttianalyysissä pyyntiponnistukset laskettiin siten, että 1 nuottauspäivä on yksi pyyntiponnistusyksikkö ja yksi rysäpyydys avovesikauden aikana on yksi pyyntiponnistusyksikkö (f).

Lähtötietoina kohorttianalyysissä käytettiin ikäryhmäkohtaisia saaliita sekä arviota hetkellisestä luonnollisesta kuolevuudesta ( $M = 0,15$ ). Nuotta- ja rysäsaalistietojen perusteella luotiin taulukko ikäryhmäkohtaisista vuosittaisista siikasaaliista (kpl). Taulukkoon arvioitiin kuinka paljon viimeisestä ikäryhmästä jää kalastus- ja luonnollisen kuolevuuden jälkeen jäljelle jakson lopussa. Kohorttianalyysillä laskettiin myös siian kalastuskuolevuus, joka määritettiin vähentämällä kokonaiskuolevuudesta luonnollinen kuolevuus.

Siikojen hetkellisen luonnollisen kuolevuuden ( $M_a$ ) jaksolla  $t_1$ – $t_2$  oletettiin olevan yhtä suuri kullakin ikäryhmällä ja se laskettiin kaavalla:

$$M_a = \left( \frac{M_j}{365} \right) \times (t_2 - t_1),$$

jossa  $M_j$  on hetkellinen luonnollinen kuolevuus yhden vuoden (j) aikana. Arviot siikakannan runsaudesta laskettiin yksitellen eri kohorteille lähtien vanhimmasta ikäryhmästä ja päättyen nuorimpaan kaavalla (Pope 1972):

$$N_1 = N_2(e^M + C_{1-2} \times e^{\beta M}),$$

jossa  $N_1$  = kohortin runsaus aikajakson (a) alussa,  $N_2$  = kohortin runsaus aikajakson (a) lopussa,  $\beta$  = vakio,  $M$  = luonnollinen kuolevuus,  $C$  = saalis (kpl). Siikakannan tiheydet saatiin jakamalla järven koko pinta-ala (15500 ha) kohorttianalyysin kanta-arvioilla.

Kohorttikohtainen yksikkösaalis ( $CPUE_{c,j}$ ) laskettiin kaavalla:

$$CPUE_{c,j} = \frac{c_{c,j}}{f_j},$$

jossa  $C_{c,j}$  = kohortin c saalis jakson j aikana ja  $f_j$  = pyyntiponnistus kyseisenä aikana. Kohortin c aikajakson kokonaiskuolevuus vuodessa ( $\bar{Z}_{c, j-j+1}$ ) arvioitiin kaavalla (Paloheimo 1961):

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

jossa  $N_{c, j}$  ja  $N_{c, j+1}$  ovat siikakohortin c yksilömäärät (kpl ha<sup>-1</sup>) jaksoina j ja j+1.

Kohorttien yksikkösaaliiden oletetaan olevan suoraan verrannollisia kannan tiheyteen. Kokonaiskuolevuuden avulla laskettiin ajalliset kalastuskuolevuudet ( $F_{c,j}$ ) eri kohorteille kaavalla:

$$F_{c,j} = Z_{c,j} - M_j$$

### 3.3.1. Kohorttianalyysin viritys

Kohorttianalyysin hienosäätö tapahtui arvioimalla viimeisen kalastettavissa olevan ikäryhmän todennäköinen suuruus hetkellisen kalastuskuolevuuden ( $F$ ) ja pyyntiponnistuksen ( $f$ ) välisen riippuvuuden eli pyydystettävyyden ( $q$ ) avulla. Pyydystettävyyden vaihtelee jaksosta toiseen, joten ensimmäisen analyysin jälkeen jokaiselle viimeiselle kalastettavissa olevalle ikäryhmälle määritettiin pyydystettävyyden avulla arvio ikäryhmän koosta. Viimeisen kalastettavissa olevan ikäryhmän suuruutta muutettiin niin pitkään, että vaihtelu ikäryhmäkohtaisissa pyydystettävyyksissä tasoittui. Käytettävissä olleiden saalistietojen mukaan kohorttianalyysin viimeisen kalastettavissa olevan ikäryhmän (2+) vuosittaiset pyydystettävyydet ( $q_{i,j}$ ) laskettiin kaavalla:

$$q_{i,j} = \frac{\sum_{i=1997}^{2010} F_{i,j}}{\sum_{i=1997}^{2010} f_j}$$

jossa  $F_{i,j}$  on jakson  $j$  aikainen kalastuskuolevuus ikäryhmässä  $i$  ja  $f_j$  jakson  $j$  aikainen pyyntiponnistus.

## 3.4. Kutukanta–rekryytti-riippuvuus

Kutukannan koko laskettiin kohorttianalyysillä tuotetuilla ikäryhmien 0+–2+-vuotiaiden kalojen yksilömäärillä sekä arvioimalla sitä vanhempien kalojen lukumäärät säilyvyyden avulla. Oletettiin, että säilyvyys ( $S$ ) 3+-vuotialla on 70 % ja sitä vanhemmilla kaloilla 30 % (Forsman 2015). Ei vielä sukukypsien siikojen osuus eri ikäryhmissä oli Forsmanin (2015) mukaan 0+-kaloilla 100 %, 1+-kaloilla 67 %, 2+-kaloilla 29 % ja 3+-kaloilla 2 %. Nämä vähennettiin kutukanta-arviosta. Kalojen lukumäärät jaettiin järven pinta-alalla ja kerrottiin kunkin ikäryhmän kalan keskimääräisellä massalla, jotta saatiin arvio kutukannan biomassasta.

Kutukanta–rekryytti-riippuvuus kuvasi tässä työssä kohorttianalyysillä arvioidun kutukannan ja CORNET-hankkeessa laskettujen vastakuoriutuneiden poikasten välistä riippuvuutta. Rekryyttihavainnoista poistettiin yksi selvästi muista poikkeava havainto (2997 kpl  $ha^{-1}$ ). Havaintoihin sovitettiin lineaarisen mallin lisäksi Rickerin (1958) sekä Cushingin (1971) rekryyttimalli (Marjomäki 2004). Rekryyttimallin molemmat puolet muunnettiin luonnolliseen logaritmiin ennen mallin sovitusta. Riippuvuuden kompensatorisuutta tutkittiin Rickerin ja Cushingin mallien eksponenttien . Sopivin malli selvitettiin vertaamalla malleja keskenään F-testillä.

## 3.5. Täplärapuvun vaikutus siian poikastiheyteen

Täplärapukannan vaikutusta siian poikastiheyteen (yksilöä  $ha^{-1}$ ) vuosina 1998–2010 tutkittiin lisäämällä sopivimpaan rekryyttimalliin lisämuuttujaksi täplärapujen yksikkösaalis ( $CPUE_{rapu}$ ). Rapujen kalastuskuolevuuden oletettiin olevan suuri, joten tämän kesän yksikkösaalista käytettiin kuvaamaan viime talven rapukantaa. Tällöin sen vaikutus kohdistuu edellistalven mätijyvien säilyvyyteen, koska ravustus tapahtuu ennen siian kutua. Yksikkösaalis laskettiin jakamalla vuotuinen rapusaalis myytyjen mertalupien määrällä (Anonyymi 2014a).

### 3.6. Siian mädin ja poikasten säilyvyys

Sukurauhasten osuutta kalan kokonaispainosta kuvaavan gonadosomaattisen indeksin (GSI)

$$GSI (\%) = 100 \times \frac{\text{gonadien massa (g)}}{\text{kokonaismassa (g)}}$$

arvona käytettiin 16,4 %. GSI:n sekä mätimunän märkämässän (0,00594 g) ja kutukanta-arvion avulla laskettiin Pyhäjärven siikojen mätimunien määrä hehtaaria kohden ( $n_{\text{mäti}} \text{ ha}^{-1}$ ) kaavalla:

$$n_{\text{mäti}} \text{ ha}^{-1} = \frac{GSI}{100} \times \frac{0,5 \times SB (g)}{\text{mätimunän märkämässän (g)}} \times 15520 \text{ ha}$$

Mätimunien tiheyden laskemisessa käytettiin yllä laskettua kutukanta-arviota. Naaraiden osuuden kutukannasta oletettiin olevan puolet. Mädin säilyvyys ( $S_{\text{mäti}}$ ) laskettiin kaavalla:

$$S_{\text{mäti}} = \frac{\text{poikastiheys (kpl ha}^{-1}\text{)}}{n_{\text{mäti}} \text{ (kpl ha}^{-1}\text{)}} \times 100$$

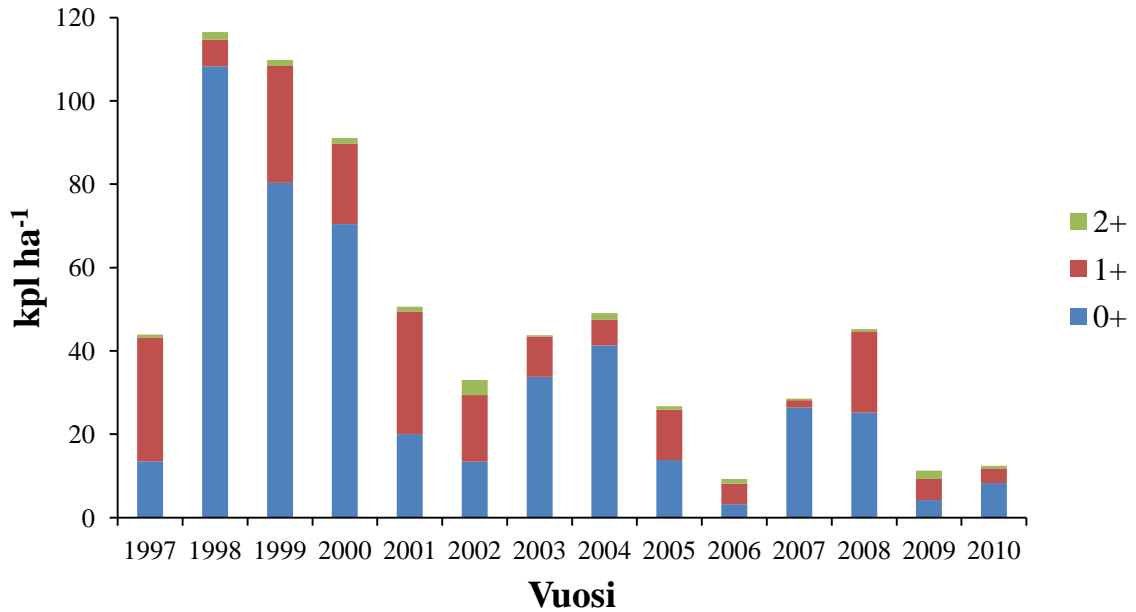
Siikojen säilyvyys ensimmäisenä elinvuotena laskettiin muuten samalla tavalla, mutta poikastiheys korvattiin 0+-vuotiaiden siikojen tiheydellä vuoden lopussa. Linearisella regressiolla tutkittiin, vaikuttaako täpläravun yksikkösaalis mädin säilyvyyteen.

Ikäryhmän 0+ syksyisen tiheyden riippuvuutta vastakuoriutuneiden poikasten tiheydestä tutkittiin sovittamalla aineistoon samat tiheysriippuvuusmallit kuin kohdassa 3.4. Tarkoituksena oli selvittää, vaikuttaako tämä riippuvuus talvikuoletuuden ohella 0+-ikäryhmän tiheyteen syksyllä.

## 4. TULOKSET

### 4.1. Siikapopulaation koko ja tiheys

Siikapopulaatio Pyhäjärvässä näyttäisi koostuvan kohorttiansalyysin mukaan pääosin ikäryhmistä 0+ ja 1+ (Kuva 3). Keskimääräinen tiheys vuosina 1997–2010 oli 48 kpl  $\text{ha}^{-1}$  (keskihajonta 23 kpl  $\text{ha}^{-1}$ , vaihteluväli 5–142 kpl  $\text{ha}^{-1}$ ). Vuoden 2000 jälkeen populaation tiheys ei ole enää kasvanut 1990-luvun lopun arvioidulle tasolle. Siikojen hetkellinen kalastuskuolevuus on vaihdellut paljon eri vuosina, mutta keskimäärin se suurenee siikojen ikääntyessä (Taulukko 1). Voimakkainta kalastuskuolevuus ikäryhmillä 0+ ja 1+ oli nuottapyyntissä vuonna 1999 ja ikäryhmällä 2+ vuonna 2002. Rysäpyyntissä 1+-ikäryhmän kalastuskuolevuus oli voimakkainta vuonna 2004 ja ikäryhmän 2+ vuonna 2003.



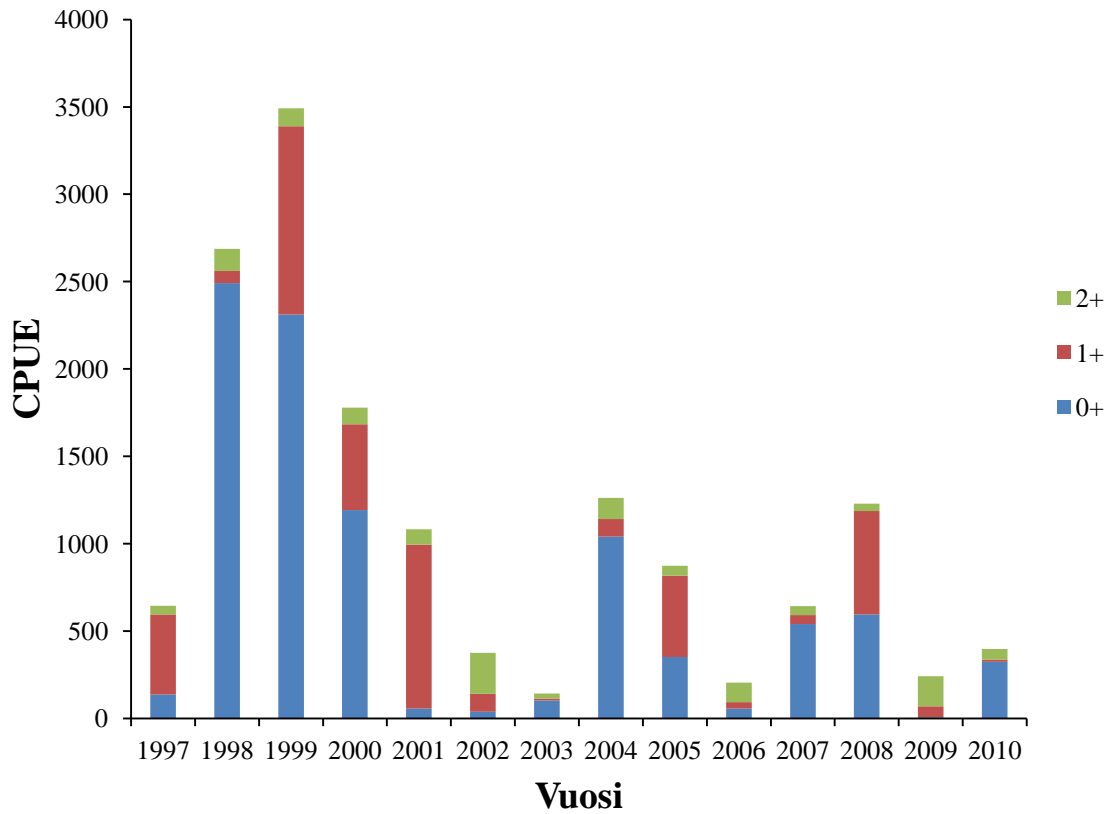
Kuva 3. Kohorttianalyysin perusteella laskettu arvio siian ikäryhmien tiheyksistä syksyllä.

Taulukko 1. Siikojen keskimääräinen hetkellinen kalastuskuolevuus vuoden alusta syksyyn mitattuna eri ikäryhmissä.

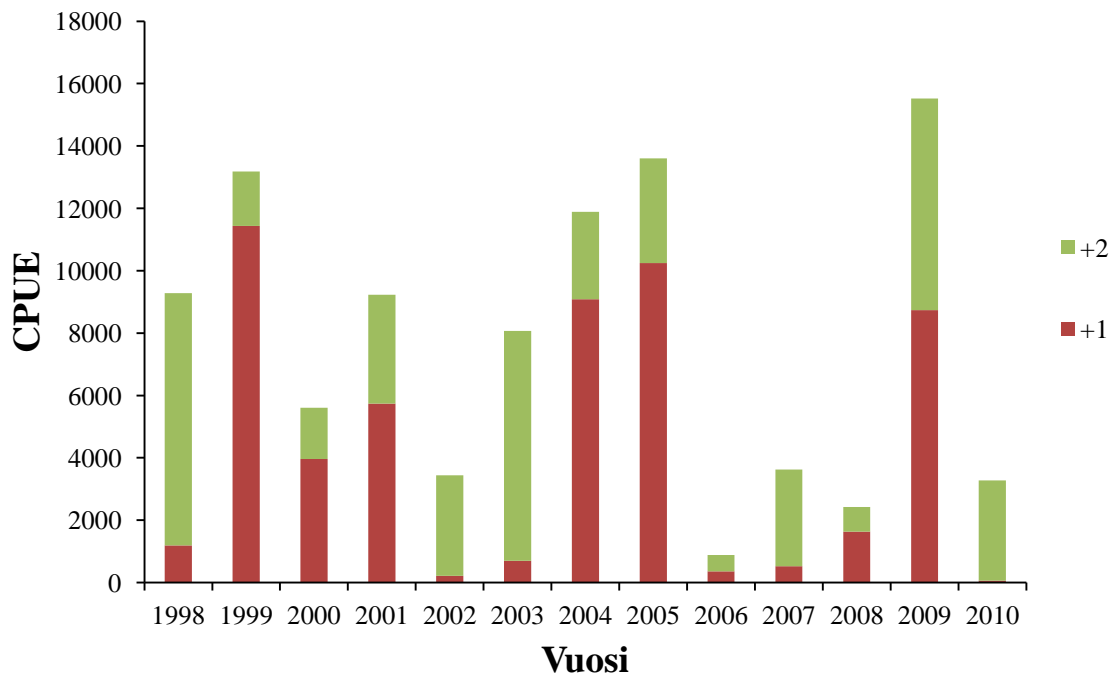
Vuosi	Nuotta			Rysä	
	0+	1+	2+	1+	2+
1997	0,25	0,36	0,95		
1998	0,77	0,34	1,50	0,30	2,25
1999	1,02	1,79	1,45	0,50	1,07
2000	0,41	0,64	1,01	0,32	1,20
2001	0,12	0,96	1,11	0,37	2,04
2002	0,13	0,24	1,78	0,03	1,05
2003	0,10	0,08	0,87	0,10	3,58
2004	0,55	0,35	0,93	1,51	1,68
2005	0,84	1,75	1,39	0,59	1,59
2006	0,24	0,14	0,63	0,10	0,53
2007	0,14	0,17	0,23	0,30	2,23
2008	0,59	0,81	1,17	0,08	0,91
2009	0,08	0,25	0,93	0,92	1,40
2010	0,45	0,10	0,61	0,02	1,78
<b>Keskiarvo</b>	<b>0,41</b>	<b>0,57</b>	<b>1,04</b>	<b>0,39</b>	<b>1,64</b>

Kahden ensimmäisen elinvuotensa aikana siikoja jää runsaasti nuottaan muikunpyynnin sivusaaliina. Sekä siian yksikkö- että kokonaissaaliit talvinuottauksessa ovat huomattavasti vähentyneet vuodesta 2000, vaikka siian yksikkösaaliit ovatkin vaihdelleet paljon (Kuva 4). Suurimmat yksikkösaaliit saatiin 1990-luvun lopussa, jolloin siikasaalis oli ikäryhmissä 0+ ja 1+ yli kaksi kertaa suurempi kuin keskimäärin vuoden 2000 jälkeen. Kuturysäpyynnin yksikkösaaliin vaihtelut ovat myöskin olleet suuria ensimmäisen ja toisen ikäryhmän välillä (Kuva 5).





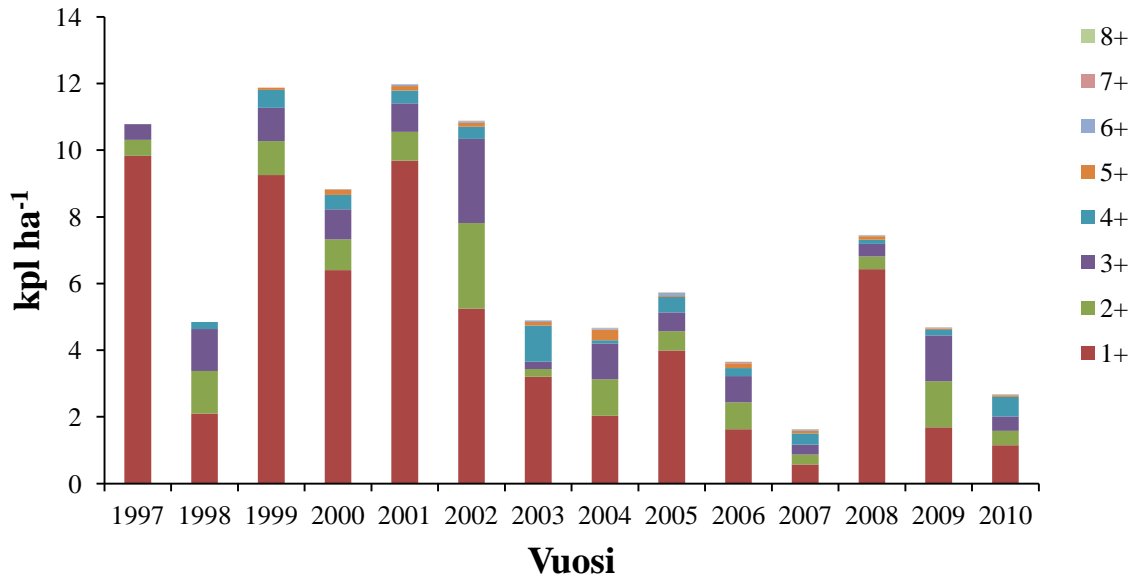
Kuva 4. Siian talvinuottauksen yksikkösaalis (CPUE, kpl nuotan veto<sup>-1</sup>) vuosina 1997–2010.



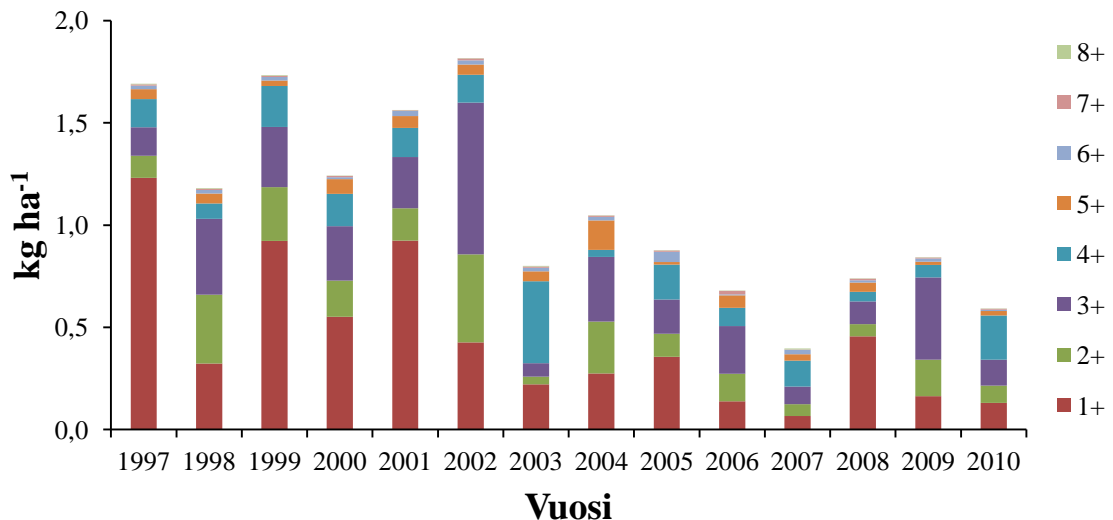
Kuva 5. Siian rysäpynnin yksikkösaalis (CPUE, kpl rysä<sup>-1</sup>) vuosina 1998–2010.

## 4.2. Siian kutukannan tiheys ja biomassa

Suurin osa siian kutukannasta koostuu sekä määrällisesti että biomassana 1+-vuotiaista kaloista (Kuva 6 ja 7). Kutukanta romahti vuonna 2003, jolloin se laski noin puoleen aikaisemmista vuosista.



Kuva 6. Kohorttianalyysin perusteella laskettu siian kutukanta-arvio ikäryhmittäin (kpl ha<sup>-1</sup>).

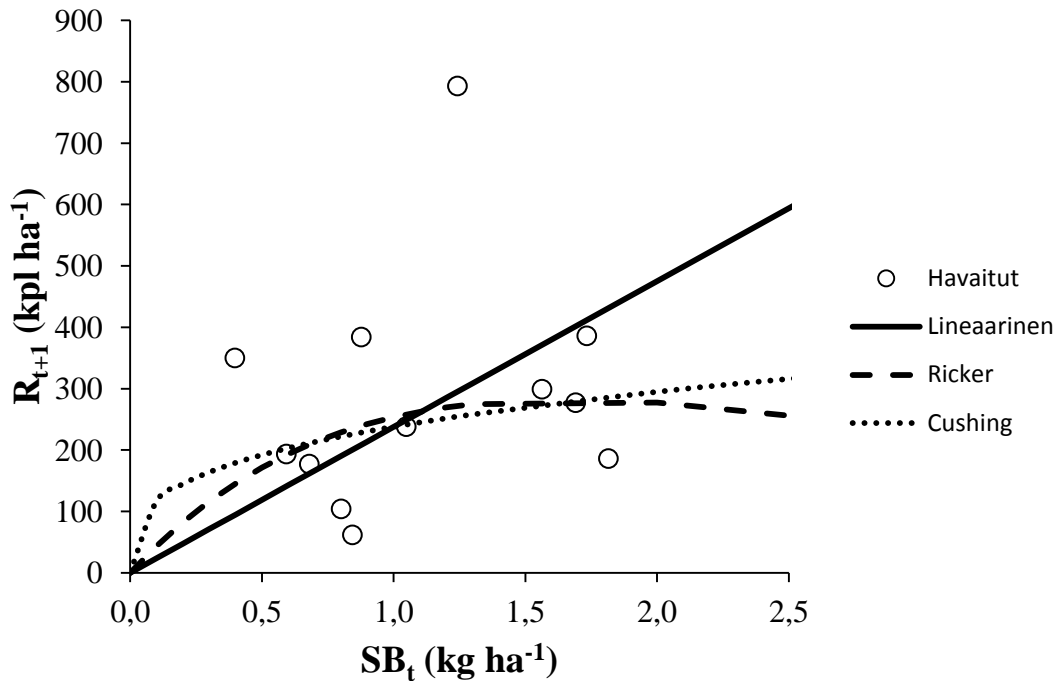


Kuva 7. Kohorttianalyysin perusteella laskettu siian kutukannan biomassa-arvio ikäryhmittäin (kg ha<sup>-1</sup>).

## 4.3. Kutukanta–rekryytti-riippuvuus

Sovitetut tiheysriippuvuusmallit (Kuva 8, Taulukko 2) eivät eronneet merkitsevästi nollahypoteesina olleesta lineaarisesta mallista F-testin perusteella (lineaarinen vs. Ricker:  $F_{1, 10} = 1,94$ ,  $p = 0,19$ ; lineaarinen vs. Cushing:  $F_{1, 10} = 2,64$ ,  $p = 0,14$ ). Kutukannan biomassan ja rekryyttien tiheyden välillä ei siis ollut tiheysriippuvaa kompensatiota. Cushingin mallin eksponentin  $\gamma$  estimaatti ei ollut merkitsevästi pienempi kuin 1 eli estimaatin 95 %:n luottamusväli sisälsi arvon 1, eikä Rickerin mallissa  $\beta$  eronnut merkitsevästi arvosta 0 (Taulukko 3). Käytettävissä ollut aineisto oli suppea, eikä siinä

välttämättä ollut havaintoja suurten kutukantojen tuottamista poikasmääristä, joten ei voida olla varmoja, onko kutukannan ja rekryyttien välinen riippuvuus lineaarinen myös suurilla kutukannan biomassarvoilla.



Kuva 8. Siian kutukannan ( $SB_t$ ) ja poikastiheyden ( $R_{t+1}$ ) välinen riippuvuus.

Taulukko 2. Siian ln-muunnettuihin kutukantabiomassa- ja poikastiheysarvoihin sovitettujen kutukanta-rekryytti-mallien parametrit ja estimaatit.

	Yhtälö	Estimaatit	Keskivirhe	$R^2$
Lineaarinen	$\ln(R) = \ln(\alpha) + \ln(SB)$	$\alpha = 237,5$	$\alpha: 49,8$	0,01
Ricker	$\ln(R) = \ln(\alpha) + \ln(SB) - \beta SB$	$\alpha = 463,5$ $\beta = 0,60$	$\alpha: 238,9$ $\beta: 0,43$	0,01
Cushing	$\ln(R) = \ln(\alpha) + \gamma * \ln(SB)$	$\alpha = 237,8$ $\gamma = 0,31$	$\alpha: 46,5$ $\gamma: 0,43$	0,01

Taulukko 3. Siian kutukantabiomassan ja poikastiheyden välisen tiheysriippuvan kompensaaion tutkiminen Cushingin ja Rickerin malleilla.

Yhtälö	Parametri	Estimaatti	Luottamusvälin alaraja	Luottamusvälin yläraja
Cushing	$\alpha$	237,8	134,2	341,6
	$\gamma$	0,3	-0,6	1,3
Ricker	$\alpha$	463,5	-69,4	995,6
	$\beta$	0,6	-0,4	1,6

#### 4.4. Täpläravun vaikutus siian poikastiheyteen

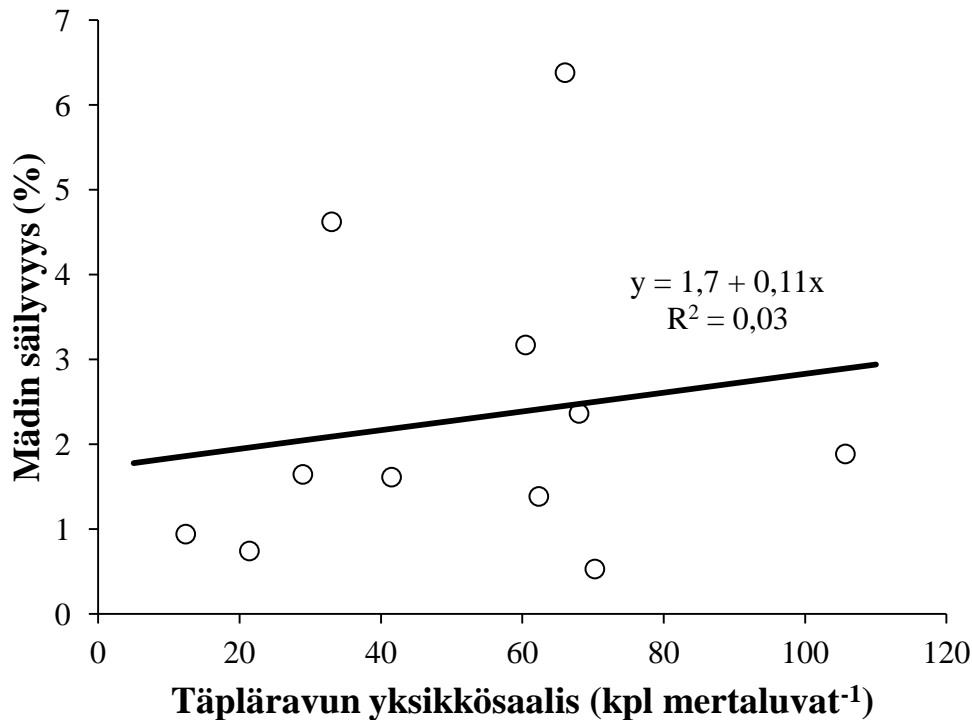
Täpläräpukanta (CPUE:lla mitattuna) ei vaikuttanut merkitsevästi siian poikastiheyteen (Taulukko 4).

Taulukko 4. Siian kutukantabiomassa- ja poikastiheysarvoihin sekä täpläravun yksikkösaaliiseen sovitetun mallin ( $\ln(R) = \ln(\alpha) + \ln(SB) + k * CPUE_{rapu}$ ) parametrit ja estimaatit. Mallin selitysaste  $R^2 = 0,02$ .

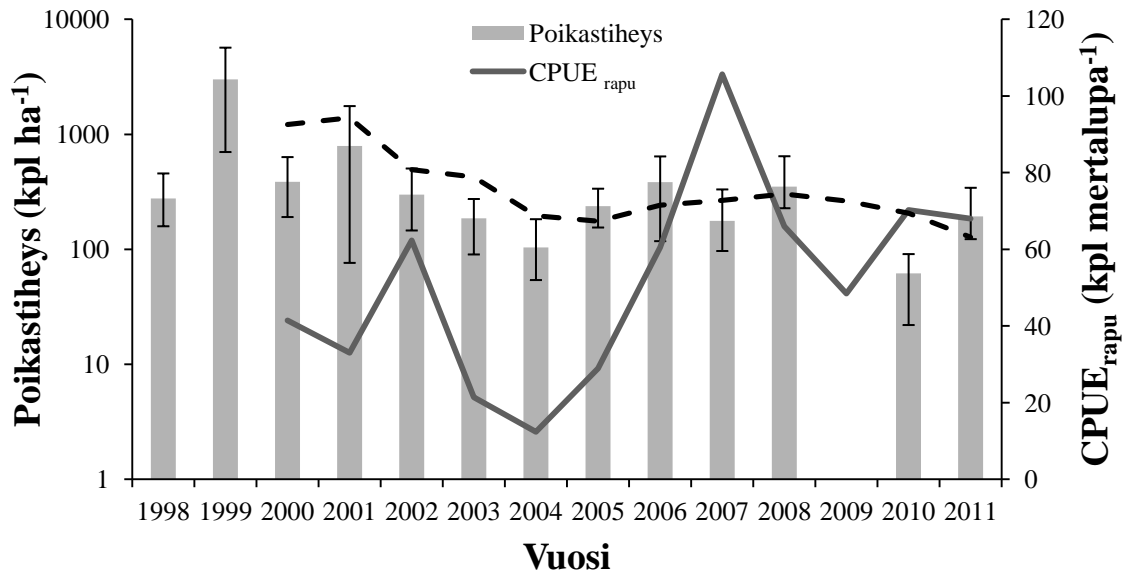
Parametri	Estimaatti	Keskivirhe	p	Luottamusvälin alaraja	Luottamusvälin yläraja
$\alpha$	138,40	85,50	> 0,05	-58,73	335,54
k	0,01	0,01	> 0,05	-0,01	0,04

#### 4.5. Siian mädin ja poikasten säilyvyys

Pyhäjärvellä mätimunien määrä oli keskimäärin 15000 kpl ha<sup>-1</sup> (vaihteluväli 5000–25000 kpl ha<sup>-1</sup>). Mädin talvisäilyvyys oli keskimäärin 3,2 %. Täpläravun yksikkösaaliin ja mädin säilyvyyden välinen lineaarinen regressio ei ollut tilastollisesti merkitsevä (ANOVA:  $F_{1,9} = 0,26$ ,  $p = 0,62$ , Kuva 9). Siian poikastiheys oli keskimäärin 496 kpl ha<sup>-1</sup> (vaihteluväli 62–2997 kpl ha<sup>-1</sup>). Siikojen säilyvyys ensimmäisenä elinvuotena oli Pyhäjärvessä keskimäärin 0,22 %. Pyhäjärven siian poikastiheyksissä esiintyy paljon vuosittaista vaihtelua, mutta niissä ei ole havaittavissa selvää kasvua enää 2000-luvulla täpläravun istuttamisen jälkeen (Kuva 10).

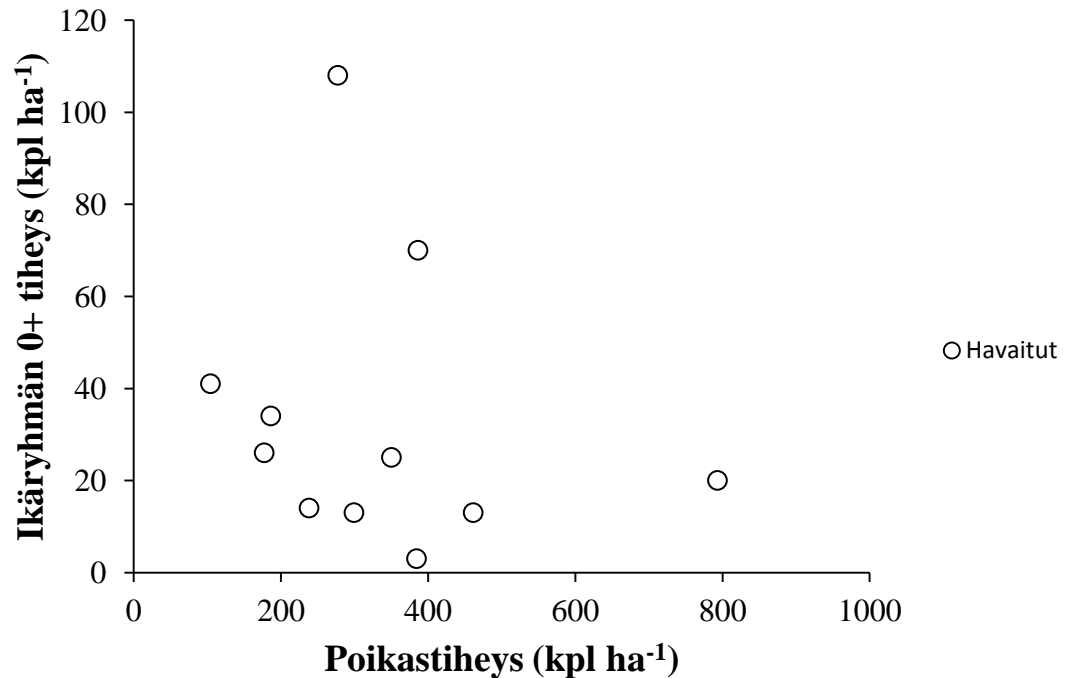


Kuva 9. Pyhäjärven siian mädin säilyvyyden riippuvuus täpläravun yksikkösaaliista.



Kuva 10. Pyhjärven siian vastakuoriutuneiden poikasten tiheyden ( $\pm 95\%$ :n luottamusväli) ja täpläravun yksikkösaaliin muutokset vuosina 1998–2011. Katkoviivalla on esitetty poikastiheyden kolmen havainnon liukuva keskiarvo.

Vastakuoriutuneiden ja kesänvanhojen (syksyllä 0+) tiheydet eivät riippuneet toisistaan (Kuva 11). Niiden välille ei voinut sovittaa tiheysriippuvuusmalleja, koska iterointi antoi luonnolliselle logaritmillemme negatiivisen tuloksen. Vastakuoriutuneiden siikojen määrällä ei siis ole vaikutusta kesänvanhojen siikojen tiheyteen.



Kuva 11. Vastakuoriutuneiden siianpoikasten tiheyden vaikutus tulevan syksyn ikäryhmän 0+ tiheyteen Säskylän Pyhjärvellä.

## 5. TULOSTEN TARKASTELU

### 5.1. Siikapopulaation koko ja tiheys

Siian ikäryhmien yksikkösaaliit nuottapyynnissä vaihtelivat hyvin samansuuntaisesti kuin kohorttianalyysillä saadut tulokset ikäryhmien kokoarvioista. Pyhäjärven 0+-2+-vuotiaista koostuvan siikapopulaation tiheys vaihteli kohorttianalyysin tulosten perusteella huomattavasti vuosina 1997–2010. Siian vanhemmista ikäryhmistä (>2+) ei ollut kohorttianalyysin tarvitsemia saalistietoja. Merkittävä romahdus tapahtui vuoden 2000 jälkeen, jolloin siikapopulaation tiheys laski alle 50 kpl ha<sup>-1</sup>. Populaation tiheys ei ole näihin päiviin saakka ylittänyt vuoden 2001 tasoa. Tosin tarkastelujakson ensimmäisenä vuonna eli 1997 populaation tiheyden havaittiin olleen vain hieman yli 40 kpl ha<sup>-1</sup>, joten populaation voidaan olettaa vaihtelevan runsaasti luonnollisestikin.

Siikojen hetkellinen kalastuskuolevuus Pyhäjärvellä vaihtelee paljon eri vuosina, mutta keskimäärin se suurenee siikojen ikääntyessä. Nuottapyynnin osalta voimakkainta kalastuskuolevuus ikäryhmissä 0+ ja 1+ oli vuonna 1999 ja 2+-vuotiailla se oli korkein vuonna 2002. Rysäpyynnissä 1+-ikäryhmän kalastuskuolevuus oli voimakkainta vuonna 2004 ja ikäryhmän 2+ vuonna 2003. 0-vuotiaat siikat rekrytoituvat nuottapyyntiin heti ensimmäisenä talvena, joten uusi runsas tai heikko vuosiluokka heijastuu heti samana vuonna siian yksikkösaaliiseen.

Muikun on todettu Päijänteellä säätelevän siikapopulaatiota ravintokilpailun perusteella (Valkeajärvi ym. 2006). Siian vuosiluokkien tiheyden vaihtelu näyttää riippuvan muikun vuosiluokkien tiheydestä myös Pyhäjärvellä. Kohorttianalyysin perusteella siikapopulaation vuosiluokan vahvuus on romahtanut eniten juuri voimakkaina muikkuvuosina (2002, 2006 ja 2009) (Anonyymi 2014a). Kalojen vuosiluokan vahvuuteen voivat vaikuttaa myös ilmastolliset tekijät. Siian osalta mm. kuoriutumisasjankohdan säätilalla (Ventelä 2011 ym.) saattaa olla merkitystä vuosiluokan kokoon.

### 5.2. Kutukannan tiheys ja kutukanta–rekryytti-riippuvuus

Kutukannan tiheys oli korkeimmillaan vuonna 2001, jolloin se koostui pääosin ikäryhmästä 1+. Kutukantaa arvioitaessa laskettiin säilyvyyden perusteella (Forsman 2015) myös tiheysarviot yli 2+-vuotiaille kaloille. Vuosina 2000 ja 2001 syntyneet runsaat vuosiluokat näkyvät kutukannan tiheydessä vielä vuonna 2002, jolloin lähes puolet siian kutukannasta koostui ikäryhmistä 2+ ja 3+. Seuraava runsaampi vuosiluokka syntyi vuonna 2007, joka näkyi kutukannan tiheydessä vuonna 2008. Siian ikäryhmän 0+ vahvuus vuoden lopussa oli keskimäärin 33 kpl ha<sup>-1</sup> (SD = 32, vaihteluväli 3–108 kpl ha<sup>-1</sup>).

Siian kutukannan biomassan ja poikastiheyden havaittiin olevan suoraan verrannollisia keskenään kuten työssä oletettiin. Tämä voi tosin johtua siitä, että havaintoja on vain vähäisiltä kutukannoilta. Pyhäjärven siian kutukanta on kuitenkin hyvin alhainen (keskimäärin 1,1 kg ha<sup>-1</sup>), minkä takia kutukanta–rekryytti-mallin luomiseen käytetyt havainnot ovat todennäköisesti rekryyttikäyrän jyrkästi nousevalla nollan läheisellä alueella. Tällöin näiden välinen riippuvuus on lineaarista. Kutukannan ja rekryyttien välillä ei siis ole havaittavissa kompensatorista riippuvuutta, jolla tarkoitetaan kuolevuuden kasvua tai jälkeläistuotannon heikentymistä populaatiokoon kasvaessa. Kompensatorisuus pyrkii säilyttämään kalakannan tietyn kokoisena, eli se rajoittaa suuren kalakannan kasvua sekä lisää pienen kalakannan lisääntymiskykyä. Pienen populaatiokoon aikana kompensatorinen säätelymekanismi näkyy mm. alhaisena sukukypsyysikä ja kasvun nopeutumisenä (Jensen 1981, Lehtonen ym. 1997). Mitä nopeampaa on kalan kasvu, niin yleensä sitä aikaisemmin kala saavuttaa sukukypsyyden (Wootton 1990).

Sarvala ym. (1998) ja Forsman (2015) huomasivat Pyhäjärven siian kasvun nopeutuneen verrattuna Hirvosen ym. (1992) 1980-luvulta peräisin oleviin näytteisiin. Forsmanin (2015) mukaan Pyhäjärven siikojen sukukypsyysikä on myös hyvin alhainen, jolloin osa sioista saavuttaa sukukypsyyden jopa 1+-vuotiaina ja lähes koko siikapopulaatio jo 3+-vuotiaina.

Kutukantabiomassan ja rekryyttituotannon välistä riippuvuutta arvioitaessa havaintoja puuttui niin pienillä kuin suurillakin kutukantabiomassan arvoilla. Tällöin ei voida varmasti sanoa, olisiko lineaarinen malli paras kuvaamaan riippuvuutta. Varovaisuusperiaatteen (FAO 1995) mukaan valitaan usein sellainen kutukanta–rekryyttimalli, joka aliarvioi poikastuotannon pienillä ja suurilla kutukannan arvoilla. Tämän vuoksi tässäkin tapauksessa olisi turvallisinta valita Pyhäjärven siioille Rickerin malli, joka ennustaa rekryyttituotannon vähenevän kutukannan tiheyden kasvaessa tietyn rajan yli.

Kutukantarekryyttimallin estimoinnin epävarmuutta lisäsi havaintojen vähyys, joten tiheysriippuvat mekanismit eivät välttämättä tule esiin aineistossa. Siian kutukannan pienentyessä merkittävästi voi allee-efekti (Allee ym. 1949) saada jo romahtaneen populaation vielä jyrkempään laskuun. Tällöin siian kutukanta on jo niin pieni, että kutuaikana yksilöt eivät välttämättä löydä vastakkaisen sukupuolen yksilöä ja kanta voi päätyä sukupuuttokierteeseen (Allee ym. 1949). Tämä voi johtaa depensatoriseen riippuvuuteen, jossa populaation lisääntymiskyky heikkenee kannan pienentyessä. Tosin depensatoristen mekanismien on esitetty olevan luonnossa hyvin harvinaisia (Myers ym. 1995) tai niitä on hankala todentaa, koska pienistä kutukannoista on harvoin havaintoja. Pyhäjärven siikakantaan kohdistuvat depensatoriset mekanismit voivat johtua täpläravun aiheuttamasta predaatiosta mätiä kohtaan. Tällöin täpläravun vaikutus mädin säilyvyyteen olisi joka vuosi jokseenkin yhtä suuri, jolloin mädin määrän vähetessä täpläravun kuluttama osuus kaikesta Pyhäjärven siian mätimäärästä kasvaa.

Depensatorisesti säätyvä populaatio on myös altis liikalastukselle (Fogarty ym. 1991, Myers ym. 1995). Siian kalastuskuolevuus kasvaa kalan vanhetessa, mutta kokonaiskalastuskuolevuus ei ole kasvanut tarkastelujakson aikana. Siian kutukannan väheneminen voi johtua jo pitkään jatkuneesta kannan ylikalastuksesta, mutta kalastusrajoitusten vaikutus Pyhäjärven tärkeimmän saaliskalan eli muikun ammattimaiseen kalastukseen voisi kuitenkin olla suuri. 89 % Pyhäjärven siikasaaliista saadaan muikunkalastuksen sivusaaliina tiheäsilmäisillä muikkunuotilla ja rysillä (Forsman 2015). Muikun kuturysäpyynti on myös 2000-luvulla kasvanut huomattavasti. Vuosituhannen vaihteessa pyynnissä oli 50 muikkurysää, mutta vuonna 2007 jopa 104 rysää (Anonyymi 2014a). Nämä pyydykset pyytävät pääosin pientä siikaa eli 0+ ja 1+-ikäryhmiin kuuluvia siikoja. Valtaosa sioista pyydetään siis immatuureina eli ennen kuin kalat ehtivät kutea kerran elämänsä aikana. 1980-luvulla muikun talvinuottaus oli hyvin tehokasta ja samalla myös siian pyynti voimakasta, mutta siikasaalis säilyi kuitenkin suurena (Anonyymi 2014a). Täplärapua ei silloin vielä Pyhäjärvellä esiintynyt toisin kuin 2000-luvulla, joten täpläravun vaikutus siikakannan romahtamiseen voi olla merkittävä.

Forsmanin (2015) mukaan muikkupyydysten silmäkokoa nostamalla pystyttäisiin välttämään ensimmäisellä kasvukaudella olevien siikojen pyynti. Pelkästään tällöin saavutettaisiin jo viidenneksen suurempi siikasaalis samalla rekryyttimäärällä. Kalastusrajoituksilla pystyttäisiin vaikuttamaan siis tehokkaasti siian rekryytteihin kohdistuvaan ylikalastukseen ja lisäämään kutukannan määrää. Koska kutukanta ja poikastiheys ovat tällä hetkellä suoraan verrannollisia niin kutukannan kasvu lisäisi poikastiheyttä.

Emokalakannan ja rekryyttituotannon suhde on tärkeä tietää, jotta pystytään mallintamaan siikakannan kehitystä tulevaisuudessa. Tieto kutukannan koon vaikutuksesta poikastuotantoon auttaa paikallisesti kalastuksen järjestämisessä ja suunnittelussa.

### 5.3. Täpläravun vaikutus siian poikastiheyteen ja mädin säilyvyyteen

Täpläravun ei voida sanoa vaikuttavan siian poikastiheyteen näiden tutkimustulosten perusteella vuosina 1998–2011. Täpläravun ei havaittu vaikuttavan myöskään mädin säilyvyyteen, vaikka Karjalaisen ym. (2015) suorittamassa täplärapujen ravinnonkäyttökokeessa ja sen perusteella tehdyn mallinnuksen mukaan täpläravut voivat käyttää merkittävässä määrin Pyhäjärven siikakalojen mätiä ravinnokseen. Täpläravulla saattaa olla merkittävä rooli siikakannan heikentymiseen, vaikka Karjalaisen tutkimuksessa ei tilastollisesti havaittu täpläravun predaation pystyvän vaikuttamaan kuoriutuvien muikunpoikasten määrään. Täplärapujen merkitys muikku- ja siikapopulaatioille voi kuitenkin olla huomattavasti erilainen johtuen lajien välisistä lisääntymiseroista.

Rapujen negatiiviset vaikutuksia kaloihin on osoitettu useissa tutkimuksissa (Savino & Miller 1991, Miller ym. 1992, Guan & Wiles 1997, Dorn & Mittelbach 2004, Wilson ym. 2004, Carpenter 2005, Mueller 2006, Peay ym. 2009, Setzer ym. 2011), jonka lisäksi rapujen on kokeellisesti testattu pystyvän käyttämään mätiä tehokkaasti jo alhaisissakin lämpötiloissa, joissa syyskutuiset kalat kutevat (Karjalainen ym. 2015). Rapujen aktiivisuus ja ravinnonkulutus kasvavat veden lämmitessä (Ellrott ym. 2007), joten nopea jääpeitteen muodostuminen voi hidastaa veden jäähtymistä ja näin lisätä rapujen kuluttamaa mätimäärää. Toisaalta tällöin myös mädin haudonta-aika lyhenee ja mäti on lyhyemmän aikaa alttiina rapujen saalistukselle. Jääpeitteisen ajan on viime vuosien aikana kuitenkin huomattu Pyhäjärvellä vähentyneen (Jeppesen ym. 2012). Leudon ja lyhyen jätälven onkin havaittu Pohjanlahdella heikentävän siian kudun onnistumista, koska jääpeite suojaa herkässä kehitysvaiheessa olevaa siianmätää ympäristön muutoksilta (Veneranta ym. 2013).

Siian mädin kuolleisuutta kudusta kuoriutumiseen on luonnossa tutkittu vähän. Siikakaloista muikun mädin selviytymisprosentin on arveltu olevan muutaman prosentin luokkaa (Marjomäki 2003). Muikun mädin tavoin siian mäti on herkkä predaatiolle, koska toisin kuin useat muut lohikalat se ei hautaa mätimuniaan hiekan tai soran sisään. Mädin selviytymiseen vaikuttaa eniten veden happipitoisuus sekä kutupaikan pohjan tyyppi, mutta mädin kuolleisuus voi kuitenkin vaihdella vuosittain huomattavasti (Lahti ym. 1979). Pyhäjärvellä veden happipitoisuuden on tutkittu laskevan talven aikana ainoastaan syvänteissä, joissa happi voi kulua loppuun talven aikana (Malve ym. 1994). Metrin syvyydeltä otetut vesinäytteet kuitenkin osoittavat, että happipitoisuus säilyy talvella siian kutusyvytydessä hyvänä (Anonyymi 2015d), joten järven kovat hiekkarannat muodostavatkin sille ihanteellisen kutualustan. Populaation tuottaman mätimäärän ja siian poikaspyyntien perusteella laskettu siianmädin säilyvyys Pyhäjärvellä oli keskimäärin 3,2 %, mikä on huomattavasti vähemmän kuin Haakanan & Huuskosen (2012) havaitsema siian mädin säilyvyyden keskiarvo (31 %) Koitajoella. Pyhäjärvellä mätimunien määrä hehtaarilla vaihteli välillä 5000–25000 kpl keskiarvon ollessa 15000 kpl ha<sup>-1</sup>. Karjalainen ym. (2015) arvioivat bioenergeettisen mallinnuksen ja stabiilien isotooppien analyysin perusteella rapujen käyttävän Pyhäjärvellä jopa 33–73 % siikojen mädistä ravinnokseen mätitiheyden ollessa 14600 mätimunaa ha<sup>-1</sup>. Toisaalta mädin säilyvyyden ja täpläravun yksikkösaaliin välillä ei havaittu negatiivista riippuvuutta, joten täpläravun vaikutusta mätimunien säilyvyyteen ei pystytty osoittamaan tämän tarkastelujakson aikana.

Rapujen on huomattu oppivan nopeasti saalistamaan mätimunia hajun perusteella (Weisbord ym. 2012). *Orconectes virilis* -ravun on todettu pystyvän kerääntymään



harmaanieriän (*Salvelinus namaycush*) lisääntymispaikoille (Wasylenko ym. 2014) ja voivan aiheuttaa mädin merkittävää kuolleisuutta yhdessä muiden saalistajien kanssa (Fitzimons ym. 2002). Wasylenkon ym. (2014) kokeen mukaan ravut ovat oppineet kerääntymään kalojen kutualueita muistuttaville paikoille huolimatta siitä, onko alueella runsaasti mätiä tarjolla. Tällöin vuosina, jolloin siian kutukanta on alhainen, mätiin kohdistuva predaatio voi olla yhtä suuri kuin suuren kutukannan vuosina. Pohjois-Amerikassa on saatu rapujen ravinnonkäytön kenttäkokeista tuloksia, jotka viittaavat ravun pystyvän vaikuttamaan kalapopulaation tilaan. Setzerin ym. (2011) kokeessa täplärapujen havaittiin käyttävän niin isoja määriä *Salvelinus umbla* -nieriän mätiä ravinnokseen, että vähentynyt rekryyttien määrää voi heikentää tai jopa estää taantuneen nieriäkannan mahdollisuuksia elpyä.

Täpläravulla ei ole havaittu olevan vaikutusta Pyhäjärven muikkukantaan (Karjalainen ym. 2015). Siikakanta on kuitenkin taantunut Pyhäjärvellä hyvin nopeasti täpläravun runsastumisen aikoihin. Pienempi fekunditeetti ja mätimunien suurempi koko verrattuna muikkuun voivat kuitenkin edesauttaa täplärapujen predaation vaikutusta siikapopulaatioon. Siian kudun on tutkittu tapahtuvan suomalaisissa järvissä matalassa rantavedessä sijoittuen suurimmaksi osaksi 0,75-1 m syvyyteen (Valkeajärvi ym. 2001), kun taas muikun kutu tapahtuu keskimäärin huomattavasti syvemmällä yltäen jopa yli 10 m syvyyteen (Tikkanen ym. 1987, Heikkilä ym. 2006). Rajalan (2006) saamat tulokset Ormajärveltä osoittavat täpläravun viihtyvän parhaiten 1 metrin syvyydessä (9,4 kpl/m<sup>2</sup>), joten tiheällä täplärapukannalla voikin olla huomattava vaikutus siianmätiin kohdistuvaan predaatioon. Myös Pyhäjärvellä tunnetut siian kutualueet sijaitsevat matalilla rannoilla ja kareilla (Markku Mäntyranta, suullinen tiedonanto), mutta asiaa ei ole tarkemmin tutkittu. Vuoden 2011 jälkeen siianpoikastiheyksien keskiarvot Pyhäjärvellä ovat laskeneet viidennekseen tarkastelujakson (1998-2011) siianpoikastiheyksien keskiarvoista (Karjalainen ym. 2015). Siian kutukannan laskemiseen tarvittavia tietoja ei kuitenkaan ole saatavilla kyseisiltä vuosilta.

Siika kilpailee planktonravinnosta muikun sekä pohjaeläimistä kiiskan kanssa, joten jo ennestään kovan ravintokilpailun lisäksi täpläravun predaatio voi osaltaan vaikeuttaa siikakannan elpymistä. Täpläravut voivat vaikuttaa Pyhäjärven siikakantaan eri tavoilla ja vaikutusmekanismien mahdollinen yhteisvaikutus voi nousta merkittäväksi suuren rapupopulaation aikana. Pyhäjärveen on aiemmin kotiutettu jokirapua, mutta täpläravun vaikutukset voivat suuremman populaatiotiheyden ja erilaisten elintapojen takia olla suuremmat. Täplärapu voi heikentää Pyhäjärven siikakantaa mätimuniin kohdistuvan predaation lisäksi myös ravintokilpailulla. Täpläravun saalistusvaikutus ulottuu yleensä litoraalivyöhykkeessä syvemmälle kuin jokiravun (Ruokonen ym. 2012). Lisäksi täplärapu hyödyntää laajempaa ekologista lokeroa, joten sen ravintokohteet ovat monipuolisempia kuin jokiravulla (Olsson ym. 2009, Ercoli 2014). Rapujen on huomattu Päijänteellä vähentävän selvästi alueen pohjaeläinten määrää (Ruokonen 2012, Ercoli 2014), mikä voi entisestään vähentää pohjaeläinravintoon siirtyneiden siikojen ravintokohteita.

Vastakuoriutuneiden poikasten tiheyden ja syksyisen 0+-ikäryhmän tiheyden välillä ei havaittu riippuvuutta. Kesällä tapahtuu siis todennäköisesti ravusta aiheutumaton kuolleisuus, joka vaikuttaa merkittävästi poikasten menestymiseen. Vuosiluokan runsaus ei siis välttämättä riipu kutukannan koosta tai mätijyvien talvikuolleisuudesta, vaan 0+-ikäryhmän sisällä kalat kilpailevat ravinnosta keskenään, mikä voi rajoittaa populaation tiheyttä (Lehtonen ym. 1997). Tällöin rapujen mätimuniin kohdistuvan predaation vaikutus siian populaation tiheyteen saattaa olla merkityksetöntä.

Tässä työssä esitettyjen vertailujen luotettavuutta heikentää huonosti tunnettu todellinen täplärapupopulaation koko ja kutukanta–rekryytti-mallin alhainen selitysaste. Täpläravun yksikkösaaliin laskemiseen on käytetty ainoastaan kaupallisen pyynnin alamitan täyttävät ravut (>10 cm). Kuitenkin koko rapupopulaation vahvuuden tarkastelussa olisi käytettävä myös pienempiä rapuja. Pienempien täplärapujen määrää ei Pyhäjärvellä tunneta, joten siian mädin selviytymiseen mahdollisesti vaikuttava rapupopulaatio voi olla myös huomattavasti suurempi. Talvella täplärapujen alueellista esiintymistä ei ole myöskään tutkittu. Tiedot täplärapujen tiheyksistä tunnetuilla siian kutupaikoilla tarjoaisivat paremman kuvan siianmätiiin kohdistuvasta predaatiosta.

Käytännön kokeilla ei täpläravun aiheuttamaa mädin kuolleisuutta ole Pyhäjärvellä tutkittu. Onnistuneen häkkikoeasetelman luominen voikin olla haastavaa, koska tärkeää on pystyä erottamaan kalojen ja täpläravun aiheuttama predaatio toisistaan. Jatkotutkimuksilla olisi tärkeää kartoittaa täplärapujen talvenaikaista esiintymistä, jotta pystytään selvittämään eri alueiden raputiheyksiä. Viime aikoina kehittynyt ja halventunut kamerateknikka mahdollistaisi vedenalaisen seurannan. Tällä pystyttäisiin korvaamaan ravinnonkäyttökokeessa työläätkä häkkikoeasetelmat ja selvittämään tarkalleen mätiiä syövät eläimet.

#### **5.4. Päätelmät**

Tässä tutkimuksessa tehtyjen analyysien perusteella ei voida varmasti sanoa täpläravulla olevan vaikutusta siian mädin kuolleisuuteen tai poikastiheyksiin Säköylän Pyhäjärvessä. Pyhäjärven siikapopulaation heikkoon tilanteeseen voi olla monta syytä. Kova ravintokilpailu niin eläinplanktonista kuin pohjaeläimistä saattaa vaikeuttaa siikojen kykyä löytää Pyhäjärvestä vapaata ekologista lokeroa. Voimakas ravintokilpailu eri lajien välillä johtaa väistämättä heikoimmin sopeutuneen lajin häviämiseen tai vähenemiseen. Pyhäjärvessä siian kutukanta voikin olla jo niin vähäinen, että allee-efekti saattaa vaikeuttaa lisääntymistä ja ylikalastus verottaa kutukantaan rekrytoituvia siikoja huomattavasti. On kuitenkin mahdollista, että täplärapu osittain vaikuttaa siikapopulaation heikkenemiseen, mutta näitä mekanismeja ei ole vielä tutkittu tarpeeksi.

Täpläravun vaikutus siikakantaan saattaa riippua siis hyvin paljon järven tyypistä. Tutkimus tehtiin Säköylän Pyhäjärvellä, joka ominaisuuksiltaan ja lajistoltaan on hyvin omaleimainen, eikä tuloksia voi siten soveltaa suoraan muihin järviin.

#### **KIITOKSET**

Kiitän työn ohjaajia Juha Karjalaista ja Timo Marjomäkeä, jotka kärsivällisesti auttoivat työni eri vaiheissa. Aineiston keräämisestä ja toimittamisesta kiitän Pyhäjärvi-instituuttia ja Turun yliopistoa sekä aineiston valmistelleita Marjo Tarvaista ja Jouko Sarvalaa. Kiitän myös Säköylän Pyhäjärven kalastusalueen isännöitsijää Markku Mäntyrantaa, joka antoi arvokasta apua tiedonkeruun osalta. Kiitän lisäksi Raija ja Ossi Tuuliaisien Säätiötä tutkimuksen rahoituksesta sekä Jyväskylän Yliopistoa, joka tarjosi minulle Konnevesi-apurahan turvin arvokasta ja erittäin hyödyllistä työskentelyaikaa Konneveden tutkimusasemalla. Erityiskiitos kuuluu myös kannustavalle avopuolisolleni, joka jakoi aina vaikeina hetkinä neuvoa ja tukea kirjoitusprosessiani. Lopuksi haluan kiittää vielä perhettäni, jonka tuki auttoi minua kirjoittamaan tämän tutkielman valmiiksi.

#### **KIRJALLISUUS**

Anonyymi 2014a. Arvio Pyhäjärven kala- ja rapusaaliista vuosina 1998–2015. <http://www.sakylanpyhajarvi.fi/porkkana/sites/kylayhdistys.fi.porkkana/files/files/SAALIS1998-2015.pdf> Luettu 30.11.2014

- Anonyymi 2014b. OIVA – Ympäristö ja paikkatietopalvelu asiantuntijoille. <http://www.p2.ymparisto.fi/scripts/oiva.asp> Luettu 30.11.2014
- Anonyymi 2014c. Cornet. <http://www.paijanne.org/pages/fi/projektit/cornet.php> Luettu 30.11.2014
- Anonyymi 2015d. Varsinais-Suomen ELY-keskus. Pyhäjärven vedenlaadun seurantatuloksia 1970–2015. [http://www.jarviwiki.fi/wiki/Pyh%C3%A4j%C3%A4rvi\\_%2834.031.1.001%29](http://www.jarviwiki.fi/wiki/Pyh%C3%A4j%C3%A4rvi_%2834.031.1.001%29) Luettu 26.10.2015
- Allee W.C., Emerson A.E., Park O., Park T. & Schmidt K.P. 1949. *Principles of Animal Ecology*. W.B. Saunders Co, Philadelphia.
- Barton N.T. 2011. *A comparison of egg funnel and egg bag estimates of egg deposition and spawning microhabitat use of lake trout and native coregonids in Grand Traverse Bay, Lake Michigan*. Pro gradu -tutkielma, Central Michigan University, MI.
- Baldridge A.K. & Lodge D.M. 2013. Intraguild predation between spawning smallmouth bass (*Micropterus dolomieu*) and nest-raiding crayfish (*Orconectes rusticus*): implications for bass nesting success. *Freshw. Biol.* 58: 2355–2365.
- Bubb D.H., Lucas M.C. & Thom T.J. 2002. Winter movements and activity of signal crayfish *Pacifastacus leniusculus* in an upland river, determined by radio telemetry. *Hydrobiologia* 483: 111–119.
- Carpenter J. 2005. Competition for food between an introduced crayfish and two fishes endemic to the Colorado River basin. *Environ. Biol. Fish.* 72: 335–342.
- Cingi S., Keinänen M. & Vuorinen J.P. 2010. Elevated water temperature impairs fertilization and embryonic development of whitefish *Coregonus lavaretus*. *J. Fish Biol.* 76: 502–521.
- Claramunt R.M., Jonas J.L., Fitzsimons J.D. & Marsden J.E. 2005. Influences of spawning habitat characteristics and interstitial predators on lake trout egg deposition and mortality. *T. Am. Fish. Soc.* 134: 1048–1057.
- Correia A., Bandeira N. & Anastácio P. 2005. Predator-prey interactions of *Procambarus clarkii* with aquatic macroinvertebrates in single and multiple prey systems. *Acta Oecol.* 28: 337–343.
- Degerman E., Nilsson P.A., Nyström P., Nilsson E. & Olsson K. 2007. Are fish populations in temperate streams affected by crayfish? – A field survey and prospects. *Environ. Biol. Fish.* 78: 231–239.
- Davis M.A. 2009. *Invasion Biology*. Oxford University Press, New York.
- Dorn N.J. & Wojdak J.M. 2004. The role of omnivorous crayfish in littoral communities. *Oecologia* 140: 150–159.
- Dorn N.J. & Mittelbach G.G. 2004. Effects of a native crayfish (*Orconectes virilis*) on the reproductive success and nesting behavior of sunfish (*Lepomis* spp.). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 61: 2135–2143.
- Ercoli F., Ruokonen T.J., Hämäläinen H. & Jones R.I. 2014. Does the introduced signal crayfish occupy an equivalent trophic niche to the lost native noble crayfish in boreal lakes? *Biol. Invasions* 16: 2025–2036.
- Elliott J.A. & Bell V.A. 2011. Predicting the potential long-term influence of climate change on vendace (*Coregonus albula*) habitat in Bassenthwaite Lake, U.K. *Freshw. Biol.* 56: 395–405.
- Ellrott B.J., Marsden J.E., Fitzsimons J., Jonas J.L. & Claramunt R.M. 2007. Effects of temperature and density on consumption of trout eggs by *Orconectes propinquus* and *O. rusticus*. *J. Gt. Lakes Res.* 33: 7–14.
- FAO 1995. *Report of the expert consultation on guidelines for responsible fisheries management*. FAO Fish. Rep. No. 519.

- Fitzsimons J.D., Perkins D.L. & Krueger C.C. 2002. Sculpins and crayfish in lake trout spawning areas in Lake Ontario: estimates of abundance and egg predation on lake trout eggs. *J. Great Lakes Res.* 28: 421–436.
- Findlay J.D.S., Riley W.D. & Lucas M.C. 2015. Signal crayfish (*Pacifastacus leniusculus*) predation upon Atlantic salmon (*Salmo salar*) eggs. *Aquatic Conserv.: Mar. Freshw. Ecosyst.* 25: 250–258.
- Fogarty M.J., Sissenwine M.P. & Cohen E.B. 1991. Recruitment variability and the dynamics of exploited marine populations. *Trends Ecol. Evol.* 6: 241–246.
- Forsman T. 2015. *Siian (Coregonus lavaretus) kasvu ja kutukannan ikärakenne Säkylän Pyhäjärnessä*. Pro gradu -tutkielma. Jyväskylän yliopisto, Bio- ja ympäristötieteiden laitos.
- Frisk T., Salojärvi K. & Virtanen M. 1988. Modeling the impacts of lake regulation on whitefish stocks. *Finnish Fish. Res.* 9: 467–475.
- Freeberg M.H., Taylor W.W. & Brown R.W. 1990. Effect of egg and larval survival on year-class strength of Lake Whitefish in Grand Traverse Bay, Lake Michigan. *Trans. Am. Fish. Soc.* 119: 92–100.
- Gaboury M.N. & Patalas J.W. 1984. Influence of water level drawdown on the fish populations of Cross Lake, Manitoba. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 41: 118–125.
- Guan R. & Wiles P.R. 1997. Ecological impact of introduced crayfish on benthic fishes in a British lowland river. *Conserv. Biol.* 11: 641–647.
- Haakana H. & Huuskonen H. 2012. The endangered whitefish (*Coregonus lavaretus pallasi*) population in the River Koitajoki, eastern Finland: the present state and threats. *Advanced Limnology* 63: 519–533.
- Hansen G.J.A., Hein C.L., Roth B.M., Vander Zanden M.J., Gaeta J.W., Latzka A.W. & Carpenter S.R. 2013. Food web consequences of long-term invasive crayfish control. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 70: 1109–1122.
- Heikinheimo-Schmid O. 1992. Management of European whitefish (*Coregonus lavaretus* L.) stocks in Lake Paasivesi, Eastern Finland. *Pol. Arch. Hydrobiol.* 39: 827–835.
- Heikkilä J., Huuskonen H., & Karjalainen J. 2006. Location of spawning grounds of vendace (*Coregonus albula* (L.)): implication for dispersion of newly hatched larvae. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 29: 1725–1728.
- Hirvonen A., Helminen H. & Sarvala J. 1992. *Säkylän Pyhäjärven ekologinen tila ja kalastus 1980-luvulla*. Pyhäjärvi-instituutti, Eura.
- Hooper D.U., Chapin F.S., Ewel J.J., Hector A., Inchausti P., Lavorel S., Lawton J.H., Lodge D.M., Loreau M., Naeem S., Schmid B., Setälä H., Symstad A.J., Vandermeer J. & Wardle D.A. 2005. Effects of 480 biodiversity on ecosystem functioning: A consensus of current knowledge. *Ecol. Monogr.* 75: 3–35.
- Huusko A., Vuorimies O. & Sutela T. 1996. Temperature- and light-mediated predation by perch on vendace larvae. *J. Fish Biol.* 49: 441–457.
- Jeppesen E., Mehner T., Winfield I.J., Kangur K., Sarvala J., Gerdeaux D., Rask M., Malmquist H.J., Holmgren K., Volta P., Romo S., Eckmann R., Sandstrom A., Blanco S., Kangur A., Stabo H.R., Tarvainen M., Ventelä A.-M., Sondergaard M., Lauridsen T.L. & Meerhoff M. 2012. Impacts of climate warming on the long-term dynamics of key fish species in 24 European lakes. *Hydrobiologia* 694: 1–39.
- Jensen A.L. 1981. Population regulation in lake whitefish, *Coregonus clupeaformis* (Mitchill). *J. Fish Biol.* 19: 557–573.
- Järvenpää T. 2008. *Täpläravun sopeutumisesta suomalaisvesiin – esimerkkinä Säkylän Pyhäjärvi*. Raputalouskatsaus 2008. Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitos, Helsinki.

- Jussila J., Makkonen J., Kokko H, Edsman L. & Mäkinen P. 2015. *Täplärapukanta voi romahtaa*. Suomen Kalastuslehti 6: 24–25.
- Karjalainen J. 1991. Survival, growth and feeding of vendace (*Coregonus albula* L.) larvae in net enclosures. *J. Fish Biol.* 38: 905–919.
- Karjalainen J., Helminen H., Hirvonen A., Sarvala J. & Viljanen, M. 1992. Identification of vendace (*Coregonus albula* (L.)) and whitefish (*Coregonus lavaretus*) larvae by the counts of myomeres. *Arch. Hydrobiol.* 125: 167–173.
- Karjalainen J., Keskinen T., Pulkkanen M. & Marjomäki T.J. 2014. Climate change alters the egg development dynamics in cold-water adapted coregonids. *Environ. Biol. Fishes.* 98: 979–991.
- Karjalainen J., Ruokonen T.J., Marjomäki T.J., Martikainen A., Pursiainen M., Sarvala J. & Tarvainen M. 2015. Predation rate of signal crayfish on fish eggs and its consequences on the coregonid recruitment. *J. Fish Biol.* 86: 651–667.
- Kahilainen K.K., Østbye K., Harrod C., Shikano T., Malinen T. & Merilä J. 2011. Species introduction promotes hybridization and introgression in *Coregonus*: is there sign of selection against hybrids? *Mol. Ecol.* 20: 3838–3855.
- Kumar R., Martell S.J., Pitcher T.J. & Varkey D.A. 2013. Temperature driven decline of a cisco population in Mille Lacs Lake, Minnesota. *N. Am. J. Fish. Manag.* 33: 669–681.
- Lahti E., Oksman H. & Shemeikka P. 1979. On the survival of vendace eggs in different lake types. *Aqua Fenn.* 9: 62–67.
- Lehtonen H., Vuorimies O., Böhling P. & Auvinen H. 1997. *Kalakantojen vuosiluokkavaihteluiden mekanismit*. Kalatutkimuksia nro 129. Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitos, Helsinki.
- Lindqvist O.V. & Huner J.V. 1999. Life history characteristics of crayfish: What makes some of them good colonizers? Teoksessa: Gherardi F. & Holdich D.M. (toim.) *Crayfish in Europe as alien species. How to make the best of a bad situation?*, A.A. Balkema, Rotterdam, 23–30.
- Lodge D.M., Kershner M., Aloï J. & Covich A. 1994. Effects of an omnivorous crayfish (*Orconectes rusticus*) on a freshwater littoral food web. *Ecology* 75: 1265–1281.
- Lodge D.M., Taylor C.A., Holdich D.M. & Skurdal J. 2000. Nonindigenous crayfishes threaten North American freshwater biodiversity: lessons from Europe. *Fisheries* 25: 7–148.
- Lilley J. H., Cerenius L. & Söderhäll K. 1997. RAPD evidence for the origin of crayfish plague outbreaks in Britain. *Aquaculture* 157: 181–185.
- Marttunen M. & Hellsten S. 1999. *Pyhäjärven säännöstelyn vaikutuksia*. Pyhäjärvi-instituutti, Eura.
- Maa- ja metsätalousministeriö 2012. *Kansallinen vieraslajistrategia*. Juvenes Print, Helsinki.
- Mack R.N., Simberloff D., Lonsdale W.M., Evan H., Clout M. & Bazzaz F.A. 2000. Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences and control. *Ecol. Appl.* 10: 689–710.
- Marjomäki T.J. 2003. Recruitment variability in vendace, *Coregonus albula* (L.), and its consequences for vendace harvesting. *Jyväskylä studies in biological and environmental Science* 127: 1–66.
- Marjomäki T.J. 2004. Analysis of the spawning stock-recruitment relationship of vendace (*Coregonus albula* (L.)) with evaluation of alternative models, additional variables, biases and errors. *Ecol. Freshw. Fish* 13: 46–60.
- Marjomäki T.J. & Karjalainen J. 2014. *Päijänteiden ja Konnivesi-Ruotsalaisen säännöstelyn kalataloudellinen tarkkailu. Siian poikastuotantoon kohdistuva seuranta. Vuoden 2014 seurantatulokset*. Jyväskylän yliopisto, Bio- ja ympäristötieteiden laitos.

- Malve O., Ekholm P., Kirkkala T., Huttula T. & Krogerus K. 1994. *Säkylän Pyhäjärven ravinnekuormitus ja rehevyystaso: tarkastelu vuosien 1980–1992 vedenlaatuaineiston sekä virtaus- ja vedenlaatumallien avulla*. Vesi- ja ympäristöhallinnon julkaisuja A 181, Helsinki.
- McCarthy J.M., Hein C.L., Olden J.D. & Vander Zanden M.J. 2006. Coupling long-term studies with meta-analysis to investigate impacts of non-native crayfish on zoobenthic communities. *Freshw. Biol.* 51: 224–235.
- Morse J.W., Baldrige A.K., Sargent L.W. 2013. Invasive crayfish *Orconectes rusticus* (Decapoda, Cambaridae) is a more effective predator of substrate nesting fish eggs than native crayfish (*O. virilis*). *Crustaceana* 86: 387–402.
- Mihok S., Schwartz B. & Iverson S.L. 1985. Ecology of red-backed voles (*Clethrionomys gapperi*) in a gradient of gamma radiation. *Ann. Zool. Fennici* 22: 257–271.
- Miller T.J., Crowder L.B., Rice J.A. & Marschall E.A. 1988. Larval size and recruitment mechanisms in fishes: toward a conceptual framework. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 45: 1657–1670.
- Mittelbach G.G. 1988. Competition among refuging sunfishes and effects of fish density on littoral zone invertebrates. *Ecology* 69: 614–623.
- Mueller G.A., Carpenter J. & Thornbrugh D. 2006. Bullfrog tadpole (*Rana catesbeiana*) and red swamp crayfish (*Procambarus clarkii*) predation on early life stages of endangered razorback sucker (*Xyrauchen texanus*). *Southwest Nat.* 51: 258–261.
- Myers R.A., Barrowman N.J., Hutchings J.A. & Rosenberg A.A. 1995. Population dynamics of exploited fish stocks at low population levels. *Science* 269: 1106–1108.
- Nilsson E., Solomon C.T., Wilson K.A., Willis T.V., Larget B. & Vander Zanden M.J. 2012. Effects of an invasive crayfish on trophic relationships in north-temperate lake food webs. *Freshw. Biol.* 57: 10–23.
- Nyström P. 1999. Ecological impact of introduced and native crayfish on freshwater communities: European perspectives. Teoksessa: Gherardi F. & Holdich D. (toim.), *Crayfish in Europe as an alien species – How to make the best of a bad situation?* A.A. Balkema, Rotterdam, 63–85.
- Nyström P. 2002. Ecology. Teoksessa: Holdich D. M. (toim.), *Biology of freshwater crayfish*. Blackwell Science, London, 192–235.
- Nyström P. & Strand J.A. 1996. Grazing by a native and an exotic crayfish on aquatic macrophytes. *Freshw. Biol.* 36: 673–682.
- Paloheimo J.E. 1961. Studies on estimation of mortalities. 1. Comparison of method described by Beverton and Holt and a new linear formula. *J. Fish. Res. Bd. Can.* 18: 645–662.
- Peay S., Guthrie N., Spees J., Nilsson E. & Bradley P. 2009. The impact of signal crayfish (*Pacifastacus leniusculus*) on the recruitment of salmonid fish in a headwater stream in Yorkshire, England. *Knowl. Manag. Aquat. Ecosyst.* 12: 394–395.
- Pope J.G. 1972. An investigation of the accuracy of virtual population analysis using cohort analysis. *ICNAF Research Bulletin* 9: 65–74.
- Pursiainen M. & Rajala J. 2010. *Raputalouskatsaus 2009*. Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitos, Helsinki.
- Pursiainen M., Erkamo E. & Manninen K. 2015. *Täplärapukantojen jäljillä*. Suomen Kalastuslehti 5: 10–13.
- Rajala J. 2006. *Täpläravun (Pacifastacus leniusculus) ja jokiravun (Actacus astacus) syvyysuuntainen esiintyminen Lammin Ormajärvellä ja Laukaan Pyhtääjärvellä vuosina 2003 ja 2004*. Pro gradu -tutkielma. Jyväskylän yliopisto, Bio- ja ympäristötieteiden laitos.

- Raitaniemi J., Heikinheimo O. & Miinalainen M. 1995. *Siika- ja järvitaimenistutusten tuloksellisuus ja ehdotus velvoitehoidon kehittämiseksi Lappajärvessä ja Evijärvessä: velvoiteistutusten vaikutusten tarkkailututkimuksen loppuraportti*. Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitos, Helsinki.
- Ruokonen T. 2012. *Ecological impacts of invasive signal crayfish in large boreal lakes*. Väitöskirja. Jyväskylän yliopisto, Bio- ja ympäristötieteiden laitos.
- Sala O.E., Chapin S., Armesto J., Berlow E., Bloomfield J., Dirzo R., Huber-Sanwald E., Huenneke L., Jackson R., Kinzig A., Leemans R., Lodge D.M., Mooney H., Oesterheld M., Poff N.L., Sykes M., Walker B., Walker M. & Wall D. 2000. Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* 287: 1770–1774.
- Salojärvi K. 1982. Spawning ecology, larval food supplies and causes of larval mortality in the whitefish (*Coregonus lavaretus* L.). *Pol. Arch. Hydrobiol.* 29: 159–178.
- Sarvala J., Hirvonen A., Helminen H. & Sydänoja A. 1998. *Pyhäjärven talvinuottasaalis ja muikkukannan tila vuosina 1996–1997*. Turun yliopisto, Biologian laitos.
- Savino S.F. & Miller J.E. 1991. Crayfish (*Orconectes virilis*) feeding on young lake trout (*Salvelinus namaycush*): effects of rock size. *J. Freshw Ecol.* 6: 161–169.
- Salojärvi K. 1992. The role of compensatory processes in determining the yield from whitefish (*Coregonus lavaretus* L. s.l.) stocking in inland waters in northern Finland. *Finnish Fish. Res.* 13: 1–30.
- Savolainen R., Westman K. & Pursiainen M. 1997. Fecundity of Finnish noble crayfish, *Astacus astacus*, and a signal crayfish, *Pacifastacus leniusculus* (Dana), in a small lake in southern Finland. *Freshwater Crayfish* 11: 319–338.
- Setzer M., Norrgård J.R. & Jonsson T. 2011. An invasive crayfish affects egg survival and the potential recovery of an endangered population of Arctic charr. *Freshw. Biol.* 56: 2543–2553.
- Stenroth P. & Nyström P. 2003. Exotic crayfish in a brown water stream: effects on juvenile trout, invertebrates and algae. *Freshw. Biol.* 48: 466–475.
- Strayer D.L. 2010. Alien species in fresh waters: ecological effects, interactions with other stressors, and prospects for the future. *Freshw. Biol.* 55: 152–174.
- Söderbäck B. 1995. Replacement of the native crayfish *Astacus astacus* by the introduced species *Pacifastacus leniusculus* in a Swedish lake: possible causes and mechanisms. *Freshw. Biol.* 33: 291–304.
- Svärdson G. 1976. Interspecific population dominance in fish communities of Scandinavian lakes. *Rep. Inst. Freshw. Res. Drottningholm* 55: 144–171.
- Tarvainen M., Ventelä A.-M., Helminen H. & Sarvala J. 2005. Nutrient release and resuspension generated by ruffe (*Gymnocephalus cernuus*) and chironomids. *Freshwater Biol.* 50: 447–458.
- Tarvainen M., Vaarala H., Leskelä A., Sarvala J., Jaakkola M., & Mäntyranta M. 2013. *Säkylän Pyhäjärven siikamerkinnet-lopPURaportti*. Pyhäjärvi-instituutti, Eura.
- Tikkanen P. & Hellsten S. 1987. *Muikun kutualueista ja mädin selviytymisestä Kemijärvessä vuosina 1982–1985. Monistettuja julkaisuja 68*. Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitos, Helsinki.
- Tsukerzys Y.M. 1976. Interspecific competition in closely related species of crayfish (*Astacus astaus*, *Astacus leptodactylus* and *Pacifastacus leniusculus*, Decapoda, Crustacea). *Doklady biol. Sci., Ser. Biol.* 119: 283–285.

- Urpanen O., Huuskonen H., Marjomäki T.J. & Karjalainen J. 2005. Growth and size-selective mortality of vendace (*Coregonus albula* (L.)) and whitefish (*C. lavaretus* L.) larvae. *Boreal Environ. Res.* 10: 225–238.
- Urpanen O., Marjomäki T.J., Viljanen M., Huuskonen H. & Karjalainen J. 2009. Population size estimation of larval coregonids in large lakes: Stratified sampling design with a simple prediction model for vertical distribution. *Fish. Res.* 96: 109–117.
- Usio N. 2000. Effects of crayfish on leaf processing and invertebrate colonisation of leaves in a headwater stream: decoupling of a trophic cascade. *Oecologia* 124: 608–614.
- Usio N. & Townsend C.R. 2004. Roles of crayfish: consequences of predation and bioturbation for stream invertebrates. *Ecology* 85: 807–822.
- Valkeajärvi P. 1992. Effects of increased fishing effort on the european whitefish (*Coregonus wartmanni*) stock in Lake Päijänne. *Pol. Arch. Hydrobiol.* 39: 817–825.
- Valkeajärvi P., Marjomäki T.J. & Heikinheimo O. 2006. *Muikku siikakannan säätelijänä Päijänteessä*. Joensuun yliopisto, Karjalan tutkimuslaitos.
- Valkeajärvi P., Riikonen R. & Keskinen K. 2001. *Siaan kutusyvyys ja säännöstelyn vaikutus siikaan Päijänteessä*. Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitos Helsinki.
- Vehanen T. & Hyvärinen P. 1996. *Oulujärven kalatalouden monitavoitteinen kehittäminen: kalakanta-arviot ja ravintonäytteet*. Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitos, Helsinki.
- Veneranta L., Urho L., Koho J. & Hudd R. 2013. Spawning and hatching temperatures of whitefish (*Goregonus lavaretus*). *Adv. Limnol.* 64: 39–55.
- Ventelä A.-M., Forsman T. & Laine P. 2015. *RAPU. Satakunta - Innovation and research network in changing climate - case crayfish. Rapuhankkeen 2011-2015 loppuraportti*. Pyhäjärvi-instituutti, Eura.
- Ventelä A.-M., Tarvainen M., Helminen H. & Sarvala J. 2007. Long-term management of Pyhäjärvi (southwest Finland): eutrophication, restoration - recovery? *Lake Reser. Manage.* 23: 428–438.
- Vuorinen J. 1988. Enzyme genes as interspecific hybridization probes in Coregoninae fishes. *Finnish Fish. Res.* 9: 31–37.
- Wasylenko B.A., Callaghan D.T., Blanchfield P.J. & Pyle G.G. 2014. *Salvelinus namaycush* spawning substratum attracts egg predators and opportunists through chemosensory cues. *J. Fish Biol.* 84: 1562–1573.
- Weisbord C.D., Callaghan D.T. & Pyle G.G. 2012. Associative learning in male rusty crayfish (*Orconectes rusticus*): conditioned behavioural response to a walleye (*Sander vitreus*) egg cue. *Can. J. Zool.* 90: 85–92.
- Westman K. 1973. Cultivation of the American crayfish *Pacifastacus leniusculus*. *Freshwater Crayfish* 1: 211–220.
- Westman K., Särkkä J., Pursiainen M. & Sumari O. 1984. Population structure and gut contents of the crayfish *Astacus astacus* in two Finnish rivers. *Freshwater Crayfish* 6: 166–177.
- Westman K. & Savolainen R. 2001. Long term study of competition between two co-occurring crayfish species, the native *Astacus astacus* L. and the introduced *Pacifastacus leniusculus* Dana, in a Finnish lake. *B. Fr. Peche Piscic.* 361: 613–627.
- Westman K., Savolainen R. & Julkunen M. 2002. Replacement of native crayfish *Astacus astacus* by the introduced species *Pacifastacus leniusculus*. A small, enclosed Finnish lake: a 30-year study. *Ecography* 25: 53–73.
- Wikgren B.-J. 1958. *Pyhäjärven siiasta*. Maataloushallituksen kalataloudellinen tutkimustoimisto, Helsinki.



- Wilcove D., Rothstein D., Dubow J., Phillips A. & Losos E. 1998. Quantifying threats to imperiled species in the United States. *BioScience* 48: 607–615.
- Viljanen M. & Karjalainen J. 1992. Comparison of sampling techniques for vendace (*Coregonus albula*) and European whitefish (*Coregonus lavaretus*) larvae in large Finnish lakes. *Pol. Arch. Hydrobiol.* 39: 361–369.
- Viljanen M. & Koho J. 1991. The effects of egg size and incubation conditions on life history of vendace (*Coregonus albula* (L.)). *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 24: 2418–2423.
- Wilson K.A., Magnuson J.J., Lodge D.M., Hill A.M., Kratz T.K., Perry W.L. & Willis T.V. 2004. A long-term rusty crayfish (*Orconectes rusticus*) invasion: dispersal patterns and community change in a north temperate lake. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 61: 2255–2266.
- Wootton R.J. 1990. *Ecology of Teleost Fishes*. Chapman and Hall, London.