

Pro gradu –tutkielma

**Hauen (*Esox lucius* L.) ravinnonkäyttö pienissä
suomalaisissa metsäjärvissä mahanäytteiden ja vakaiden
isotooppien perusteella**

Olli Saari



Jyväskylän yliopisto

Bio- ja ympäristötieteiden laitos

Akvaattiset tieteet

12.1.2014

JYVÄSKYLÄN YLIOPISTO, Matemaattis-luonnontieteellinen tiedekunta

Bio- ja ympäristötieteiden laitos

Akvaattiset tieteet

SAARI OLLI, M.: Hauen (*Esox lucius* L.) ravinnonkäyttö pienissä suomalaisissa metsäjärvisä mahanäytteiden ja vakaiden isotooppien perusteella

Pro gradu: 43 s.

Työn ohjaajat: Dos. Mikko Olin, Prof. Roger Jones

Tarkastajat: Dos. Jari Syväranta, Dos. Mikko Olin

Tammikuu 2014

Hakusanat: *Esox lucius* L., evä, hauki, lihas, mahanäytteet metsäjärvi, ravinnonkäyttö, vakaat isotoopit

TIIVISTELMÄ

Monenlaisiin vesistötyyppeihin hyvin sopeutunut hauki (*Esox lucius* L.) kasvaa suotuisissa olosuhteissa kalaravinnon avulla nopeasti suurikokoiseksi ravintoketjun huippupedoksi. Saaliskalojen puuttuessa tai ravinnonsaataavuuden ollessa rajoitettua on kasvunopeus puolestaan hyvin hidasta. Pienten suomalaisten metsäjärvien haukien ravinnonkäyttöä ja sen vaikutusta kasvuun selvitettiin mahanäytteiden sekä vakaiden isotooppien avulla. Lisäksi selvitettiin evänäytteiden käytettävyyttä isotooppinäytteenä lihasnäytteiden rinnalla. Isotooppianalyseissä käytettiin vapautetuista yksilöistä kerättyjä evänäytteitä, joiden $\delta^{13}\text{C}$ ja $\delta^{15}\text{N}$ arvot korreloivat voimakkaasti lihasnäytteiden kanssa. Evien happohuuhtelu vähensi evä- ja lihaskudoksien välistä $\delta^{13}\text{C}$ arvojen eroa ja voimisti evän ja lihaksen $\delta^{15}\text{N}$ arvojen riippuvuutta. Lineaarisen regression avulla määritettiin mallit, joilla happohuuhdeltujen evien $\delta^{13}\text{C}$ ja $\delta^{15}\text{N}$ arvot korjattiin vastaamaan lihaksen arvoja. Ravintoanalyysien perusteella hauet siirtyivät pohjaeläimistä pääosin kalaravinnon käyttöön poikkeuksellisen myöhään, usein vasta noin 25–30 cm pituisena. Syitä tähän olivat oletettavasti sopivan saalistusympäristön (vesikasvillisuuden) vähyyys sekä huonojen valo-olosuhteiden (humusveden) saalistustehokkuutta heikentävä vaikutus. Pohjaeläinravinnolla oli merkitystä myös suuremmille hauille (≤ 50 cm). Kalaravinto koostui pääosin järvien yleisimmistä kalalajeista eli ahvenista (*Perca fluviatilis*) ja särjistä (*Rutilus rutilus*), mutta saaliskalojen koko ei kasvanut hauen koon myötä. Suuremmille hauille oli rajoitetusti saatavilla sopivan kokoista ravintoa, mikä näkyi niiden ravinnonkäytön monipuolistumisena, kuten esimerkiksi sammakoiden (*Rana temporaria*) syömisenä, sekä kasvun hidastumisena. Isokokoisten saaliskalojen vähyyden ja rajoitettujen saalistusolosuhteiden takia suurimmat hauet (70–82 cm) olivat kaikkein hidaskasvuisimpia ja niiden kuntokertoimet alhaisia, joten aliravitsemuksella oli todennäköisesti merkittävä vaikutus niiden muita yksilöitä korkeampiin trofiatasoihin.

UNIVERSITY OF JYVÄSKYLÄ, Faculty of Science

Department of Biological and Environmental Science
Aquatic sciences

SAARI OLLI, M.: Food consumption of pike (*Esox Lucius* L.) based on stomach content and stable isotope analysis in small Finnish forest lakes.

Master of Science Thesis: 43 p.

Supervisors: Doc. Mikko Olin, Prof. Roger Jones

Inspectors: Doc. Jari Syväranta, Doc. Mikko Olin

January 2014

Key Words: *Esox lucius* L., fin, food consumption, forest lake, muscle, pike, stable isotopes, stomach content

ABSTRACT

Pike (*Esox lucius* L.) is well adapted to different water systems. In favorable conditions and with suitable prey fish it quickly achieves relatively big size and position in the top of the food chain. However the growth rate of pike is low when food availability is limited or in the absence of prey fish. Food consumption and its influence on growth of pike in Finnish forest lakes was studied by stomach content and stable isotope analysis. Also the usability of fin samples in stable isotope analysis alongside muscle was studied. Fin samples collected from released pikes were added to the stable isotope analysis because both $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values of fin and muscle correlated strongly. Acid washing reduced the difference between fin and muscle $\delta^{13}\text{C}$ values and strengthened correlation between fin and muscle $\delta^{15}\text{N}$ values. Acid washed fin sample $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values were corrected using linear regression models. Pike shifted from macroinvertebrate food into mainly piscivorous feeding surprisingly late, in 25–30 cm length. Possible reasons were sparseness of suitable foraging habitats (vegetated areas) and low light conditions (humic waters) that both decreases success in capturing prey fish. Macroinvertebrates were eaten also by bigger pike (≤ 50 cm). The prey consumed consisted mainly of the most common fish species which were perch (*Perca fluviatilis*) and roach (*Rutilus rutilus*) in these study lakes. The size of the prey fish did not grow with pike length. Bigger pike were more versatile with eaten prey type such as common frogs (*Rana temporaria*) and those also grew slower because of limited availability of appropriate sized prey. Because of lack of large prey and limited hunting conditions biggest individuals (70–82 cm) in this study were also most slow growing and also condition factors were low indicating that undernourishment was important reason for the high trophic positions compared to smaller pike.

Sisältö

1. JOHDANTO	5
2. TUTKIMUKSEN TAUSTA	6
2.1. Hauen ravinto ja saaliinvalinta	6
2.2. Ravinnon vaikutus hauen kasvunopeuteen.....	6
2.3. Mahanäytteet	7
2.4. Hiilen ja typen vakaat isotoopit kalojen ravinnonkäyttötutkimuksissa.....	7
2.5. Lihas- ja eväkudos kalojen isotooppitutkimuksissa	8
3. AINEISTO JA MENETELMÄT	9
3.1. Tutkimusjärvet sekä niiden haukikantojen säätely.....	9
3.2. Näytehaukien pyynti.....	10
3.3. Muiden näytteiden kerääminen	11
3.4. Mahanäytteet	12
3.5. Isotooppinäytteiden käsittely ja ajo	13
3.6. Iänmääritykset sekä kasvunopeuden ja kuntokertoimen laskenta.....	14
3.7. Aineiston analysointi.....	15
3.7.1. Mahanäytteet	15
3.7.2. Ravinnonkäytön vaikutus kasvunopeuteen	16
3.7.3. Evänäytteiden käytettävyys	16
3.7.4. Ravinnonkäyttö isotooppien perusteella.....	17
3.7.5. Trofiataso isotooppien perusteella.....	17
3.7.6. Mahanäytteiden ja isotooppien ilmentämän ravinnonkäytön yhtäläisyys ...	18
4. TULOKSET	18
4.1. Ravinnonkäyttö mahanäytteiden perusteella.....	18
4.1.1. Koko aineisto	18
4.1.2. Mahanäytteet eri pyyntiajankohtina	21
4.1.3. Järvien väliset erot ravinnonkäytössä	21
4.1.4. Mahanäytteet pituusluokittain	22
4.1.5. Ravinnonkäyttö ja erilaiset kasvunopeudet	23
4.2. Isotooppitulokset	24
4.2.1. Lihas- ja eväkudoksen isotooppiarvojen yhteneväisyys.....	24
4.2.2. Ravinnonkäyttö vakaiden isotooppien ($\delta^{13}\text{C}$ ja $\delta^{15}\text{N}$) perusteella.....	26
4.2.3. Trofiataso	30
4.3. Kuvastavatko maha- ja isotooppinäytteet samanlaista ravinnonkäyttöä?	31
5. TULOSTEN TARKASTELU	31
5.1. Hauen ravinnonkäyttö mahanäytteiden perusteella.....	31
5.2. Käytetyn ravinnon vaikutus hauen kasvuun.....	33
5.3. Hauen lihaksen ja evän isotooppiarvojen yhdistäminen	33
5.4. Hauen ravinnonkäyttö vakaiden isotooppien ($\delta^{13}\text{C}$ ja $\delta^{15}\text{N}$) perusteella.....	33
5.5. Hauen trofiataso ja kokoriippuvainen ravinnonkäyttö	34
5.6. Omnivoreja vai specialisteja?	35
5.7. Tulosten luotettavuuteen vaikuttaneet tekijät.....	36
6. YHTEENVETO	37
Kiitokset	38
Kirjallisuus	38
Liitteet	42

1. JOHDANTO

Hauki (*Esox lucius* L.) on holarktisella alueella yleinen kalalaji ja vesistöjen huippupeto, joka saalistaa ensisijaisesti kalaravintoa (Craig 2008). Hauki esiintyy kaikenkirjavissa vesistöissä, joten se on elinvaatimuksiltaan ja ravinnonkäytöltään sopeutuvainen (Craig 2008). Kalojen ohella hauki käyttää ravinnokseen muun muassa pohjaeläimiä, mikäli sopivaa ravintoa on rajoitetusti tarjolla (Venturelli & Tonn 2006).

Kalojen ravinnonkäyttötutkimuksien tyypillinen menetelmä on tutkia mahalaukun sisältö, mikä kertoo viimeaikaisesta ravinnosta (Hyslop 1980, Vander Zanden & Vadeboncoeur 2002). Mahanäytteiden huono puoli on se, että yleensä ainakaan osalla tutkittavista kaloista ei ole lainkaan ravintoa mahassaan. Tyhjiin mahojen osuus kasvaa yleensä vielä kalan koon kasvaessa ja on suurin ravintoketjun huipulla olevilla petomaisilla lajeilla / yksilöillä, jotka syövät runsasenergistä ravintoa (Chapman ym. 1989, Arrington ym. 2002) tai joilla syöntihetkien välinen aika on pidempi kuin saaliin sulattamiseen kulunut aika (Diana 1979). Ravinnonkäyttöä voidaan tutkia myös hiilen ja typen vakaiden isotooppien avulla, jotka kertovat käytetystä ravinnosta selvästi pidemmältä aikaväliltä (Hesslein ym. 1993), mutta eivät anna yhtä yksityiskohtaista tietoa kuin mahanäytteet (Beaudoin ym. 1999). Vakaiden isotooppien avulla voidaan selvittää myös tyhjämahaisen kalan käyttämää ravintoa (Beaudoin ym. 1999, Paradis ym. 2008). Isotooppinäytteenä käytetään yleisimmin kalan vaaleaa lihaskudosta (Pinnegar & Polunin 1999), jolloin kalat on yleensä tapettava (Kelly ym. 2006). Kalojen evien käytettävyydestä isotooppinäytteenä on lupaavia tuloksia, ja niiden isotooppiarvoja voidaan käyttää lihasnäytteen tapaan ilman, että kalaa tarvitsee tappaa (mm. Kelly ym. 2006, Sanderson ym. 2009). Mahanäytteiden ja vakaiden isotooppien käyttäminen rinnakkain tarjoaa kattavan ja toisiaan täydentävän keinon tutkia kalojen ravinnonkäyttöä (Beaudoin ym. 1999, Vander Zanden & Vadeboncoeur 2002, Paradis ym. 2008).

Hauki esiintyy yleisenä lajina suomalaisittain tyypillisissä pienissä metsäjärvisissä (Tonn ym. 1990), joiden kalalajisto on suuria järviä yksipuolisempi (Olin ym. 2002). Siksi on mielenkiintoista selvittää, mitä ravintoa hauet näissä olosuhteissa käyttävät ja muuttuuko saalislajisto hauen kasvaessa. Petomaisen luonteensa takia tyhjiin mahojen osuus on hauilla yleensä suuri ja ravintoa sisältävien mahojenkin perusteella saadaan vain hetkellinen kuva ravinnonkäytöstä (Chapman ym. 1989, Arrington ym. 2002), minkä takia ravinnonkäyttöä on mielekästä selvittää myös vakaiden isotooppien avulla. Hauen evän käyttökelpoisuutta lihasnäytteen korvaavana isotooppimateriaalina ei tiettävästi ole aiemmin tutkittu, mutta evänäytteitä käyttämällä voitaisiin hauet vapauttaa näytteenoton jälkeen. Se olisi tärkeää erityisesti suurten yksilöiden kohdalla, joiden tappaminen voisi pienissä vesistöissä merkittävästi vaikuttaa hauen kutukantaan ja muihin lajeihin kohdistuvaan saalistukseen.

Tässä Pro gradu -tutkielmassa selvitetään (1) pienten suomalaisten metsäjärvien haukien ravinnonkäyttöä mahanäytteiden ja vakaiden isotooppien avulla ja vertaillaan näiden antamaa kuvaa hauen ravinnonkäytöstä, sekä pohditaan syitä mahdollisiin eroavaisuuksiin. Hypoteesina on, että ravinto koostuu pääosin tutkimusjärvien yleisimmistä kalalajeista ja että kalaravinnon osuus ja saalisalojen koko kasvavat hauen koon myötä. Ravinnonkäyttöä tutkimalla pyritään myös löytämään syitä (2) tutkimusjärvien haukien keskimäärin hitaaseen kasvuun. Hypoteesina on, että kalaravinnon vähäisyys ravinnossa on syynä hauen hitaaseen kasvuun ja että kalaravintoa käyttävillä / korkean trofiatason yksilöillä kasvunopeus on suurempi kuin vastaavan kokoisilla tai ikäisillä pohjaeläimiä syöville / matalan trofiatason yksilöillä. Lisäksi selvitetään (3) hauen evänäytteiden käytettävyyttä isotooppinäytteenä ja happohuuhtelun vaikutusta evän

isotooppiarvoihin. Hypoteesina on, että evänätöitä voidaan käyttää lihasnäytteen rinnalla isotooppianalyysissä. Tutkimus on osa Helsingin yliopiston Kestävän kalastuksen periaate kalakantojen hoidossa (KESKALA) –hanketta (www.helsinki.fi/keskala).

2. TUTKIMUKSEN TAUSTA

2.1. Hauen ravinto ja saaliinvalinta

Vastakuoriutuneiden hauenpoikasten tärkeintä ravintoa on eläinplankton (Frost 1954) ja hieman myöhemmin pohjaeläimet (Frost 1954, Scott & Crossman 1973). Jo noin viiden senttimetrin pituiset hauet voivat syödä ensisijaisesti kalaravintoa (Frost 1954). Sopivan kokoisten kalanpoikasten puuttuessa voivat hauet jatkaa pohjaeläimien syömistä pidempäänkin (Venturelli & Tonn 2006). Solakka ruumiinmuoto sekä suuri ruumiin, kidan ja hampaiden koko tekevät hauesta kuitenkin erinomaisen kalansyöjän (Chapman ym. 1989). Hauki on yleensä vesistön ravintoketjun huippupeto (Craig 1996), ja haukipopulaatio pystyy voimakkaasti vaikuttamaan vesistön muiden kalalajien kokojakaumiin ja runsaussuhteisiin (Craig 2008). Hauet syövät tyypillisesti myös toisia haukia ja kesänvanhoihin hauenpoikasiin kohdistuvalla kannibalismilla voi olla suuri merkitys vuosiluokan vahvuuteen (Craig 1996). Hauki on ravinnonkäytöltään kuitenkin opportunisti ja kalaravinnon lisäksi mahasta on löydetty muun muassa sammakoita, rapuja, jyrsojia ja vesilinnunpoikasia. Niukan ravintotilanteen vallitessa tai muiden kalalajien puuttuessa voivat suuretkin hauet käyttää pohjaeläimiä pääasiallisena ravintokohteenaan (Beaudoin ym. 1999, Venturelli & Tonn 2006). Hauet voivat syödä säännöllisesti pohjaeläimiä myös sellaisissa järvissä, joissa kalaravintoa olisi riittävästi tarjolla (Chapman ym. 1989, Sammons ym. 1994, Beaudoin ym. 1999). Paradis ym. (2008) pitivät pohjaeläinten syömistä osoituksena haukien opportunistisesta luonteesta, eikä erikoistumisesta tiettyyn ravintoon.

Hauen saaliinvalintaan eniten vaikuttavat tekijät ovat saaliskalojen yleisyys sekä niiden alttius saalistukselle (Frost 1954, Diana 1979, Mann 1982). Hauki suosii tavallisesti sitä ravintoa, mitä on helppoiten saatavilla (Diana 1996). Siksi saalislajisto ja niiden kokojakaumat voivat vaihdella huomattavasti eri vuodenaikoina (Frost 1954, Diana 1979). Hauen suosiman saaliskalan koko yleensä kasvaa hauen koon kasvun myötä (Frost 1954, Diana 1979, Mann 1982) ja keskimäärin se on alle 30 % hauen pituudesta (Mittelbach & Persson 1998). Gillen ym. (1981) tutkivat Tiger muskellungen (jättihauen (*Esox masquinongy*) ja hauen F1-polven risteymä) saaliinvalintaa ja havaitsivat suosituimman särkikalan saaliskoon olevan noin 40 % hauen pituudesta, mikä on heidän mukaan myös energeettisesti optimaalisin koko. Tosin haukien mahoista on löydetty jopa suurempia saaliskaloja, kuin niiden kidan koon perusteella on arvioitu olevan mahdollista, sillä hauen leuat ovat jonkin verran joustavat ja menetelmät kidan koon arvioimiseksi antavat aliarvioita (Hart & Hamrin 1988, Nilsson & Brönmark 2000). Hauen opportunistiseen luonteeseen kuuluu, että suuretkin yksilöt syövät välillä pieniä saaliskohteita (Diana 1979). Muutamissa tutkimuksissa on osoitettu tietyt predaatioikkunat, joita pienempien tai suurempien kalojen predaatiohka on huomattavasti pienempi (Nilsson & Brönmark 2000, Hyvärinen & Vehanen 2004).

2.2. Ravinnon vaikutus hauen kasvunopeuteen

Juveniileillä haukiyksilöillä kaikki ravinnosta saatava energia kuluu perusaineenvaihdunnan lisäksi somaattiseen kasvuun (Diana 1996). Sukukypsyyden saavuttaessaan merkittävä osa energiasta tarvitaan kuitenkin sukutuotteiden kehittämiseen

(Diana 1996). Diana (1979) osoitti suurten ravintokohteiden olevan haulle energieettisesti tärkeitä, vaikka niitä syötäisiinkin kappalemääräisesti vähän, ja oletti niillä oleva myös merkittävää vaikutusta kasvuun. Yksilölliset erot saaliin koon suosimisessa sekä saalistusrytmissä yhdistettynä pieneen saalisyksilöiden määrään yhtä saalistuskertaa kohden voivatkin johtaa erilaisiin kasvunopeuksiin (Diana 1979). Heikon ravintotilanteen vallitessa varsinkin sukukypsien yksilöiden somaattiseen kasvuun käytettävissä oleva energia vähenee, mikä näkyy kasvun hidastumisena (Diana 1987). Diana (1987) havaitsi mallinnuskokeessaan ravintokalojen määrän vähenemisellä sekä isojen saaliskalojen poistolla olevan merkittävä vaikutus haukien kasvun hidastumiseen. Venturelli & Tonn (2006) siirsivät erikokoisia haukia ennestään kalattomaan järveen, missä isommatkin hauet sopeutuivat käyttämään pohjaeläinravintoa, mutta niiden kasvu hidastui verrattuna pienempiin yksilöihin. Toisaalta hauet pystyvät nopeasti hyödyntämään ravintotilanteen parantumisen, sillä Dianan (1996) mukaan hidaskasvuisten haukien kasvu yleensä kiihtyy, jos ne siirretään ravintotilanteeltaan parempaan vesistöön. Esimerkiksi Evon metsäjärvistä siirrettyjen haukien kasvu kiihtyi merkittävästi, kun ne siirrettiin Sipoossa sijaitsevaan ruutanavaltaiseen Savijärveen (Lappalainen ym. 2009).

2.3. Mahanäytteet

Kalojen ravinnonkäyttöä ja ravintoverkkoja on perinteisesti selvitetty mahalaukun sisältöä tutkimalla (Hyslop 1980, Vander Zanden & Vadeboncoeur 2002). Koska lämpötila vaikuttaa voimakkaasti ravinnon sulamisnopeuteen, saadaan mahanäytteistä yleensä tietoa kalan viimeisten tuntien tai päivien ravinnonkäytöstä. Mahanäytteistä pystytään yleensä määrittämään ravintokohteet varsin tarkasti, joten niistä saadaan yksityiskohtaista tietoa kalojen käyttämien ravintokohteiden kirjosta (Paradis ym. 2008). Näytteenotossa on kuitenkin kiinnitettävä huomiota siihen, että pyydetty kalat edustavat kattavasti tutkitun lajin koko populaatiota (Vander Zanden & Rasmussen 1999). Lisäksi kaloja pitäisi kerätä tutkittavaksi usealta eri ajankohdalta ravinnonkäytön ajallisen vaihtelun selvittämiseksi (Vander Zanden & Rasmussen 1999). Mahatutkimuksissa ravinto on useasti ainakin osittain sulanutta, mikä tuo haasteita ravintokohteiden tunnistamiseen. Siinä joudutaankin tavallisesti turvautumaan hitaimmin sulavien rakenteiden tarkasteluun, kuten luutumiin ja kuoriin. Tällöin hitaammin sulavia kudoksia sisältävien ravintokohteiden osuus ravinnosta voi ylikorostua verrattuna nopeammin sulaviin ravintokohteisiin (Hyslop 1980, Vander Zanden & Vadeboncoeur 2002). Mahanäytteiden huono puoli on myös se, että yleensä ainakaan osalla tutkittavista kaloista ei ole lainkaan ravintoa mahassaan.

2.4. Hiilen ja typen vakaat isotoopit kalojen ravinnonkäyttötutkimuksissa

Viimeisimpien vuosikymmenien aikana on otettu laajalti käyttöön vakaiden isotooppien tarjoamat mahdollisuudet ravinnonkäyttötutkimuksissa (Boecklen ym. 2011). Ravintoketjututkimuksissa alkuaineista on hyödynnetty erityisesti hiiltä ja typpeä. Tutkittavan yksilön isotooppiarvot riippuvat sen käyttämien ravintokohteiden isotoopeista ja yksilön omasta metaboliasta (Hesslein ym. 1993). Isotooppitutkimuksissa tarkastellaan hiilen ja typen kevyempien (^{12}C ja ^{14}N) ja raskaampien (^{13}C ja ^{15}N) isotooppien välisiä suhteita verrattuna kansainvälisiin standardiarvoihin ($\delta^{13}\text{C}$ ja $\delta^{15}\text{N}$), ja yksikkönä käytetään promillea (‰). Hiilen ja typen vakaiden isotooppien avulla saadaan tietoa ravintoverkoista ja pidemmän aikavälin ravinnonkäytöstä verrattuna mahanäytteiden tarjoamaan lyhyen ajan informaatioon (Beaudoin ym. 1999).

Hiilen ja typen isotoopit rikastuvat (fraktioituvat) siirryttäessä ravintoverkossa ylöspäin, eli raskaamman isotoopin osuus suhteessa kevyempään kasvaa (Peterson & Fry 1987). Postin (2002) mukaan liikuttaessa trofiatasolta seuraavalle rikastuu hiili 0,4 ‰ (sd

1,3 ‰). Siksi hiilen isotooppien avulla voidaan jäljittää käytettyä ravintoa sekä energialähteitä (Peterson & Fry 1987, Vander Zanden & Rasmussen 1999). Typen isotooppeja käytetään yksilön trofiatasoa määrittämiseen sekä ravintoketjujen pituuksien mittaamiseen, sillä typpi rikastuu tyypillisesti voimakkaasti jokaisella ravintoketjun tasolla ylöspäin siirryttäessä (Peterson & Fry 1987, Cabana & Rasmussen 1996, Vander Zanden ym. 1997). Postin (2002) mukaan rikastumisen suuruus on keskimäärin 3,4 ‰ (sd 1,0 ‰). Kun typen isotooppeja halutaan käyttää järvien välisissä ravintoverkkotutkimuksissa, voidaan niistä saada vertailukelpoisia korjaamalla $\delta^{15}\text{N}$ arvoja järvikohtaisilla ensimmäisen asteen kuluttajien isotooppiarvoilla (Cabana & Rasmussen 1996, Vander Zanden ym. 1997).

$\delta^{15}\text{N}$ arvot korreloivat yleensä positiivisesti kalan pituuden, massan ja iän kanssa, koska kasvaessaan kalat siirtyvät käyttämään korkeammalla ravintoketjussa olevaa ravintoa (Paradis ym. 2008). Overman & Parrish (2001) kuitenkin osoittivat ainakin valkosilmäkuhilla (*Sander vitreus*) $\delta^{15}\text{N}$ arvojen kasvavan iän myötä, vaikka käytetty ravinto pysyi samana. He korostivat iän merkityksen huomioonottamista tutkittaessa pitkäikäisiä ja hidaskasvuisia populaatioita, jottei $\delta^{15}\text{N}$ arvojen perusteella tehdä vääriä päätelmiä kalojen ravinnosta ja trofiatasosta. Lisäksi on otettava huomioon, että pitkien paastojaksojen ja aliravitsemuksen seurauksena voivat eliöiden $\delta^{15}\text{N}$ arvot kasvaa, mikä vaikeuttaa todellisen trofiatasoa selvittämistä (Fry 2006).

2.5. Lihas- ja eväkudos kalojen isotooppitutkimuksissa

Kaloihin liittyvissä isotooppitutkimuksissa on yleisesti käytetty vaaleaa ruodotonta lihaskudosta. Siitä mitatuissa isotooppiarvoissa on vähemmän vaihtelua verrattuna moniin muihin kudoksiin (Pinnegar & Polunin 1999). Viime vuosina on kiinnitetty huomiota vaihtoehtoisten kudosten käytettävyyteen isotooppitutkimuksissa, sillä lihasnäytettä varten on kala yleensä tapettava (Jardine ym. 2011). Uusissa tutkimuksissa on havaittu kalan evästä ja lihaksesta määritettyjen isotooppiarvojen korreloivan voimakkaasti (mm. Kelly ym. 2006, Fincel ym. 2012). Suzuki ym. (2005) osoittivat, että lihas- ja eväkudos uusiutuvat yhtä nopeasti, joten isotooppiarvojen muutoksien pitäisi näkyä yhtä aikaa molemmissa kudoksissa. Lisäksi kalojen on osoitettu selviävän hyvin eväleikkauksesta, vaikkakin vaikutusten suuruuteen vaikuttavat muun muassa näytteeksi valittu evä, leikatun eväpalan suuruus sekä kalan laji ja koko (Tyus ym. 1999, Dietrich & Cunjak 2006, Fincel ym. 2012). Poistettu eväkudos uusiutuu yleensä myös nopeasti (mm. Dietrich & Cunjak 2006, Sanderson ym. 2009), jolloin eväleikkauksen mahdolliset haittavaikutukset jäävät lyhytaikaiseksi ja lisäksi samasta yksiköstä voidaan ottaa pitkällä aikavälillä useampia näytteitä (Tyus ym. 1999). Evänäytteiden käyttö mahdollistaa isotooppitutkimukset uhanalaisista tai muuten tärkeistä lajeista ja populaatioista, joissa tutkittavien yksilöiden tappamista halutaan välttää (Jardine ym. 2005, Kelly ym. 2006, Sanderson ym. 2009).

Lihaksesta ja evästä määritettyjen (erityisesti hiilen) isotooppiarvojen on monissa tutkimuksissa havaittu olevan keskimäärin lähes identtisiä (mm. Jardine ym. 2005, Kelly ym. 2006, Syväranta ym. 2010). Vaikka evän ja lihaksen isotooppiarvot korreloivat voimakkaasti, eivät ne ole kuitenkaan aina samansuuruisia (Kelly ym. 2006, Sanderson ym. 2009, Hanisch ym. 2010). Tutkittavan populaation sisällä on evä- ja lihaskudosten isotooppiarvojen korrelaation osoitettu olevan varsin vakio, eikä esimerkiksi kalojen koolla ole siihen vaikutusta (Syväranta ym. 2010, Fincel ym. 2012) tai sen vaikutus on hyvin pieni (Sanderson ym. 2009, Hanisch ym. 2010). Lisäksi Sandersonin ym. (2009) tutkimuksessa evä- ja lihasisotooppien korrelaatio pysyi vakiona verrattaessa aineistoa eri vuosilta ja tutkimusalueilta.

Evänäytteen isotooppiarvot voidaan tarvittaessa muuntaa vastaamaan lihaksen isotooppiarvoja lineaarisella regressiolla määritettyjen korjauskertoimien avulla, joiden laskemista varten on muutamia kaloja tapettava (Kelly ym. 2006, Fincel ym. 2012). Mikäli mahdollista, olisi tapauskohtaisesti hyvä selvittää, tarvitaanko evänäytteiden tulkintaan korjauskerrointa (mm. Sanderson ym. 2005, Kelly ym. 2006). Hanisch ym. (2010) suosittelivat käyttämään korjauskerrointa, mikäli evän ja lihaksen isotooppiarvojen erotus on yli 1 %. Fincel ym. (2012) tutkimuksessa valkosilmäkuhalla riitti luotettavien korjauskertoimien määrittämiseen hiili-isotoopeille noin 20 yksilöä ja typpi-isotoopeille noin 25 yksilöä, mutta heidän mukaan tarvittava määrä voi olla riippuvainen tutkittavasta lajista ja vesistöstä.

3. AINEISTO JA MENETELMÄT

3.1. Tutkimusjärvet sekä niiden haukikantojen säätely

Tutkimuksessa käytetyt hauet pyydettiin neljältä pieneltä (2–14 ha) metsäjärveltä, jotka sijaitsevat Evolla Hämeenlinnan kaupungissa. Järvet ovat suomalaisittain tyypillisiä runsashumuksisia, vähätuottoisia ja lievästi happamia (Taulukko 1). Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitos (RKTL) hallinnoi tutkimusjärviä, ja ne ovat kalastuskiellessä tutkimuskäytön vuoksi. KESKALA-hanke käynnistyi vuonna 2005, jolloin aloitettiin järvien kalaston ja vedenlaadun selvittäminen ja seuraaminen. Hauki- ja ahvenkantojen (*Perca fluviatilis*) suuruutta selvitetään vuosittain (alkaen 2006) merkintä-takaisinpyynteinä. Lisäksi järvien kalaston lajisuhteita sekä kokorakennetta selvitetään vuosittaisilla verkkokoekalastuksilla. Kaikissa neljässä järvestä esiintyy yleisesti ahvenia, särkiä (*Rutilus rutilus*) ja haukia. Harvalukuisempina ja vain osassa tutkimusjärivistä esiintyy lisäksi lahnoja (*Abramis brama*), salakoita (*Alburnus alburnus*), suutareita (*Tinca tinca*), mateita (*Lota lota*), muikkuja (*Coregonus albula*) ja siikoja (*Coregonus lavaretus*). Suutari, muikku ja siika ovat peräisin istutuksista, mutta niistä ilmeisesti ainoastaan muikku lisääntyy nykyisin luontaisesti (Mikko Olin, henkilökohtainen tiedonanto).

Taulukko 1. Tutkimusjärvien morfologia sekä vedenlaatutiedot vuonna 2009. Kokonaisfosfori (TP) ja kokonaistyppi (TN) ovat keskiarvoja touko-syyskuun mittauksista. pH- ja väriarvot on mitattu maaliskuussa ja näkösyvydet heinäkuussa.

Järvi	Pinta-ala (ha)	Keskisyvyys (m)	Suurin syvyys (m)	TP (µg / l)	TN (µg / l)	pH	Väri (mg Pt/l)	Näkösyvyys (cm)
Haarajärvi	13,8	6,1	12,0	15	503	5,8	209	140
Haukijärvi	2,1	2,2	8,0	45	926	6,2	186	60
Hokajärvi	8,4	2,2	6,0	18	498	5,8	138	125
Majajärvi	3,4	4,6	12,0	36	860	5,4	409	90

Vuonna 2008 aloitettiin tutkimusjärvillä haukikantojen säätely eri kalastusstrategioilla, jota jatkettiin vuonna 2009. Haukikantaa säädellään poistamalla jokaisesta järvestä vuosittain 50 % pyynnin kohteena olevan kannanosan biomassasta. Haukien alamitaksi on Hoka- ja Majajärvellä asetettu 40 cm, kun puolestaan Haara- ja Hokajärvellä käytetään 40–65 cm välimittaa. Tutkielmani aineisto (maha- ja lihasnäytteet) koostuu poistopyyntien saaliista, mutta lisäksi kerättiin evänäytteitä ala- ja ylämittaisista hauista, jotka vapautettiin näytteenoton jälkeen. Lisäksi 14 alamittaista haukea tapettiin maha- ja lihasnäytteitä varten, koska haluttiin selvittää myös pienten haukien ravinnonkäyttöä mahanäytteiden perusteella.

3.2. Näytehaukien pyynti

Kevätpyynnit aloitettiin vuonna 2009 huhtikuun puolivälissä kalastamalla haukia jäältä syöttikaloilla. Haukipyyntiä jatkettiin välittömästi jäiden lähdön jälkeen rysillä ja katiskoilla ja sitä jatkettiin toukokuun loppuun saakka. Rysät olivat pääasiassa Kivikangas Oy:n 8,5 m pitkiä ja 0,9 m korkeita luokkirysä, jossa on 5 m pitkä aitaverkko. Katiskat olivat Kivikangas Oy:n Teho- ja Lokka-katiskoita sekä RKTL:n metalliverkosta valmistamia katiskoita (pyyntimenetelmät tarkemmin, katso Tiainen 2008).

Kesällä (15.7.–11.8.2009) haukiaineistoa saatiin Nordic-yleiskatsausverkoilla tehdyistä koekalastuksista. Pyynnit toteutettiin yhtenä yön yli kestävä pyyntinä, siten että verkot laskettiin pyyntiin noin iltakahdeksalta ja koettiin noin aamukahdeksalta (Tiainen 2008). Pyynnit toistettiin kahden viikon välein yhteensä kolme kertaa. Koeverkotuksien yhteydessä pyydettiin vapavälinein lisää poistettavaksi tarkoitettuja haukia. Elo-syyskuun vaihteessa tehtiin vielä erillinen haukipyynti vapavälinein tiheysarvion saamiseksi ja saaliskiintiöiden saavuttamiseksi. Vuonna 2009 pyydettyjen haukien (n = 154) lisäksi aineistoon otettiin mukaan vuoden 2008 kesä–lokakuussa Haara- (n = 19), Hauki- (n = 1) ja Hokajärvestä (n = 16) pyydettyjä haukia. Kaikki tapetut näytehauet mitattiin 0,1 cm tarkkuudella ja punnittiin 1 g tarkkuudella heti pyynnin jälkeen, jonka jälkeen niille annettiin yksilöllinen koodi ja pakastettiin kokonaisina. Myöhemmin kalat siirrettiin Jyväskylän yliopistolle jatkokäsittelyä varten.

Vuonna 2009 saaliiksi saaduilta vapautettavilta (ala- ja ylämittaisilta) haulilta leikattiin oikean puoleisen vatsaevän ulkoreunasta noin kolmasosa evän muotoa myötäillen isotooppinäytettä varten. Kalat mitattiin 0,1 cm tarkkuudella ja niiltä otettiin suomunäyte peräevän yläpuolelta kasvun arvioimiseksi. Uudet yksilöt merkittiin yksilöllisellä T-bar -merkillä, jonka jälkeen kalat vapautettiin. Evänäytteet ja tunnistetiedot laitettiin Eppendorf-näyteputkiin, jotka laitettiin pakkaseen odottamaan jatkokäsittelyä.

Maha- ja lihasnäytteet kerättiin yhteensä 190 haulelta, joista 98 kpl oli pyydetty keväällä (huhti–toukokuussa 2009) ja 92 kpl kesällä/syksyllä (kesä–marraskuussa 2008 ja 2009). Pelkkiä evänäytteitä kerättiin 97 kpl vuonna 2009, joista 63 kpl oli keväältä ja 34 kpl kesältä/syksyltä. 10 yksilöltä saatiin isotooppinäyte kahdella eri pyyntikerralla ja yhtä haukea lukuun ottamatta ensimmäinen näyte oli aina keväältä ja toinen kesältä/syksyltä, jolloin evät olivat jo täysin regeneroituneet (Kuva 1). Hauet (8,4–82,4 cm) jaettiin seuraaviin pituusluokkiin: < 30, 30,0–49,9 ja ≥ 50 cm. Pituusluokat valittiin $\delta^{15}\text{N}$ arvoihin perustuvan trofiatason kasvun perusteella, joka oli pituudesta riippuvainen. Pienimmässä pituusluokassa olivat yhtä Haarakjärven haukea (8,4 cm) ja neljää Hokajärven haukea (14,9–19,4 cm) lukuun ottamatta muiden haukien pituudet ≥ 20 cm. ≥ 50 cm pituusluokassa yhdeksän hauen pituus oli > 70 cm, joista viisi oli pyydetty Haarakjärvestä. Yleisin pituusluokka oli 30–49,9 cm, ja suurin osa tutkimuksen hauista pyydettiin Haara- ja Hokajärveltä (Taulukko 2).



Kuva 1. Eväleikkauksen jälkeen noin kolmessa kuukaudessa regeneroitunut hauen vatsaevä.

Taulukko 2. Tutkimuksen haukinäytteiden lukumäärät järvittäin ja pituusluokittain.

Järvi	Näytetyyppi	Pituusluokka (cm)			Yhteensä
		< 30	30–49,9	≥ 50	
Haarajärvi	Maha- ja lihasnäyte	3	70	6	79
	Evänäyte	0	57	5	62
Haukijärvi	Maha- ja lihasnäyte	2	4	5	11
	Evänäyte	2	2	2	6
Hokajärvi	Maha- ja lihasnäyte	8	52	16	76
	Evänäyte	5	15	0	20
Majajärvi	Maha- ja lihasnäyte	1	18	5	24
	Evänäyte	0	9	0	9
Yhteensä	Maha- ja lihasnäyte	14	144	32	190
	Evänäyte	7	83	7	97

3.3. Muiden näytteiden kerääminen

Haukien isotooppiarvojen tulkintaa varten tarvittiin jokaiselta tutkimusjärveltä näytteitä haukien potentiaalisista ravintokohteista, joita olivat erityisesti järvien muut kalalajit. Estlander ym. (2010) osoittivat ahventen ja särkien ravinnonkäytön muuttuvan kalojen koon kasvaessa, jolloin myös isotooppiarvojen voidaan olettaa muuttuvan. Mahdollisimman kattavan vertailuaineiston saavuttamiseksi pyrittiin keväällä ja kesällä 2009 keräämään muun pyynnin yhteydessä sekä ahvenista että särjistä vertailukaloja kuudesta eri pituusluokasta: < 8,0 cm, 8,0–9,9 cm, 10,0–11,9 cm, 12,0–14,9 cm ja 15,0–19,9 cm ja ≥ 20,0 cm. Molempia lajeja pyrittiin keräämään viisi yksilöä kustakin pituusluokasta (Liitteet 1 ja 2) ja ne pakastettiin jatkokäsittelyitä varten. Tutkimusjärvistä saatiin satunnaisesti saaliiksi myös muutamia lahnoja, salakoita sekä muikkuja, jotka pakastettiin jatkokäsittelyitä varten (Taulukko 3).

Hauen potentiaalsiin ravintokohteisiin lukeutuvia pohjaeläimiä kerättiin keväällä ja kesällä 2009 jokaiselta järveltä kolmelta eri näytealalta, jotka edustivat kattavasti kunkin järven ominaispiirteitä. Pohjaeläimiä pyydystettiin rantavedestä potkuhaavin avulla sekä poimimalla vedessä olleiden kivien, puiden ja lehtien pinnoilta. Pohjaeläimet lajiteltiin vähintään lahkotasolle ja saman ryhmän yksilöt yhdistettiin yhdeksi kokoomanäytteeksi kultakin järveltä (Liite 3). Pohjaeläimet pidettiin elossa jääkaapissa keräämisen jälkeiseen

aamuun asti, jotta niiden suoli tyhjenisi (Mateo ym. 2008). Tämän jälkeen ne tapettiin pinseteillä puristamalla ja laitettiin Eppendorf-näyteputkissa pakastimeen. Lisäksi Majajärvestä saatiin näytteeksi kaksi katiskaan kuollutta rupikonnaa (*Bufo bufo*), joiden oletettiin kuvastavan samansuuntaisesti muiden sammakkoeläinten (Amphibia) isotooppiarvoja (Taulukko 3).

Tutkimusjärivistä kerättiin heinäkuussa 2009 (paitsi Haarajärvestä elokuussa) isotooppinäytteiksi myös eläinplanktonia pelagiaalin ravintoverkon hiilen ja typen isotooppiarvojen lähtötasojen selvittämiseksi. Näytteet kerättiin planktonhaavilla (180 µm), jolla tehtiin useita pystysuuntaisia vetoja järvien syvimmällä kohdalla, kunnes eläinplanktonia saatiin riittävästi isotooppinäytettä varten. Näyte-eläimet pidettiin pohjaeläinnäytteiden tapaan elossa seuraavaan aamuun asti, jolloin ne pakastettiin jatkokäsittelyä varten. Sulkasääsken toukat (*Chaoborus flavicans*), vesikirput (Cladocera) ja hankajalkaiset (Copepoda) eroteltiin omiksi näytteiksi. Erottelua helpotti vesikirppujen taipumus jäädä kellumaan vedenpinnalle, koska niiden kuoren alle jää ilmaa, kun taas raskaammat hankajalkaiset keijuivat vesinäytteessä. Lisäksi näytettä siivilöitiin järjestyksessä 200, 150 ja 100 µm siivilillä, jotta hankajalkaiset saatiin eroteltua kasviplanktonista ja muista roskista. Sulkasääsken toukat oli helppo poimia pinseteillä näytteestä. Sekä vesikirppu- että hankajalkaisnäytteen puhtaus tarkistettiin vielä preparointimikroskoopin avulla, jonka jälkeen näytteet laitettiin Eppendorf-näyteputkissa pakastimeen (Taulukko 3).

Taulukko 3. Tutkimusta varten keväällä ja kesällä kerättyjen muiden isotooppinäytteiden lukumäärät (kpl) tutkimusjärvittäin. Ahventen ja särkien pituusluokkakohtaiset lukumäärät on esitetty liitteissä 1 ja 2.

Järvi	Ajan- kohta	Ahven	Särki	Lahna	Salakka	Muikku	Pohjaeläin- näytteitä	Eläinplankton- näytteitä	Rupi- konna
Haara	Kevät	33	24	-	-	-	8	-	-
Haara	Kesä	35	30	-	-	7	7	3	-
Hauki	Kevät	19	21	-	-	-	8	-	-
Hauki	Kesä	17	22	2	-	-	6	2	-
Hoka	Kevät	28	26	-	-	-	7	-	-
Hoka	Kesä	34	25	5	2	-	6	3	-
Maja	Kevät	23	25	-	-	-	10	-	2
Maja	Kesä	33	19	-	-	-	11	2	-
Yhteensä		222	192	7	2	7	63	10	2

3.4. Mahanäytteet

Pakastetut hauet sulatettiin ja mahalaukut irrotettiin. Mahojen täyteisyys arvioitiin asteikolla 0–12, missä 0 tarkoitti tyhjää mahaa ja 12 täyttä venynyttä mahaa. Mahat tulkittiin tyhjiksi, mikäli niistä ei löydetty mitään tunnistettavia jäänteitä ravinnosta (Arrington ym. 2002). Eri ravintokohteiden osuudet täyteisyydestä arvioitiin pistemenetelmällä (Windell 1971). Ravintokohteet pyrittiin tunnistamaan lajilleen pohjaeläimiä lukuun ottamatta, jotka määritettiin vähintään lahkon tarkkuudella. Syötyjen ravintokohteiden lukumäärät laskettiin ja kalojen pituudet mitattiin 0,5 cm tarkkuudella. Sulaneiden särkikalajien laji ja kokonaispituus määritettiin nieluhampaiden avulla, jotka olivat useasti jääneet viimeiseksi merkiksi sulaneesta saaliskalasta. Kokonaispituuden määrittämistä varten päädyttiin nieluhampaista mittaamaan kärkien välinen etäisyys, joka

pystyttiin osittaisesta sulamisestakin huolimatta mittaamaan kohtuullisella tarkkuudella verrattuna muihin mittausvaihtoehtoihin (Radke ym. 2000). Mittaus tehtiin työntömitalla 0,01 cm tarkkuudella. Radken ym. (2000) mukaan lajikohtainen nieluhampaiden (x) ja kokonaispituuksien (y) välinen riippuvuus voi vaihdella alueellisesti. Siksi tämän tutkimuksen yhteydessä pyydetyistä särjistä kerättiin molemmat nieluhampaat 21 yksilöltä (7,1–21,5 cm) allometrisen regressioyhtälön ($y = ax^b$) vakioiden määrittämiseksi. Vakioiden a ja b arvoiksi saatiin 25,0740 ja 0,7937, jotka olivat lähellä Radken ym. (2000) tutkimuksen Koillis-Saksan aineiston arvoja.

Osasta pitkälle sulaneista ahvenista pystyttiin keräämään talteen sagitta-otoliitti, mutta useassa tapauksessa mahasta ei löytynyt mitään mitattavaa osaa, jonka avulla saaliskalan pituutta olisi voitu arvioida. Otoliittien pituus (x) mitattiin työntömitalla 0,1 mm tarkkuudella. Ahventen pituudet (y) arvioitiin Tiaisen & Viitasen (2012) Evon järvistä määrittämän ahvenen kokonaispituuden (cm) ja otoliitin pituuden (mm) välisen lineaarisen regressioyhtälön ($y = 2,9687x - 1,3619$) avulla.

3.5. Isotooppinäytteiden käsittely ja ajo

Tapetuista näytehauista ja muista vertailukaloista preparoitiin kalan selkäpuolelta pieni pala (noin 0,5*1,5 cm) vaaleaa, ruodotonta lihasta isotooppinäytettä varten. Särkikaloilta oli ruodoton pala helpointa preparoida kylkiruotojen päältä. Pieniltä yksilöiltä lihaa täytyi kerätä molemmilta puolilta, jotta näytettä oli riittävästi. Näytteet laitettiin Eppendorf-näyteputkiin, jotka oli merkitty yksilöllisesti. Useimmilta tapetuilta haulilta otettiin lihasnäytteen lisäksi talteen myös evänäyte, joka pakastettiin mahdollisia jatkotutkimuksia varten.

Evänäytteistä poistettiin epäpuhtaudet ja epäorgaaninen hiili happohuuhtelulla. Sitä varten muodostettiin petrimaljoista neljä rinnakkaista linjastoa siten, että ensimmäisissä petrimaljoissa oli suolahappoa (1,2 M HCL) ja kuudessa seuraavassa erityispuhdistettua vettä. Evänäytettä pidettiin suolahapossa kaksi minuuttia (Perga & Gerdeaux 2003), jonka jälkeen sitä huuhdeltiin jokaisessa linjaston astiassa. Suolahappo ja erityispuhdistettu vesi vaihdettiin neljän näytteen välein tai useamminkin, mikäli petrimaljoissa näkyi epäpuhtauksia. Huuhtelun jälkeen evänäytteet laitettiin puhtaisiin Eppendorf-näyteputkiin. Kolme evänäytettä oli erehdyksessä säilötty alkoholiin ennen pakastamista. Ne sisällytettiin mukaan aineistoon, koska alkoholilla ei ole Syvärannan ym. (2008) mukaan merkittävää vaikutusta isotooppiarvoihin.

Isotooppinäytteet kuivattiin uunissa 65 °C lämpötilassa 48 h, jonka jälkeen ne jauhettiin huumareissa hienorakenteiseksi jauheeksi. Isotooppinäytettä varten punnittiin jauhetta 0,5–0,6 mg tinakuppiin, joka puristettiin tiiviiksi ja pieneksi palloksi isotooppiajoa varten. Isotooppinäytteet ajettiin vuoden 2009 kesäkuun ja vuoden 2010 marraskuun välisenä aikana Jyväskylän yliopiston bio- ja ympäristötieteiden laitoksen alkuaineanalyysointilaitoksella (FlashEA 1112) yhdistettynä massaspektrometriin (Thermo Finnigan DELTA^{plus} Advantage). Yhden ajon aikana analysoitiin yleensä noin 30 näytettä. Lisäksi viiden näytteen välein analysoitiin Jyväskylän yliopiston standardinäytteitä ajon aikaisesta ajautumisesta (eng. *drift*) ja tutkimusnäytteiden massaeroista johtuvien virhelähteiden korjausta varten. Isotooppitulokset ($\delta^{13}\text{C}$ ja $\delta^{15}\text{N}$) esitettiin suhteessa kansainvälisiin standardiarvoihin, jotka ovat hiilellä Vienna PeeDee Belemnite (VPDB) ja typellä ilmakehän typpi.

3.6. Iänmääritykset sekä kasvunopeuden ja kuntokertoimen laskenta

Kasvunopeuden osalta oltiin tässä tutkimuksessa kiinnostuneita haukiyksilön viimeisimmän kasvukauden pituuskasvusta ennen isotooppinäytteenottoa. Iän ja kasvunmääritysten haasteellisuuden takia kasvu laskettiin ensisijaisesti pyyntipituustietojen avulla. Ala- ja ylämittaiset yksilöllisesti merkityt hauet on mitattu (0,1 cm tarkkuus) veneessä mittakaukalossa ennen vapauttamista, ja varsinkin ylämittaisista hauista on kertynyt lukuisia mittaustietoja KESKALA-hankkeen aikana. Mikäli edellisestä pituusmittauksesta oli kulunut aikaa useampi vuosi, jaettiin pituuskasvu vuosien lukumäärällä. Mikäli edellisestä mittauksesta oli kulunut aikaa yli tai alle täyden kasvukauden, kyseisen aikavälin pituuskasvu kerrottiin sopivalla vakiolla (esim. 2/3 kasvukautta: 1,33; 4/3 kasvukautta: 0,66), jotta se kuvasti paremmin kokonaisen vuoden pituuskasvua. Mikäli näytehauesta ei ollut saatavilla aiempia pyyntipituustietoja, käytettiin takautuvasta kasvunmäärityksestä peräisin olleita edellisen (kevällä pyydytetyt hauet) tai meneillään olleen (kesällä/syksyllä pyydytetyt hauet) kasvukauden pituuskasvun arvoa. Jälkimmäisten kohdalla pituuskasvun arvo kerrottiin sopivalla vakiolla (katso yllä), jotta arvon voitiin olettaa kuvastavan koko kasvukauden pituuskasvua.

Pakastettujen haukien jatkokäsittelyn yhteydessä kerättiin näytteet iän- ja kasvunmääritystä varten. Yksilöllisesti kirjattuihin paperisiin suomupusseihin kerättiin suomuja hauen peräevän ja kylkiviivan väliseltä kohdalta, josta oli ensiksi pyyhitty lima pois. Lisäksi hauista preparoitiin hartianlukkoluut eli cleithrumit sekä nieluksen luut eli metapterygoideumit, joista määritykset on helpoin tehdä (Raitaniemi ym. 2000). Iänmäärityksistä vastasi Kari Nyberg Helsingin yliopistolta. Tapetuista hauista iänmääritykset tehtiin ensisijaisesti cleithrumista, mutta kahden yksilön kohdalla metapterygoideumista. Vapautettujen haukien iät määritettiin suomusta (9 kpl), mutta mikäli vapautettu hauki oli tapettu vuoden 2009 jälkeen, käytettiin sen kohdalla cleithrumista tehtyä määritystä, jos sellainen oli tehty. Neljän yksilön iänmääritys oli jäänyt jostain syystä tekemättä. Suomumääritysten haasteellisuuden takia iänmääritysten tarkkuus oli ± 2 vuotta (Kari Nyberg, henkilökohtainen tiedonanto).

Takautuvassa kasvunmäärityksessä käytettiin cleithrumien ja metapterygoideumin kanssa Raitaniemen ym. (2000) referoimaa Monastyrskyn (1930) kaavaa:

$$L_i = \left(\frac{S_i}{S}\right)^b \times L$$

missä L_i = kalan pituus iässä i , L = kalan pituus pyyntihetkellä, S_i = luutuman säteen leveys iässä i , S = luutuman säteen leveys pyyntihetkellä ja b = kalan pituuden ja luutuman säteen välisen allometrisen kasvun korjauskerroin, jonka arvo (0,975) oli määritetty KESKALA-hankkeen haukiaineistosta. Suomunäytteiden kanssa käytettiin Fraser-Leen (Bagenal & Tesch 1978) kaavaa:

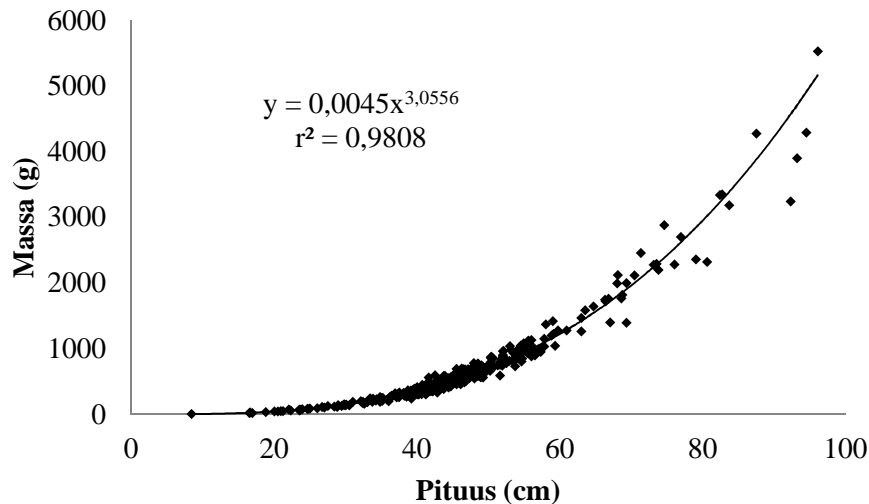
$$L_i = \left(\frac{S_i}{S}\right) \times (L - c) + c$$

missä L_i = kalan pituus iässä i , L = kalan pituus pyyntihetkellä, S_i = suomun säteen leveys iässä i , S = suomun säteen leveys pyyntihetkellä ja c = kalan pituus ensimmäisten suomujen muodostumishetkellä, jonka arvo (2,64 cm) oli määritetty laajemmasta KESKALA-hankkeen aineistosta ($n = 141$, Tiainen ym. julkaisematon).

Haukien kuntokerroin laskettiin Elorannan (2007) referoimalla Bagenalin (1978) kuvaamalla muunnellulla versiolla Fultonin kuntokertoimesta (CF), jotta eripituisten haukien kuntokertoimien vertailu oli mahdollista.

$$CF = \frac{\text{massa (g)}}{\text{pituus (cm)}^b} \times 100$$

missä b (3,0556) on vuosien 2006–2012 KESKALA-hankkeen haukiaineiston ($n = 532$) avulla lasketun pituus-massa -suhteen kasvukerroin (Kuva 2).



Kuva 2. KESKALA-hankkeen haukien pituuden ja massan välinen epälineaarinen riippuvuus.

3.7. Aineiston analysointi

Ennen tilastollisten testien suorittamista tarkistettiin aineistojen normaalisuuden ja varianssien yhtäsuuruuden voimassaolot. Tarvittaessa muuttujille tehtiin logaritmimuunnos (ln). Oletusten ollessa voimassa käytettiin parametrisiä testejä, mutta muuten parametrittomia testejä. Tilastolliset testit suoritettiin IBM SPSS Statistics -ohjelman versioilla 18 ja 20.

3.7.1. Mahanäytteet

Haukien ravinnonkäyttöä, mahojen täyteisyyttä ja tyhjien mahojen osuutta tarkasteltiin ensiksi vertaamalla katiskalla sekä kaikilla muilla menetelmillä pyydyttyjä haukia, koska katiskalla saatujen haukien on aiemmin havaittu syöneen tehokkaasti pyydyksen sisällä (Mikko Olin, henkilökohtainen tiedonanto). Katiskahaukien aiheuttaman mahdollisen virhelähteen takia niitä ei sisällytetty muihin maha-aineiston analysointeihin (katso kuitenkin luvut 3.7.2. ja 3.7.6.). Lisäksi kaksi rysällä pyydyttyä haukea, joiden mahoista löytyi 12 ja 13 kpl vastasyötyjä särkiä, poistettiin aineistosta. Muiden rysällä saatujen haukien ravinnonkäytön ei katsottu eroavan merkittävästi muilla pyyntimenetelmillä saaduista hauista. Ravinnonkäyttöä tarkasteltiin lisäksi osite kerrallaan eri pyyntiajankohtina (kevät ja kesä/syysy), järvittäin sekä pituusluokittain (< 30 , $30\text{--}49,9$ ja ≥ 50 cm). Pyydystyyppin (katiska, muut pyydystyyppit), pyyntiajankohdan, järven ja pituusluokan vaikutusta tyhjien mahojen osuuteen analysoitiin χ^2 -testillä. Pyydystyyppin ja pyyntiajankohdan vaikutusta mahojen täyteisyyteen testattiin Mann-Whitneyn parametrittomalla testillä. Hauen saaliskalan koon riippuvuutta hauen koosta tarkasteltiin lineaarisella regressiolla, jossa testattiin hauen pituuden vaikutusta mahasta löydetyn lyhimmän ja pisimmän saaliskalan pituuteen.

Ravinnonkäytön tarkastelussa käytettiin hieman muunneltua versiota eri ravintokohteiden suhteellisen tärkeyden indeksistä (RI) (George & Hadley 1979

artikkelissa Hyslop 1980), mikä perustuu eri ravintokohteiden absoluuttisen tärkeyden indeksiin (AI). Indeksejä varten laskettiin jokaisen löydetyn ravintokohteen prosentuaalinen yleisyys ($%Y =$ kyseistä ravintoa syöneiden haukien osuus kaikista syöneistä hauista). Lisäksi laskettiin ravintokohteiden prosentuaaliset täyteisyysosuudet ($%TO$) käytetyn ravinnon kokonaistäyteisyydestä ja lukumääräosuudet ($%LO$) ravintokohteiden kokonaislukumäärästä. Alkuperäisessä AI -indeksissä olleen massaosuusmuuttujan tilalla käytettiin tässä tutkimuksessa TO :ta. Useampien eri laskutapojen yhdistäminen ravinnonkäytön selvittämisessä vähentää yksittäisten menetelmien aiheuttamaa virhettä ja parantaa siksi tulosten luotettavuutta (Hyslop 1980). Tulosten esittämistä varten ja mahdollisimman suuren havaintomäärän saavuttamiseksi kutakin ositetta (pyyntiajankohta, järvi, pituusluokka) kohden jaettiin mahoista löydetty ravintokohteet tiiviimpiin ryhmiin. Ahvenet ja särjet pidettiin omina ryhminään, pohjaeläimet yhdistettiin yhdeksi ryhmäksi ja muu ravinto (muut kalat, sammakkoeläimet ja tunnistamaton ravinto) yhdistettiin yhdeksi ryhmäksi.

$$RI_i = 100 \times \frac{AI_i}{\sum_{i=1}^n AI_i}$$

$$AI_i = \%Y_i + \%LO_i + \%TO_i$$

Haukien käyttämän ravinnon monipuolisuutta selvitettiin järvittäin ja pituusluokittain Levinsin (1968) indeksillä (B):

$$B = \frac{1}{\sum_{i=1}^n p_j^2}$$

missä $p_j =$ yksittäisen ravintokohteen osuus tarkasteltavan ryhmän kokonaisravinnosta ja n tarkoittaa eri ravintokohteiden lukumäärää. Indeksien minimiarvo 1 tarkoittaa tarkasteltavan ryhmän käyttävän vain yhtä ravintokohdetta. Maksimiarvo on puolestaan käytettyjen ravintokohteiden lukumäärä, ja se saavutetaan, kun kaikkia eri ravintokohteita on ollut mahoissa yhtä paljon.

3.7.2. Ravinnonkäytön vaikutus kasvunopeuteen

Hauet jaettiin mahanäytteiden perusteella seuraaviin ryhmiin: tyhjämahaiset, vain kalaravintoa syöneet, pohjaeläimiä syöneet, sammakoita syöneet ja joitain muuta ravintoa syöneet. Kalaravintoa syöneeksi luokiteltiin ne hauet, joilla oli vain kalaa mahassa. Jos mahassa oli kalan ohella myös esimerkiksi pohjaeläinravintoa, luokiteltiin kyseinen hauki pohjaeläimiä syöneeksi. Koska katiskalla pyydettyjen haukien oletettiin syöneen pyydyksessä nimenomaan kalaa, otettiin aineistoon mukaan ne katiskalla pyydyt hauet, joilla oli mahassa myös tai pelkästään joitain muuta ravintoa kuin kalaa. Eri ravinnonkäyttöryhmien kasvunopeuden eroja testattiin Kruskal-Wallis testillä.

3.7.3. Evänäytteiden käytettävyys

Evänäytteiden isotooppiarvojen tulkintaa varten tarvittiin tietoa haukiyksilöiden lihas- ja eväisotooppien yhteneväisyydestä. Koska evänäytteitä oli kerätty erikokoisilta haulilta kaikilta järviltä ja eri pyyntiajankohtina, valittiin vuoden 2009 haukiaineistosta mahdollisimman eripituisia (16,5–82,4 cm) haukia kahdelta järveltä (Haara- ja Hokajärvi) 15 yksilöä kevät- ja kesäkaudelta. Samassa yhteydessä tarkasteltiin happohuuhtelun vaikutusta isotooppiarvoihin. Evänäytteet halkaistiin kahteen osaan, joista toinen happohuuhteltiin ja toinen analysoitiin ilman happohuuhtelua.

Evän ja happohuuhdellun evän hiilen ja typen isotooppiarvojen riippuvuutta suhteessa lihaksen arvoihin tarkasteltiin Pearsonin yksisuuntaisella korrelaatioanalyysillä. Evän ja happohuuhdellun evän isotooppiarvojen yhtäsuuruutta verrattuna lihaksen arvoihin selvitetiin puolestaan parittaisella t-testillä. Happohuuhdellun evän $\delta^{13}\text{C}$ ja $\delta^{15}\text{N}$ arvot korjattiin vastaamaan lihaksen arvoja lineaarisen regression antamien yhtälöiden avulla.

3.7.4. Ravinnonkäyttö isotooppien perusteella

Isotooppiajojen tuloksista poistettiin samoista haukiyksilöistä kahdella eri pyyntikerralla kerätyt kaksoisnäytteet siten, että aineistoon jätettiin myöhemmin kerätty näyte. Tutkimusjärvien hauet ovat iänmäärittysten perusteella hidaskasvuisia, jolloin Hessleinin ym. (1993) mukaan kalan lihaksen isotooppiarvot kuvastavat pitkän aikaväin, jopa yli vuoden aikaista ravinnonkäyttöä. Tämän perusteella eri pyyntiajankohtien (2008 kesä/syky, 2009 kevät ja kesä/syky) hauet yhdistettiin samaan aineistoon ravinnonkäytön selvittämistä varten. Myös vuoden 2009 keväällä ja kesällä kerättyjen muiden isotooppinäytteiden aineistot yhdistettiin, jotta saatiin kokonaisvaltainen käsitys tutkimusjärvien ravintoverkkojen eri eliöiden isotooppiarvojen vaihteluvälistä. Eri pituusluokkien ahvennäytteet yhdistettiin lopulta kahdeksi ryhmäksi: $< 15\text{ cm}$ ja $\geq 15\text{ cm}$, koska petomaisilla ($\geq 15\text{ cm}$) ahvenilla varsinkin $\delta^{13}\text{C}$ arvot olivat suurempia kuin pienemmällä ahvenilla. Särjillä ei havaittu selvää isotooppiarvojen muuttumista pituuden suhteen, joten kaikkien pituusluokkien yksilöt liitettiin yhdeksi ryhmäksi. Myös muiden kalalajien kohdalla kaikki saman lajin näyteyksilöt analysoitiin yhtenä kokonaisuutena. Kerätyistä pohjaeläinnäytteistä tehtiin yksi ryhmä, johon yhdistettiin ne lahot, joita löydettiin haukien mahoista tai pidettiin potentiaalisena ravintokohteena (Liite 3). Eläinplanktonnäytteiden isotooppiarvoista yhdistettiin vesikirppujen ja hankajalkaisten näytteet, mutta sulkasääsken toukkien isotooppiarvot säilytettiin erillisinä, jotka petomaisen luonteensa takia erottuivat selvästi muista eläinplanktonryhmistä.

Haukien $\delta^{13}\text{C}$ ja $\delta^{15}\text{N}$ arvoja tarkasteltiin järviakohtaisesti pituusluokittain (< 30 , $30\text{--}49,9$ ja $\geq 50\text{ cm}$) Stable Isotope Analysis in R (SIAR)-ohjelmalla (Parnell ym. 2010). Ohjelman käyttöä varten valittiin mahdollisiksi ravintokohteiksi mahanäytteiden perusteella kolme yleisintä ryhmää: $< 15\text{ cm}$ ahvenet, särjet ja pohjaeläimet. SIAR-ohjelma ottaa huomioon hiilen ja typen vakaiden isotooppien taipumuksen rikastusta liikuttaessa ravintoverkossa ylöspäin. Isotooppien rikastumisen arvoina käytettiin hiilellä $0,4 \pm 1,3\text{ ‰}$ ja tyypellä $3,4 \pm 1,0\text{ ‰}$ (Post 2002). SIAR-ohjelman ohella haukien ravinnonkäyttöä ja järvien ravintoverkkoja tarkasteltiin $\delta^{13}\text{C}$ ja $\delta^{15}\text{N}$ arvojen hajontakuvaajista.

3.7.5. Trofiataso isotooppien perusteella

Haukien trofiatasot laskettiin Karlssonin & Byströmin (2005) esittämällä tavalla, jossa huomioidaan mahdollinen tasoero litoraalin ja pelagiaalin ravintoverkkojen $\delta^{13}\text{C}$ ja $\delta^{15}\text{N}$ arvojen lähtötasoissa. Litoraalin lähtötasona käytettiin keskiarvoa keväällä ja kesällä poimittujen vesisiirujen (*Asellus aquaticus*) isotooppiarvoista. Lähtötason laskemisessa on perinteisesti käytetty pitkäikäisiä simpukoita (Bivalvia) tai kotiloita (Gastropoda) (Post 2002), mutta koska niitä ei ole saatavilla pienistä humusvesistä, on vaihtoehtoisesti käytetty runsaslukuisesti esiintyviä vesisiirroja (Syväranta 2004). Pelagiaalin lähtötasona käytettiin puolestaan kesällä kerättyjen vesikirppujen isotooppiarvoja.

$$Trofiataso_{hauki} = 2 + \left(\frac{[\delta^{15}\text{N}_{hauki} - \delta^{15}\text{N}_{pel} - (\delta^{13}\text{C}_{lit} - \delta^{13}\text{C}_{pel}) \times BS \times LF_{hauki}]}{\Delta_N} \right)$$

missä vakio 2 on ensimmäisen asteen kuluttajan (tässä vesisiirujen ja vesikirppujen) trofiataso. *BS* on järviakohtainen litoraalin ja pelagiaalin lähtötason $\delta^{13}\text{C}$ ja $\delta^{15}\text{N}$ arvojen

lineaarisen suhteen kulmakerroin. LF on puolestaan litoraalista ravintoverkosta peräisin olevan hiilen osuus hauen kudoksessa, joka laskettiin kaavalla:

$$LF_{hauki} = \frac{[\delta^{13}C_{hauki} - \delta^{13}C_{pel} - (\delta^{15}N_{hauki} - \delta^{15}N_{pel}) \times TS]}{(1 - TS \times BS) \div (\delta^{13}C_{lit} - \delta^{13}C_{pel})}$$

missä TS on hiilen ja typen ravintoverkon rikastumisarvojen (Post 2002) kulmakerroin (Δ_C / Δ_N , 0,4 / 3,4 ‰).

Järvien välisiä eroja haukien trofiatasossa testattiin Kruskal-Wallisparametrittomalla testillä. Jatkuvien muuttujien pituuden, iän, kasvunopeuden ja kuntokertoimen vaikutusta hauen trofiatasoon tarkasteltiin lineaarisella regressiolla.

3.7.6. Mahanäytteiden ja isotooppien ilmentämän ravinnonkäytön yhtäläisyys

Mahanäytteiden perusteella muodostettujen hauen eri ravinnonkäyttöryhmien (tyhjämahaiset, vain kalaravintoa syöneet, pohjaeläimiä syöneet, sammakoita syöneet ja joitain muuta ravintoa syöneet) välisiä eroja trofiatasoissa testattiin Kruskal-Wallisparametrittomalla testillä. Katiskalla pyydytyt hauet otettiin mukaan aineistoon samalla ehdolla kuin luvussa 3.7.2. Järvikohtainen tarkastelu ei ollut tilastollisesti mahdollista joidenkin ravinnonkäyttöryhmien aineiston pienen koon takia.

4. TULOKSET

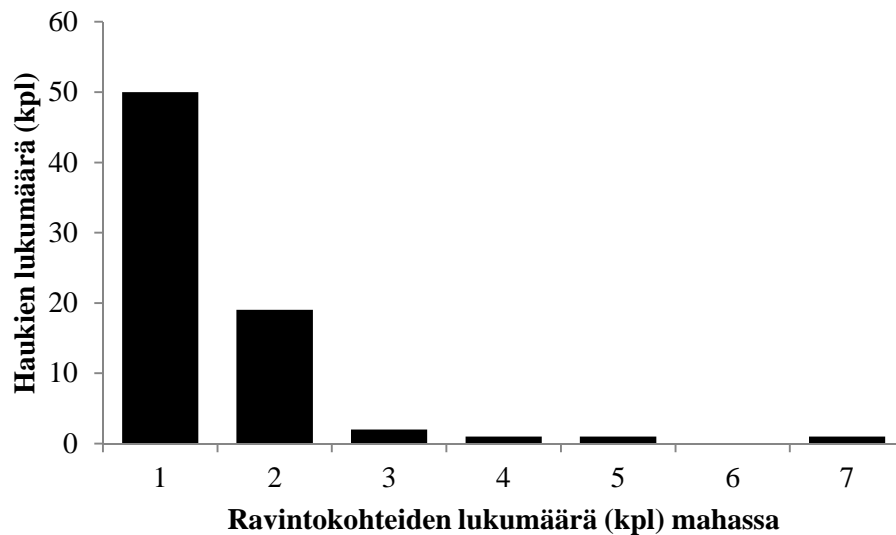
4.1. Ravinnonkäyttö mahanäytteiden perusteella

4.1.1. Koko aineisto

Tutkituista 188 hauesta 117 yksilön (62,2 %) mahalaukusta löytyi ravintoa ja 71 hauella (37,8 %) maha oli tyhjä. Haukien ravinto koostui pääosin särjistä ja ahvenista, mutta harvalukuisesti myös pohjaeläimistä, sammakoista ja hauista (Taulukko 4). Lisäksi yksittäistapauksina oli saaliiksi joutunut salakka ja jokirapu (*Astacus astacus*). Mahasta löytynyt ravinto koostui pääasiassa vain yhdestä ($n = 85$) ja korkeintaan kahdesta ($n = 32$) eri ravintokohderyhmästä. Kaikilla sammakon syöneillä hauilla oli mahassaan myös kalaravintoa. Yhdeksästä pohjaeläimiä syöneestä hauesta viidellä oli mahassaan myös kalaravintoa. Kun katiskalla pyydytyjä haukia ei huomioitu, olivat haukien mahoista löydettyjen ravintokohteiden lukumäärät pieniä, koostuen lähes poikkeuksetta vain yhdestä tai kahdesta (keskimäärin 1,5) ravintokohteesta (Kuva 3).

Taulukko 4. Katiskalla (K) sekä muilla (M) menetelmillä pyydettyjen haukien mahoista löydettyjen ravintokohteiden lukumäärät ja osuudet kokonaisravinnosta sekä ravintokohdetta syöneiden haukien lukumäärät ja osuudet. Tuloksissa ei ole huomioitu kahta rysällä pyydettyä haukea, jotka olivat syöneet 12 ja 13 kpl särkiä.

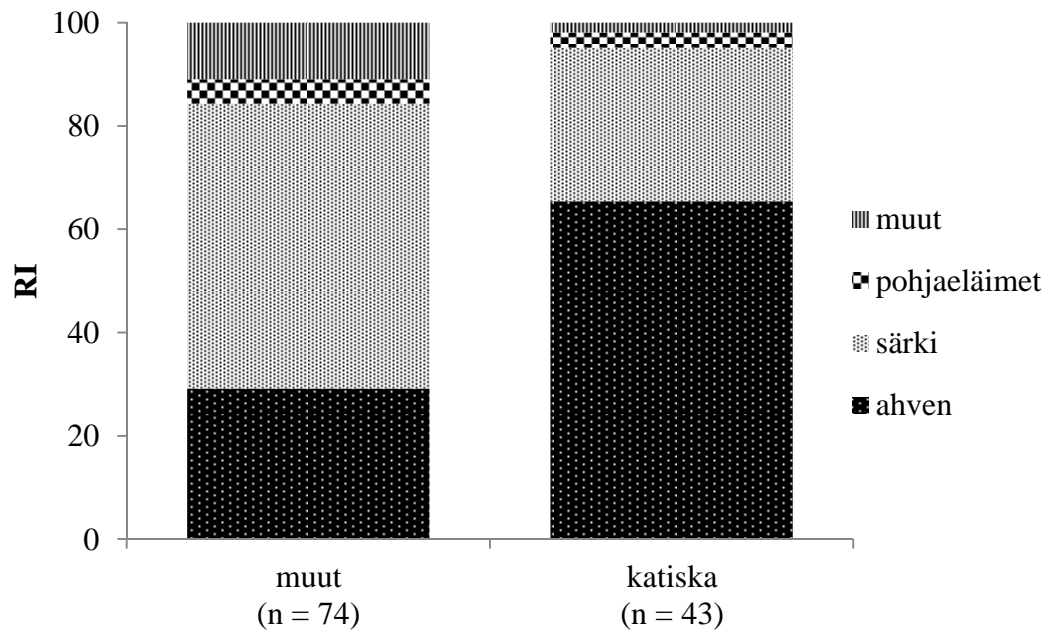
Ravintokohde	Syötyjen lukumäärä, <i>N</i> (kpl)		Suhteellinen osuus (SO) mahojen täyteisyydestä		Ravintokohdetta syöneitä haukia (kpl)		Esiintymistiheys (<i>FO</i>)	
	K	M	K	M	K	M	K	M
	Ahven	116	29	0,70	0,26	36	26	0,84
Särki	44	65	0,27	0,59	21	46	0,49	0,62
Salakka	0	1	0,00	0,01	0	1	0,00	0,01
Hauki	0	2	0,00	0,02	0	2	0,00	0,03
Tunnistamaton kala	0	2	0,00	0,02	0	2	0,00	0,03
Sammakko	1	4	0,01	0,04	1	4	0,02	0,05
Jokirapu	0	1	0,00	0,01	0	1	0,00	0,01
Luita	1	0	0,01	0,00	1	0	0,02	0,00
Aitosudenkorento, toukka	0	2	0,00	0,02	0	2	0,00	0,03
Aitosudenkorento, aikuinen	0	1	0,00	0,01	0	1	0,00	0,01
Neidonkorento, toukka	1	0	0,01	0,00	1	0	0,02	0,00
Päivänkorento, toukka	0	2	0,00	0,02	0	2	0,00	0,03
Koskikorento, toukka	2	0	0,01	0,00	1	0	0,02	0,00
Tunnistamaton pohjaeläin	1	1	0,01	0,01	1	1	0,02	0,01
Yhteensä	166	110	1,00	1,00	-	-	-	-



Kuva 3. Ravintokohteiden lukumäärät haukien mahoissa, kun katiskalla pyydettyjä haukia ei ole huomioitu.

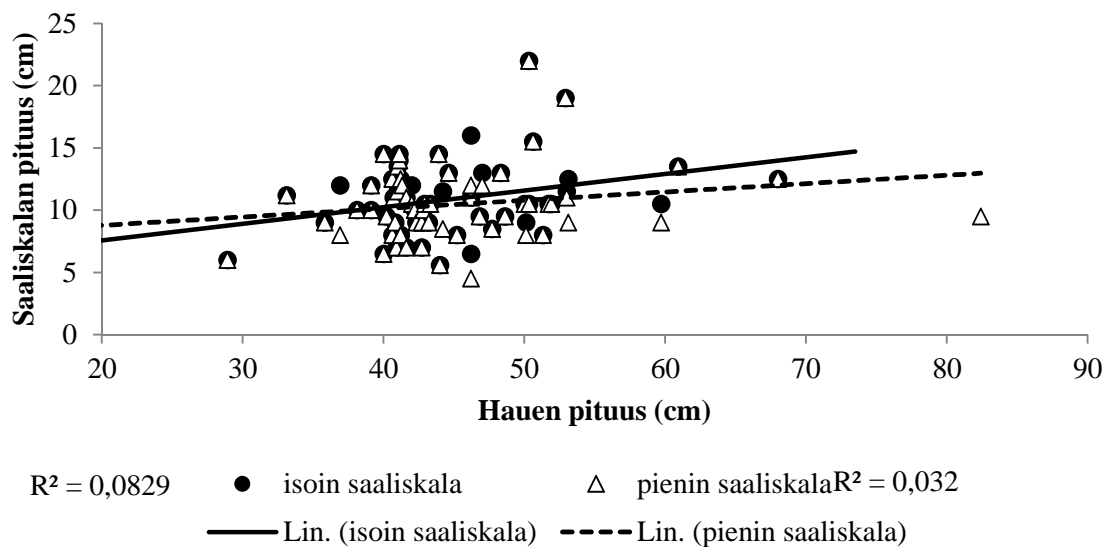
Katiskalla saatujen haukien ravinnosta merkittävän osan muodostivat ahvenet (65 %), kun muilla menetelmillä pyydettyjen haukien tärkeintä ravintoa olivat särjet (55 %) (Kuva 4). Tyhjiin mahojen osuudessa havaittiin tilastollisesti merkitsevä ero katiskalla (14 %) sekä muilla menetelmillä (46 %) saatujen haukien välillä (χ^2 -testi: $\chi^2 = 16,37$, $df = 1$, p

< 0,001). Katiskalla saatujen haukien keskimääräinen mahojen täyteisyys (9,0/12) oli suurempi kuin muiden haukien täyteisyys (4,7/12) (Mann-Whitney U: 2532, n = 117, p < 0,001).



Kuva 4. Eri ravintokohteiden suhteellinen tärkeys (RI) katiskalla sekä muilla menetelmillä pyydetyillä hauilla.

Syötyjen ahventen keskikoko (\pm keskihajonta) oli 9,3 (\pm 2,9) cm ja särkien 10,9 (\pm 2,3) cm. Mahoista löydetty hauet olivat pituudeltaan 9 ja 22 cm. Saaliskalojen pituus oli keskimäärin 20–25 % haukien pituudesta. Hauen pituus ei selittänyt tilastollisesti merkitsevästi pisimmän (saaliskalan pituus = 7,54 + hauen pituus * 0,73; F = 2,392, df = 1, p = 0,127) eikä lyhimmän (saaliskalan pituus = 7,46 + hauen pituus * 0,067; F = 1,987, df = 1, p = 0,164) syödyn saaliskalan kokoa (Kuva 5). Yhtä ahventa (19 cm) ja yhtä haukea (22 cm) lukuun ottamatta kaikki yli 13 cm saaliskalat olivat särkiä.

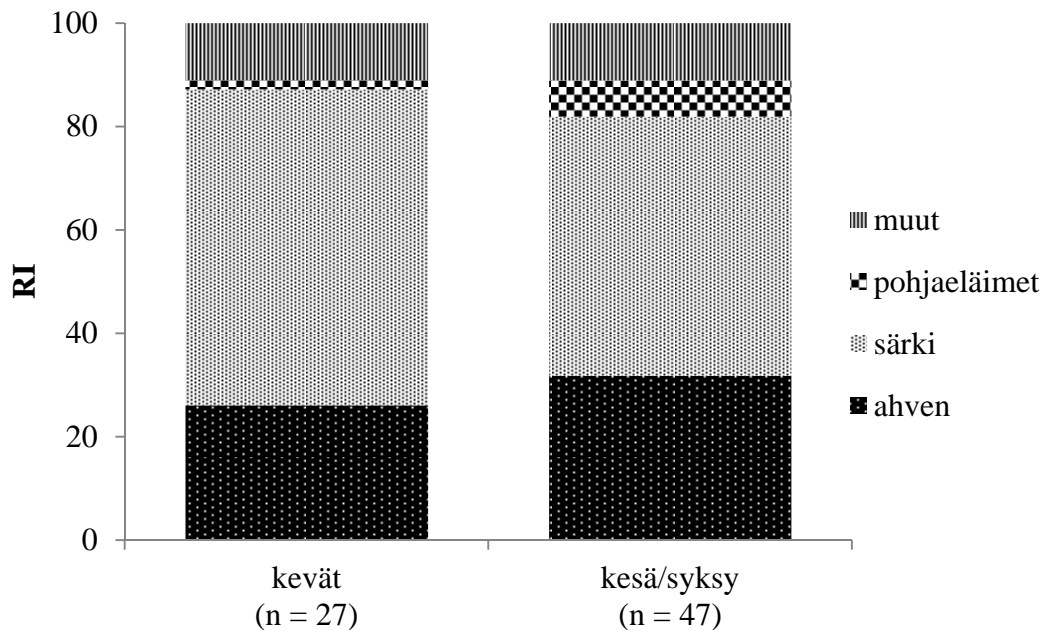


Kuva 5. Hauen pituuden sekä pisimmän ja lyhimmän syödyn saaliskalan pituuden välinen lineaarinen regressio.

4.1.2. Mahanäytteet eri pyyntiajankohtina

Haukien eri ravintokohteiden tärkeydessä ei ollut juurikaan eroja pyyntiajankohtien välillä. Sekä keväällä että kesällä/syksyllä oli särki tärkeintä (50 ja 61 %) ja ahven toiseksi tärkeintä (26 ja 32 %) ravintoa. Muiden ravintokohteiden (pohjaeläimet ja muu ravinto) tärkeys oli yhteensä alle 20 % (Kuva 6). Särki oli ainoa ravintokohde, jota yksittäinen hauki (neljä yksilöä) oli syönyt enemmän kuin kaksi (enimmillään kuusi) kappaletta. Kyseiset hauet oli pyydetty keväällä ja niistä kolme oli pyydetty rysällä ja yksi täyllä.

Keväällä ja kesällä/syksyllä pyydettyjen haukien tyhjien mahojen osuudessa ei ollut tilastollisesti merkitsevää eroa (χ^2 -testi: $\chi^2 = 0,20$, $df = 1$, $p = 0,651$). Myöskään keskimääräinen mahojen täyteisyys ei eronnut tilastollisesti merkitsevästi (Mann-Whitney U: 491,5, $n = 74$, $p = 0,103$) (Taulukko 5).



Kuva 6. Eri ravintokohteiden suhteellinen tärkeys (RI) keväällä ja kesällä/syksyllä pyydettyillä hauilla.

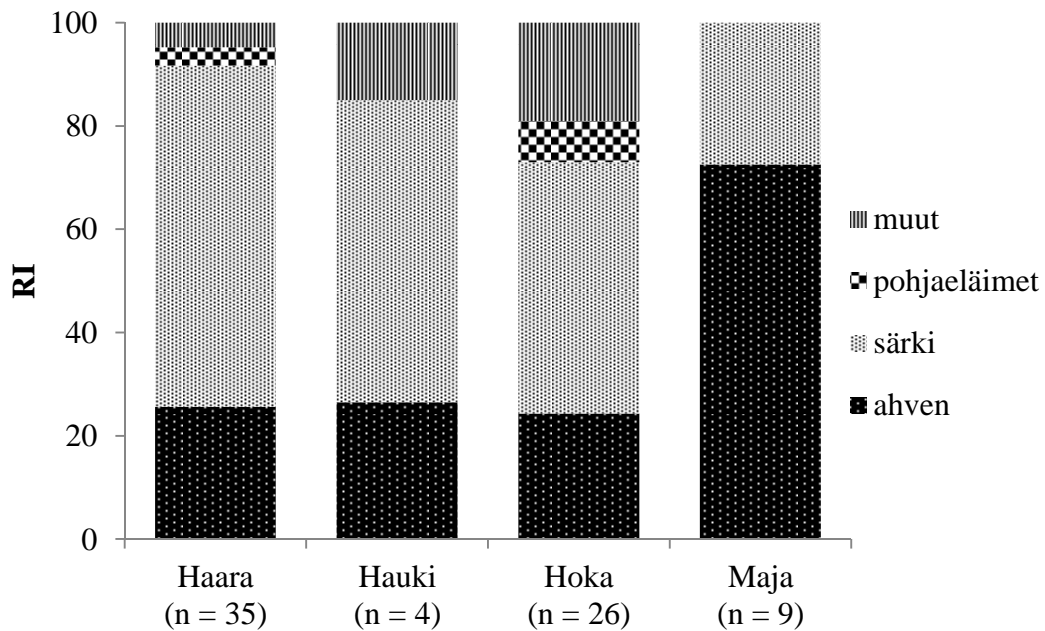
Taulukko 5. Haukien mahanäytteiden lukumäärät, tyhjien mahojen osuudet, syöneiden haukien lukumäärät sekä mahojen keskimääräiset täyteisyydet keväällä ja kesällä/syksyllä.

Pyyntiaika	n	Tyhjien mahojen osuus (%)	Syöneitä haukia (kpl)	Mahan täyteisyys (ka/12)	Syötyjen ahventen lkm	Syötyjen särkien lkm
Kevät	48	44	27	5,6/12	11	35
Kesä/syksy	90	48	47	4,1/12	18	30

4.1.3. Järvien väliset erot ravinnonkäytössä

Kalaravinnon merkitys oli suuri (85–100 %) kaikilla tutkimusjärvillä. Haara-, Hauki- ja Hokajärvellä oli särki (66, 59 ja 49 %) ahventa (26, 27 ja 24 %) tärkeämpi ravintokohde, mutta Majajärvellä ahven (72 %) oli puolestaan selvästi tärkeämpi kuin särki (28 %). Ainoastaan Hokajärven haukien mahoista löytyi toisia haukia. Sammakon syöneitä haukia löydettiin Hauki- ja Hokajärvestä, mutta lisäksi yhdeltä Majajärvestä katiskalla saadulta haulta löytyi sammakko mahasta. Jokiravun syönyt hauki pyydettiin Haarajärvestä. Pohjaeläimiä löydettiin vain Haara- ja Hokajärven haukien mahoista (Kuva 7). Ravinnonkäytön monipuolisuus oli Levinsin indeksin (B) perusteella suurinta Hokajärvellä ja pienintä Majajärvellä (Taulukko 6).

Tyhjien mahojen osuuksissa ei havaittu tilastollisesti merkitseviä järvien välisiä eroja (χ^2 -testi: $\chi^2 = 3,41$, $df = 3$, $p = 0,333$). Tyhjien mahojen osuus oli suurin Haukijärvellä (56 %) ja pienin Haarajärvellä (39 %) (Taulukko 6).



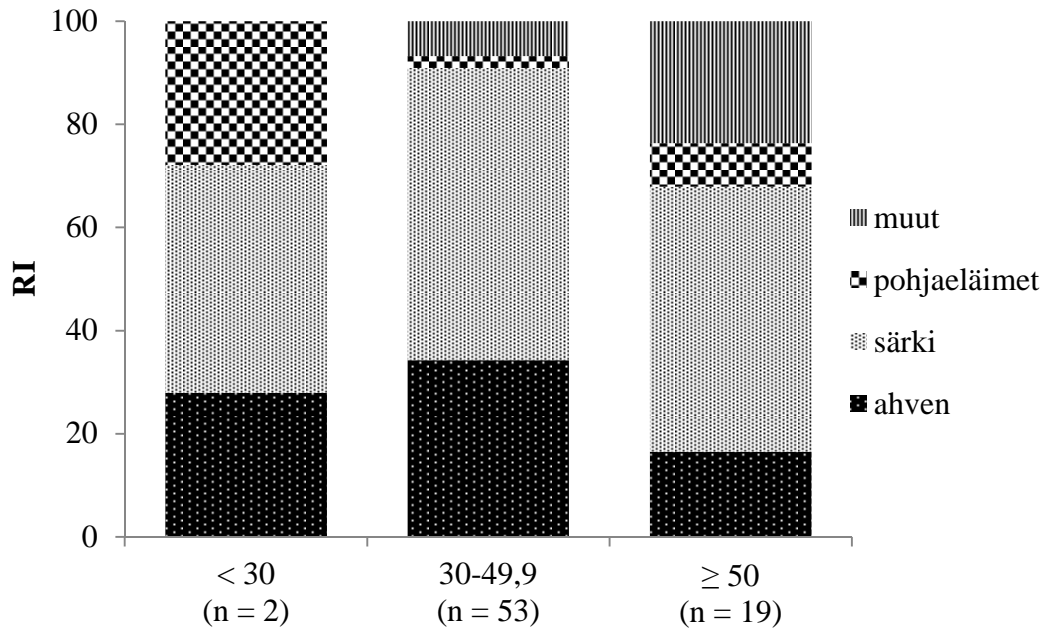
Kuva 7. Eri ravintokohteiden suhteellinen tärkeys (RI) tutkimusjärvittäin hauilla.

Taulukko 6. Haukien mahanäytteiden lukumäärät, tyhjien mahojen osuudet sekä ravinnon monipuolisuus Levinsin indeksin (1968) perusteella tutkimusjärvittäin.

Järvi	n	Tyhjien mahojen osuus (%)	Syöneitä haukia (kpl)	Levinsin indeksi (B)	Eri ravintokohteiden lukumäärä (kpl)
Haarajärvi	57	39	35	1,87	5
Haukijärvi	9	56	4	2,46	3
Hokajärvi	57	54	26	2,94	6
Majajärvi	15	40	9	1,45	2

4.1.4. Mahanäytteet pituusluokittain

Kaikissa pituusluokissa (< 30, 30–49,9 ja ≥ 50 cm) olivat kalat tärkeintä (72, 96 ja 75 %) ravintoa ja samalla särjen merkitys (44, 58 ja 52 %) oli ahventa (28, 34 ja 16 %) suurempi. Pohjaeläimiä syöneitä haukia löydettiin kaikista pituusluokista (esimerkiksi tutkimuksen suurin hauki oli syönyt päivänkorennon (*Ephemera vulgata*) toukan), mutta niiden tärkeys oli suurimmillaan alle 30 cm hauilla (Kuva 8). Ravinnonkäytön monipuolisuus oli Levinsin indeksin perusteella selvästi suurinta ≥ 50 cm hauilla (Taulukko 7). Tyhjien mahojen osuuksissa ei havaittu tilastollisesti merkitseviä pituusluokkien välisiä eroja (χ^2 -testi: $\chi^2 = 2,24$, $df = 2$, $p = 0,326$) (Taulukko 7). Pienimmässä pituusluokassa olivat kaikkien alle 25 cm haukien mahat tyhjiä.



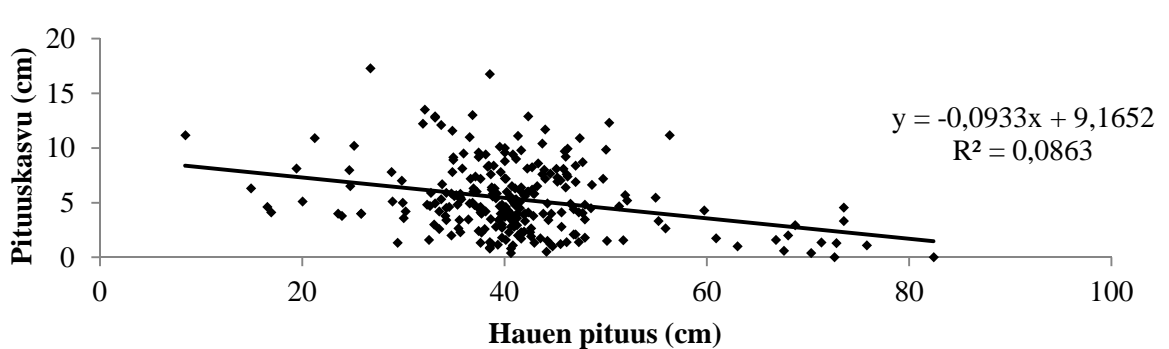
Kuva 8. Eri ravintokohteiden suhteellinen tärkeys (RI) pituusluokittain (< 30, 30–49,9 ja ≥ 50 cm) hauilla.

Taulukko 7. Haukien mahanäytteiden lukumäärät, tyhjien mahojen osuudet sekä ravinnon monipuolisuus Levinsin indeksin (1968) perusteella pituusluokittain.

Pituusluokka (cm)	n	Tyhjien mahojen osuus (%)	Syöneitä haukia (kpl)	Levinsin indeksi (B)	Eri ravintokohteiden lukumäärä (kpl)
< 30	6	67	2	1,81	3
30–49,9	102	48	53	2,11	6
≥ 50	30	37	19	4,09	6

4.1.5. Ravinnonkäyttö ja erilaiset kasvunopeudet

Haukien kasvunopeuden ilmentäjänä käytettiin viimeisimmän kasvukauden pituuskasvua, mikä oli keskimäärin 5,29 cm (sd 3,08 cm). Haukien kasvunopeus hidastui hauen koon kasvaessa ja kaikkien ≥ 60 cm haukien kasvu oli keskiarvoa pienempi (Kuva 9). Käytettäessä pituutta kovariaattina, ei mahanäytteiden perusteella muodostettujen eri ravinnonkäyttöryhmien (kala, pohjaeläimet, sammakot, muu ravinto, tyhjä maha) välillä havaittu suuntaa antavasta tuloksesta huolimatta tilastollisesti merkitseviä eroja haukien kasvunopeudessa (ANCOVA; $F = 2,215$, $df = 4$; $p = 0,070$).



Kuva 9. Hauen pituuden ja kasvunopeuden (edellisen kasvukauden pituuskasvun) välinen lineaarinen riippuvuus.

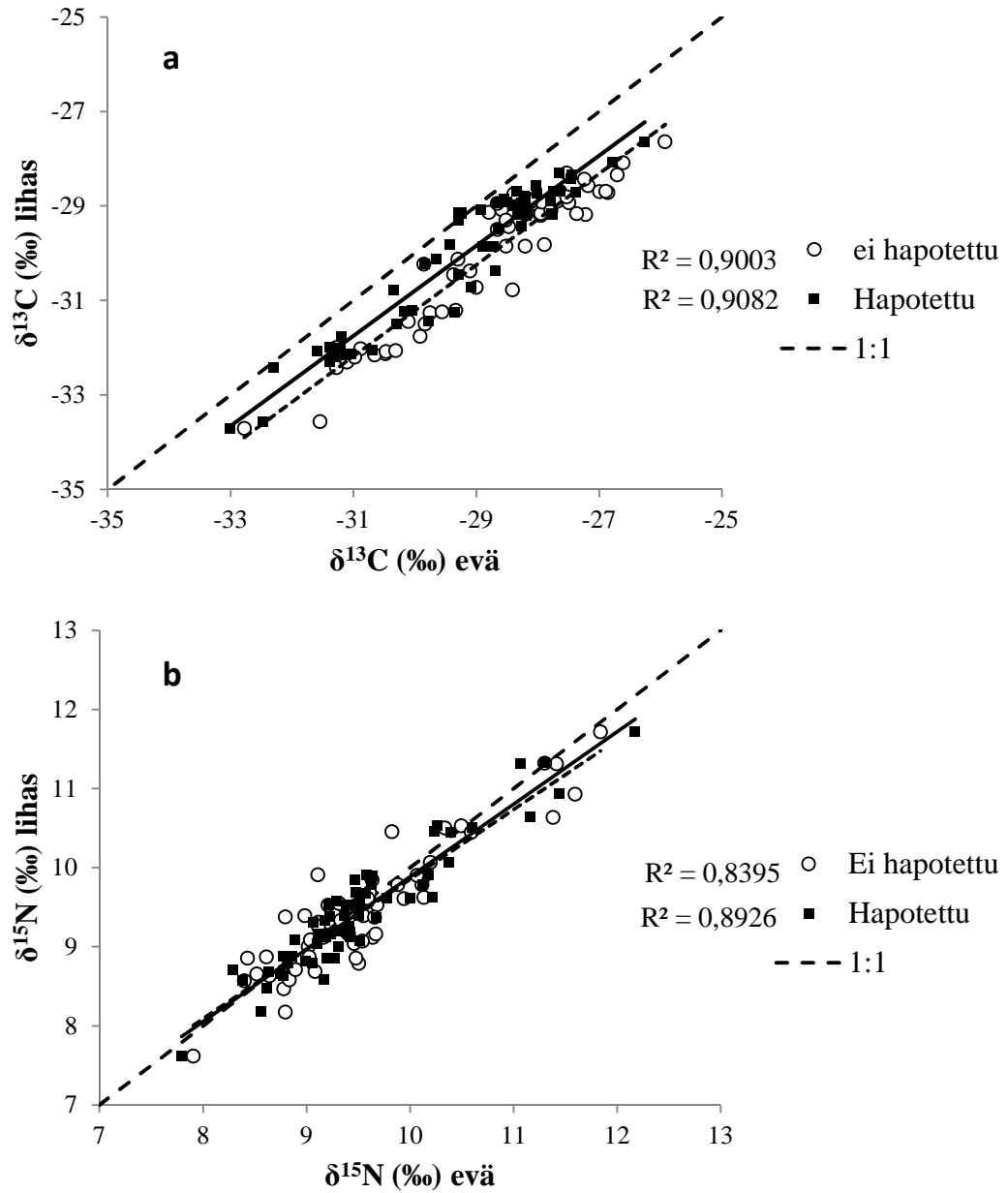
4.2. Isotooppitulokset

4.2.1. Lihas- ja eväkudoksen isotooppiarvojen yhteneväisyys

Sekä evien että happohuuhdeltujen evien $\delta^{13}\text{C}$ ja $\delta^{15}\text{N}$ arvot korreloivat voimakkaasti vastaavien lihaksen arvojen kanssa (Kuva 10, Taulukko 8). Parittaisten t-testien perusteella sekä evän että happohuuhdellun evän $\delta^{13}\text{C}$ ja $\delta^{15}\text{N}$ arvot olivat tilastollisesti merkitsevästi lihaksen arvoja suurempia (Taulukko 8). Happohuuhdellun evän isotooppiarvot (erotus; $\delta^{13}\text{C} = -0,83$, $\delta^{15}\text{N} = -0,07$) olivat keskimäärin lähempänä lihaksen arvoja kuin käsittelemättömän evän (erotus; $\delta^{13}\text{C} = -1,26$, $\delta^{15}\text{N} = -0,09$). Happohuuhdeltujen evien (y) $\delta^{13}\text{C}$ ja $\delta^{15}\text{N}$ arvot korjattiin vastaamaan lihaksen (x) arvoja lineaarisilla regressioyhtälöillä ($\delta^{13}\text{C}$; $r^2 = 0,908$, $p < 0,001$ ja $\delta^{15}\text{N}$; $r^2 = 0,893$, $p < 0,001$), ja tästä eteenpäin esitetään yhdistettynä haukien lihaksesta ja evästä mitatut isotooppitulokset.

$$\delta^{13}\text{C}_y = 0,953x - 2,207$$

$$\delta^{15}\text{N}_y = 0,917x + 0,721$$



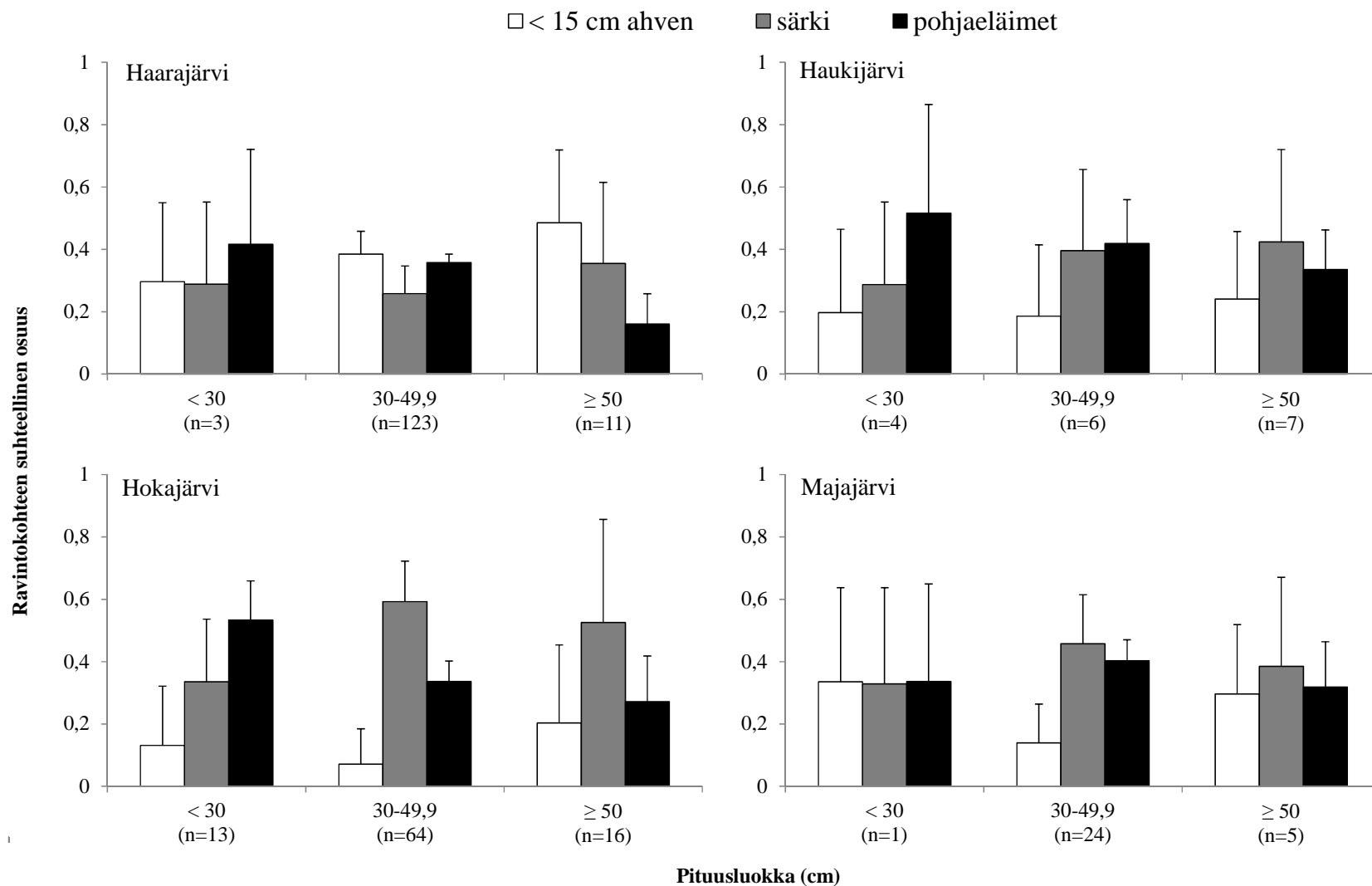
Kuva 10. Hauen käsittelemättömän evän (ei hapotettu, valkoiset symbolit ja tiheä katkonainen regressioviiva) sekä happohuuhdellun evän (hapotettu, mustat symbolit ja yhtenäinen regressioviiva) $\delta^{13}\text{C}$ (a) sekä $\delta^{15}\text{N}$ (b) arvojen riippuvuus lihaksen arvoista. 1:1-suora esittää tilannetta, jossa evän ja lihaksen arvot vastaisivat täysin toisiaan.

Taulukko 8. Lihaksen, evän ja happohuuhdellun evän väliset korrelaatiot isotooppiarvojen ($\delta^{13}\text{C}$ ja $\delta^{15}\text{N}$) suhteen, sekä eri kudostyyppien välinen erotus isotooppiarvoissa. Kaikki Pearsonin korrelaatiot olivat tilastollisesti merkitseviä ($p < 0,01$).

Testattu pari (hh = happohuuhdeltu)	n	Isotooppi	Pearsonin korrelaatio	Parittainen t-testi				
				Erotuksen ka	Erotuksen sd	Testisuure, t	df	p-arvo
Lihäs – evä	60	C	0,949	-1,257	0,477	-20,400	59	< 0,001
Lihäs – hh-evä	60	C	0,953	-0,833	0,461	-13,987	59	< 0,001
Lihäs – evä	60	N	0,916	-0,092	0,325	-2,192	59	0,032
Lihäs – hh-evä	60	N	0,945	-0,073	0,263	-2,151	59	0,036

4.2.2. Ravinnonkäyttö vakaiden isotooppien ($\delta^{13}\text{C}$ ja $\delta^{15}\text{N}$) perusteella

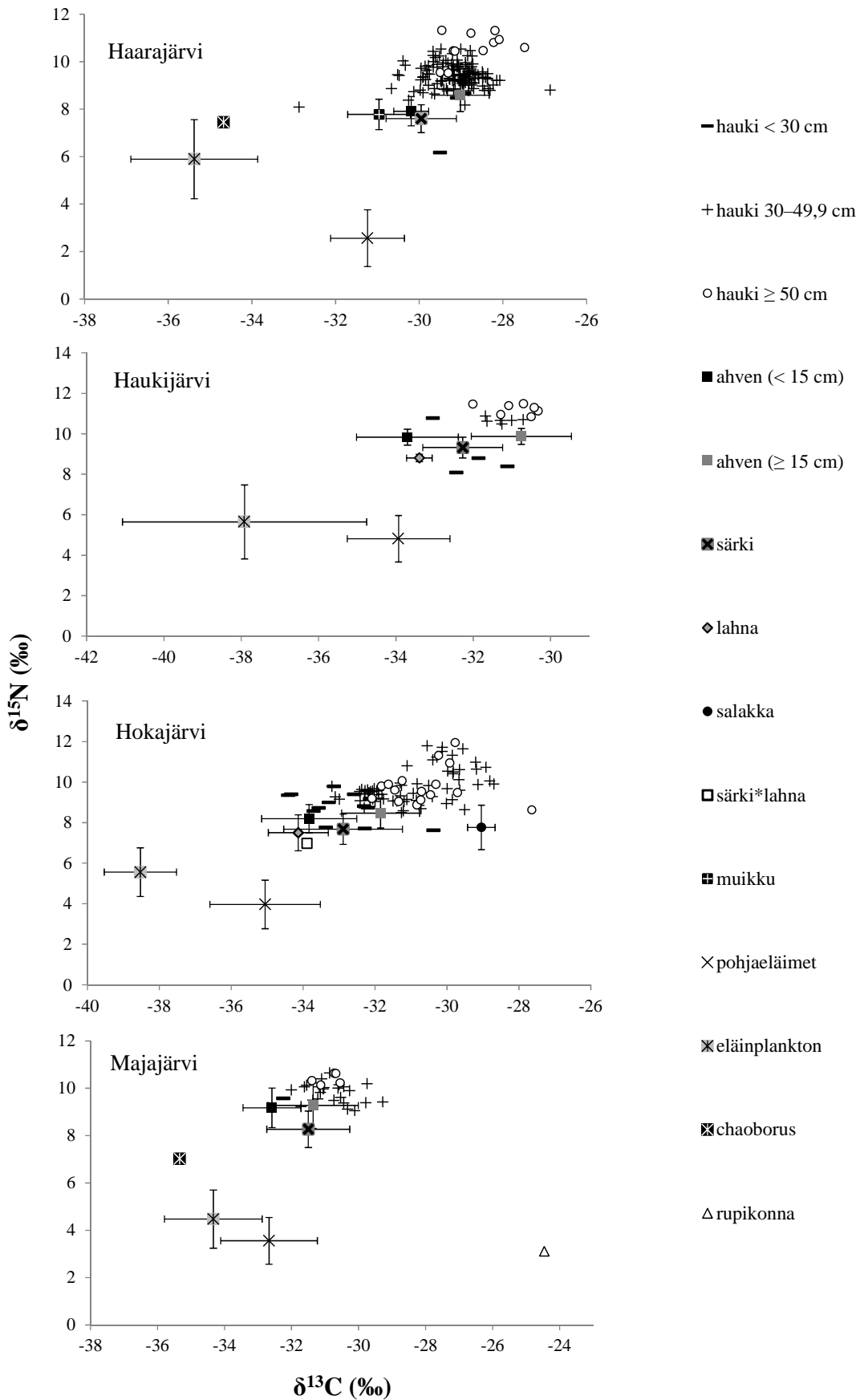
SIAR-ohjelman avulla ei voitu luotettavasti arvioida eri ravintokohteiden osuuden suuruutta tutkittujen haukien ravinnosta. Analyysissä käytettyjen haukien potentiaalisten ravintokohteiden $\delta^{13}\text{C}$ ja $\delta^{15}\text{N}$ arvot olivat lähellä toisiaan ja lisäksi useimpien tarkasteltavien ryhmien aineisto oli varsin pieni, minkä takia tulosten luottamusvälit olivat suuria. Suuntaa-antavasti voitiin kuitenkin arvioida, että Haarajärveä lukuun ottamatta oli särjen osuus mahdollisesti hieman < 15 cm ahvenia suurempi. Pohjaeläinten osuus (30–55 %) ravinnosta oli suurimmillaan < 30 cm pituusluokassa ja väheni suuremmissa pituusluokissa. Analyysin tulosten perusteella pohjaeläimet muodostivat kuitenkin yhä merkittävän osuuden (10–40 %) myös > 50 cm haukien ravinnosta (Kuva 11).



Kuva 11. SIAR-analyysin perusteella arvioitu eri ravintokohteiden tärkeys (ja 95 %:n luottamusväli) hauen ravinnonkäytössä järvittäin ja pituusluokittain.

SIAR-analyysin tuloksiin liittyvän suuren epävarmuuden takia hauen ravinnonkäyttöä pyrittiin selvittämään tarkastelemalla niiden $\delta^{13}\text{C}$ ja $\delta^{15}\text{N}$ arvoja suhteessa kaikkiin muihin analysoituihin isotooppinäytteisiin. Useimpien alle 30 cm haukien $\delta^{15}\text{N}$ arvot eivät eronneet tutkimusjärvien muiden kalalajien arvoista, minkä perusteella kalaravinto ei muodostanut merkittävää osaa näiden haukien ravinnosta. Sen sijaan ne söivät todennäköisesti lähinnä pohjaeläimiä, joiden $\delta^{15}\text{N}$ arvot olivat selvästi kalojen arvoja alhaisempia. Suurempien (30–49,9 cm) haukien $\delta^{15}\text{N}$ arvot olivat keskimäärin hieman muita lajeja korkeampia, ilmentäen kalaravinnon kasvanutta tärkeyttä. Yli 50 cm haukien $\delta^{15}\text{N}$ arvot olivat yleisesti lähellä 30–49,9 cm haukien arvoja. Haara- ja Haukijärvellä aineistoista erottui $\delta^{15}\text{N}$ arvoiltaan vielä korkeampia yksilöitä, jotka olivat kaikki pituudelta yli 60 cm, kuvastaen suurikokoisten haukien paikkaa järvien ravintoketjun huipulla.

Tutkimusjärvien haukikannat hyödynsivät $\delta^{13}\text{C}$ arvojen perusteella koko saatavilla olevaa saaliskalalajistoa, sillä vaihtelu haukien $\delta^{13}\text{C}$ arvoissa oli suurta silloin, kun vaihtelua oli muiden kalalajien välisissä ja sisäisissä $\delta^{13}\text{C}$ arvoissa paljon. Haukien $\delta^{13}\text{C}$ arvojen vaihteluväli oli selvästi suurin Hokajärvellä (noin 7 ‰), jossa vaihtelu oli muilla lajeilla noin 8 ‰. Hauki- ja Majajärvellä sekä kahta yksilöä lukuun ottamatta myös Haarajärvellä haukien $\delta^{13}\text{C}$ arvojen vaihteluväli oli vain noin 3 ‰ ja vaihtelu muilla lajeilla puolestaan noin 3–5 ‰. Haukien (ja myös muiden kalalajien) $\delta^{13}\text{C}$ arvot olivat jokaisella tutkimusjärvellä selvästi lähempänä pohjaeläinten kuin eläinplanktonin $\delta^{13}\text{C}$ arvoja, kuvastaen tutkimusjärvien kalojen hiilen olevan peräisin pääosin litoraalista (Kuva 12).



Kuva 12. Tutkimusjävrien isotooppinäytteet ($\delta^{13}\text{C}$ ja $\delta^{15}\text{N}$). Haukien arvot on esitetty yksilöittäin pituusluokkiin jaettuna. Muiden osalta on esitetty ryhmäkohtaiset keskiarvot keskihajontoineen (kun $n \geq 3$).

4.2.3. Trofiataso

Järvien välillä ei ollut tilastollisesti merkitseviä eroja haukien trofiatasoissa (Kruskal-Wallis; $H = 3,619$, $n = 277$, $p = 0,306$) (Taulukko 9). Yksittäisistä muuttujista hauen pituudella, iällä ja kuntokertoimella oli positiivinen ja kasvunopeudella puolestaan negatiivinen vaikutus trofiatasoon (Taulukko 10). Hauen trofiatasoa selitti parhaiten malli, missä selittävinä tekijöinä olivat pituus ja kasvunopeus (Lineaarinen regressio; $r^2 = 0,391$, $F = 87,083$, $df = 2$, $p < 0,001$, Taulukko 11). Mallin perusteella hauen trofiataso kasvoi pituuden myötä. Lisäksi kasvunopeudella oli pieni, mutta negatiivinen vaikutus trofiatasoon. Mallin perusteella nopeakasvuisten hauen trofiataso oli pienempi kuin vastaavan kokoisella, mutta hidaskasvuisella hauella.

Taulukko 9. Haukien trofiatasot järvittäin ja pituusluokittain sekä pyyntiajankohdittain.

Järvi	Pituusluokka	Trofiataso				
		n	ka	sd	min	max
Haara	< 30 cm	3	4,00	0,44	3,50	4,30
	30–49,9 cm	123	4,45	0,19	3,31	4,81
	≥ 50 cm	11	4,86	0,26	4,41	5,17
	Yhteensä	137	4,47	0,24	3,31	5,17
Hauki	< 30 cm	4	3,80	0,27	3,49	4,15
	30–49,9 cm	6	4,38	0,06	4,31	4,47
	≥ 50 cm	7	4,59	0,09	4,46	4,69
	Yhteensä	17	4,33	0,35	3,49	4,69
Hoka	< 30 cm	13	3,97	0,19	3,61	4,22
	30–49,9 cm	64	4,58	0,37	4,06	5,35
	≥ 50 cm	16	4,66	0,32	4,23	5,39
	Yhteensä	93	4,51	0,41	3,61	5,39
Maja	< 30 cm	1	4,08	-	4,08	4,08
	30–49,9 cm	24	4,40	0,14	4,07	4,69
	≥ 50 cm	5	4,54	0,11	4,43	4,64
	Yhteensä	30	4,41	0,16	4,07	4,69
Kaikki	Yhteensä	277	4,47	0,31	3,31	5,39

Taulukko 10. Hauen trofiatason, pituuden, iän, kasvunopeuden ja kuntokerroimen välinen Pearsonin korrelaatiomatriisi (** $p < 0,001$ ja * $p < 0,01$).

Muuttuja	pituus	ikä	kasvunopeus	kuntokerroin
Trofiataso	0,549**	0,425**	-0,371**	0,142*
Pituus	-	0,758**	-0,315**	0,165*
Ikä		-	-0,514**	0,150*
Kasvunopeus			-	-0,030

Taulukko 11. Tutkimuksessa hauen trofiatasoa parhaiten selittäneen mallin muuttujien tunnusluvut.

Muuttuja	B	se	t	p-arvo
Pituus	0,016	0,001	10,979	< 0,001
Kasvunopeus	-0,018	0,005	-3,618	< 0,001
Vakio	3,874	0,076	50,704	< 0,001

4.3. Kuvastavatko maha- ja isotooppinäytteet samanlaista ravinnonkäyttöä?

Mahanäytteiden perusteella muodostettujen eri ravintokohdetta (kalaa, pohjaeläimiä, sammakoita, muuta ravintoa) syöneiden ja tyhjämahaisen haukien ryhmien väliset trofiatasot eivät eronneet tilastollisesti merkitsevästi (Kruskal-Wallis; 2,384, $n = 150$, $p = 0,665$, Taulukko 12). Tämän perusteella hauen mahanäytteen kertoma ravinto ei kuvastanut hauen pidemmän ajan saaliinvalintaa.

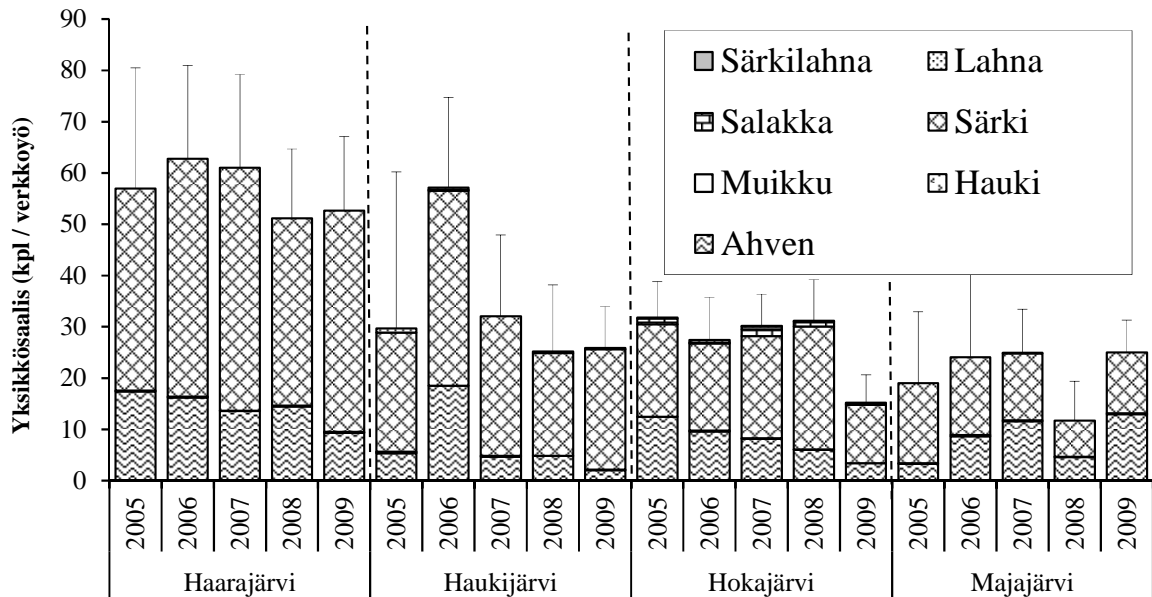
Taulukko 12. Eri ravintokohdetta syöneiden ja tyhjämahaisen haukien ryhmäkohtaiset trofiatasot ilman yksilöitä, jotka oli pyydetty katiskalla ja joilla oli mahassa vain kalaravintoa.

Mahansisältö / tyhjä maha	Trofiataso		
	n	ka	sd
Kala	63	4,52	0,23
Pohjaeläin	9	4,43	0,40
Sammakko	5	4,58	0,13
Muu ravinto	2	4,66	0,32
Tyhjä maha	71	4,49	0,35

5. TULOSTEN TARKASTELU

5.1. Hauen ravinnonkäyttö mahanäytteiden perusteella

Kalat (84–100 %) olivat haukien tärkeintä ravintoa jokaisella tutkimusjärvellä, mikä on tavanomaisin havainto hauen ravinnonkäyttötutkimuksissa (Vander Zanden ym. 1997). Myös tyhjien mahaosuuksien osuus oli kaikilla järvillä suuri (39–56 %), mikä on tyypillistä kalaravintoa syöville kalalajeilla (Arrington ym. 2002). Tutkimusten (Frost 1954, Mann 1982, Diana 1979) mukaan hauki suosii tavallisesti sitä ravintoa, mitä on helpoiten saatavilla. Tässä tutkimuksessa kalaravinto koostui lähes yksinomaan ahvenista ja särjistä, jotka ovat tutkimusjärvien yleisimmät kalalajit. Majajärvellä haukien yleisin saalislaji oli ahven, mutta muilla järvillä särki. Nämä havainnot lajisuhteista olivat samansuuntaisia kuin kesän 2009 verkkokoekalastuksissa, joissa särki oli selvästi ahventa yleisempi saalislaji Haara-, Hauki ja Hokajärvellä, mutta ei Majajärvellä (Kuva 13).



Kuva 13. Tutkimusjärvien verkkokoesaaliiden kappalemääräiset yksikkösaaliit vuosina 2005–2009.

Havainnot haukien mahoissa olleista ravintokohteiden pienistä lukumääristä olivat samansuuntaisia Dianan (1979) tulosten kanssa ja kuvastivat hauille tyypillistä tapaa saalistaa yhdellä kertaa useimmiten vain yksittäinen saaliskala. Syötyjen saaliskohteiden keskiarvo (1,5) oli kuitenkin hieman Dianan (1979) havaintoja pienempi (keskimäärin 2 ravintokohdetta). Havaittu ero saattoi osaltaan kuvastaa tutkimusjärvien runsaan humuspitoisuuden aiheuttamaa heikentävää vaikutusta haukien tehokkaaseen saalistamiseen, sillä Vøllestad ym. (1986) esittivät veden sameuden vaikuttaneen alentavasti haukien saalistustehokkuuteen ja edelleen kasvuun. Saaliskalatiheyksien ollessa pieniä, on haukien havaittu saalistavan enemmän pohjaeläimiä (Chapman ym. 1989, Beaudoin ym. 1999) ja myös kannibalismi voi yleistyä (Craig 1996). Tässä tutkimuksessa kuitenkin havaittiin kannibalismia vain kahdessa tapauksessa ja pohjaeläimiäkin löydettiin vain yhdeksän hauen mahasta. Näiden havaintojen perusteella hauille oli ainakin kohtuullisesti tarjolla kalaravintoa tutkimusjärvissä. Haukien onkin havaittu syöneen pohjaeläimiä myös saaliskalarikkaissa vesistöissä, jonka on tulkittu olevan osoitus hauen opportunistisesta ravinnonkäytöstä (Paradis ym. 2008).

Hauen saaliskalan keskikoko kasvaa hauen koon kasvaessa (Frost 1954, Diana 1979, Mann 1982), ollen keskimäärin alle 30 % hauen pituudesta (Mittelbach & Persson 1998). Tässä tutkimuksessa mahanäytteistä löytyi vain yksi alle 5 cm kala. Yksikesäisten saaliskalojen lähes täydellinen puuttuminen oli yllättävää ja vastoin esimerkiksi Frostin (1954) tekemiä havaintoja niiden yleisyydestä hauen ravinnossa. Tähän saattoi vaikuttaa pienten haukien alhainen lukumäärä ja osaltaan mahdollisesti pienikokoisten kalojen nopea sulaminen mahassa. Lisäksi kalanpoikasiin saattaa kohdistua kova saalistuspaine ahventen toimesta, sillä verkkokoealastuksissakin on kesänvanhoja kaloja saatu saaliiksi monia muita järviä vähemmän (Olin, henkilökohtainen tiedonanto). Haukien syömien saaliskalojen pituus oli yleensä 20–25 % hauen pituudesta ja kasvoi vain vähän hauen koon myötä. Myös Dianan (1996) tutkimuksessa hauen ja saaliskalan pituuden välinen korrelaatio oli heikko, sillä vaikka saaliskalan koko kasvoi hauen koon kasvun myötä, saalistivat suuret hauet usein myös pieniä saaliskohteita. Tässä tutkimuksessa järvien kalasto koostui verkkokoealastusten perusteella suurimmaksi osaksi pienikokoisista (< 15 cm) yksilöistä (Olin ym. 2011), mikä selitti suurikokoisten saaliskalojen vähyyttä tutkituissa mahanäytteissä.

Venturelli & Tonn (2006) havaitsivat, että haukien ravinto oli yksipuolisinta järvessä, jossa energiapitoista ravintoa oli runsaasti tarjolla. Tässä tutkimuksessa ravinnonkäytön monipuolisuus oli Levinsin indeksin perusteella suurinta ≥ 50 cm hauilla, mitkä ovat energeettisesti edullisten isokokoisten saaliskalojen vähyden seurauksena mahdollisesti saalistaneet monipuolisempaa ravintoa kuin pienemmät hauet. Tätä tukee myös ≥ 50 cm haukien alhainen tyhjen mahojen osuus (37 %) verrattuna 30–49,9 cm haukiin (48 %). Frostin (1954) tutkimuksessa tyhjen mahojen osuus keskimäärin kasvoi suuremmilla hauilla, minkä ajateltiin johtuvan harvemmassa saalistusrytmistä energiapitoisten ja suurten ravintokohteiden syömisen seurauksena. Beaudoin ym. (1999) puolestaan havaitsivat haukien tyhjen mahojen osuuden olevan pienempi kalastoltaan köyhissä kuin saaliskalarikkaammissa vesistöissä.

5.2. Käytetyn ravinnon vaikutus hauen kasvuun

Tämän tutkimuksen tulosten perusteella ei pystytty selittämään tutkimushaukien yksilöllisiä eroja kasvunopeuksissa. Verratuista eri ravinnonkäyttöryhmistä vain pohjaeläimiä syöneiden haukien keskimääräinen edellisen kasvukauden pituuskasvu (noin 4 cm) erosi hieman muista ryhmistä, joissa kasvu oli noin 5–6,5 cm. Vaikka Venturelli & Tonn (2006) havaitsivatkin samansuuntaisesti kasvun hidastuvan haukien siirtyessä kalaravinnosta pohjaeläimiin, niin tässä tutkimuksessa olivat yksilölliset erot haukien kasvuissa kuitenkin suuria kaikissa ravinnonkäyttöryhmissä. Lisäksi vain tyhjämahaisten ja kalaravintoa syöneiden haukien ryhmässä oli riittävästi näytehaukia, jotta havaittuja tuloksia voitiin pitää luotettavina.

5.3. Hauen lihaksen ja evän isotooppiarvojen yhdistäminen

Havaitut tulokset evä- ja lihaskudoksen isotooppinäytteiden korkeasta korrelaatiosta olivat yhteneviä muiden tutkimusten kanssa (mm. Jardine ym. 2005, Kelly ym. 2006, Sanderson ym. 2009). Lihäs- ja evänäytteiden $\delta^{13}\text{C}$ arvoissa oli selvä tasoero, mutta $\delta^{15}\text{N}$ arvot olivat lähes yhtä suuria. Happohuuhtelu vähensi evänäytteiden $\delta^{13}\text{C}$ arvojen eroa suhteessa lihasnäytteisiin. Lisäksi happohuuhtelu vähensi evänäytteiden epäpuhtauksien tuloksiin aiheuttamaa satunnaishajontaa parantaen evä- ja lihasnäytteiden $\delta^{15}\text{N}$ arvojen välistä korrelaatiota. Evänäytteiden $\delta^{13}\text{C}$ ja $\delta^{15}\text{N}$ arvot korjattiin vastaamaan lihaskudoksen arvoja lineaarisen regression avulla lasketuilla malleilla, vaikkakaan se ei olisi ollut välttämätöntä ainakaan $\delta^{15}\text{N}$ arvojen osalta (Hanisch ym. 2010). Evänäytteiden avulla pystyttiin merkittävästi lisäämään haukiaineiston kokoa ja erityisesti kasvattamaan sekä pienten että isojen yksilöiden määrää.

5.4. Hauen ravinnonkäyttö vakaiden isotooppien ($\delta^{13}\text{C}$ ja $\delta^{15}\text{N}$) perusteella

Onnistunut ravinnonkäytön selvittäminen vakaiden isotooppien avulla edellyttää, että verrattavat ravintokohteet on valittu edustavasti ja että niiden $\delta^{13}\text{C}$ ja $\delta^{15}\text{N}$ arvot eroavat selvästi toisistaan (Fry 2006). Tässä tutkimuksessa eivät mahanäytteiden perusteella haukien yleisimpien ravintokohteiden $\delta^{13}\text{C}$ ja $\delta^{15}\text{N}$ arvot kuitenkaan eronneet toisistaan niin paljon, että niiden tärkeyttä haukien ravinnonkäytössä olisi voitu luotettavasti arvioida. SIAR-analyysin tulosten perusteella oli kuitenkin havaittavissa, että pohjaeläimet muodostivat yllättävän suuren osan haukien pitkän aikavälin ravinnonkäytöstä kaikilla järvillä ja kaikissa pituusluokissa. Mikäli ≥ 30 cm hauet olisivat olleet enimmäkseen kalansyöjiä, kuten mahanäytteet osoittivat, olisi niiden $\delta^{15}\text{N}$ arvojen täytyntä olla keskimäärin yhden trofiatason (3,4 ‰, Post 2002) verran saaliskalojen $\delta^{15}\text{N}$ arvoja suurempia, kun nyt ne olivat keskimäärin vain 1-2 ‰ suurempia (Kuva 12). Post (2002) huomautti, että trofiatasojen välisen tyyppien isotooppien rikastumisen arvona yleisesti

käytetty luku 3,4 ‰ on validi tutkittaessa kokonaisia ravintoverkkoja, mutta todellisuudessa rikastuminen voi vaihdella huomattavasti (2–5 ‰) yksittäisten trofiatasojen välillä. McCutchan ym. (2003) painottivat, että pienetkin arviointivirheet $\delta^{15}\text{N}$ arvojen rikastumisessa trofiatasojen välillä voivat aiheuttaa suuria virheitä arvioihin eri ravintokohteiden suhteista. Kuitenkin samansuuntaisesti tämän tutkimuksen kanssa myös Vander Zanden ym. (1997) havaitsivat omassa tutkimuksessaan, että vakaiden isotooppien perusteella laskettu hauen trofiataso oli keskimäärin lähes 0,4 yksikköä alhaisempi, kuin mahanäytteiden perusteella arvioitu. Heidän tutkimuksen heikkoutena oli se, että isotooppi- ja mahanäytteet eivät olleet samoista yksilöistä eivätkä vesistöistä, vaan mahanäytteet perustuivat laajaan kokoelmaan aiemmista hauen ravinnonkäyttöä koskevista julkaisuista. Toisaalta hauki oli tutkimuksen ainoa kalalaji, jolla kyseinen ero eri laskentamenetelmien perusteella havaittiin, eikä sen syytä pystytty selvittämään.

5.5. Hauen trofiataso ja kokoriippuvainen ravinnonkäyttö

Haukien järvikohtaiset trofiatason keskiarvot (4,33–4,51) olivat korkeita, ilmentäen haukien asemaa tutkimusjärvien ravintoketjujen huipulla (mm. Paradis ym. 2008, Syväranta ym. 2010). Trofiatasot kasvoivat pituuden myötä, mikä kuvasti hauille tyypillistä käytetyn ravinnon muuttumista kalan koon kasvun myötä (Craig 2008). Kuudesta alle 30 cm hauesta vain kahdella oli mahassa ravintoa, joten pienimpien haukien ravinnonkäyttöä pystyttiin arvioimaan kattavasti vain isotooppien perusteella. SIAR-analyysin ja alhaisten trofiatasojen perusteella pohjaeläimet olivat tärkeintä ravintoa useimmille alle 30 cm hauille. Haukien ravinnonkäytön painottuminen kalaravintoon tapahtui tässä tutkimuksessa trofiatason nousun perusteella huomattavasti myöhemmin (noin 25–30 cm) kuin mitä kirjallisuudessa on yleensä esitetty. Esimerkiksi Iso-Britanniassa Windermere-järvellä tehdyssä kattavassa ravinnonkäyttötutkimuksessa hauet siirtyivät osittain kalaravintoon jo 3,5 cm pituisena ja ollen lähes ainoaa ravintoa 20–30 cm ja niitä suuremmilla hauilla (Frost 1954). Beaudoin ym. (1999) puolestaan jakoivat tutkimuksessaan haukiaineiston pieniin ja suuriin (pääosin kalaravintoa käyttäviin) yksilöihin 8,5 cm rajapituuden perusteella. Suurten yksilöiden trofiatasoissa oli kuitenkin lähes kahden tason verran eroja ja myös mahanäytteiden perusteella oli pohjaeläinravinto edelleen tärkeää ravintoa ainakin osalle hauista. Vaikka hauki periaatteessa pystyy saalistamaan kaloja muutaman senttimetrin pituisena, ei kalaravintoon siirtymiseen ole mahdollista määrittää yleispätevää pituutta, koska yksittäisen hauen ravinnonkäyttö on riippuvainen vesistökohtaisesta ominaispiirteistä ja ravintomahdollisuuksista. Bryn (1996) mukaan uposlehtisellä vesikasvillisuudella on tärkeä merkitys pienille hauille, tarjoten niille sekä sopivan saalistusympäristön että suojaa predaatiolta. Tämän tutkimuksen järvissä on pienille hauille sopivaa kasvillisuusvyöhykettä rajoitetusti järvien syvyysprofiilista ja alhaisesta näkösyvyydestä johtuen (Taulukko 1, Estlander ym. 2010). Suojaisten habitaattien vähyys onkin saattanut pakottaa haukia jatkamaan pohjaeläinravinnon käyttöä merkittävässä määrin tavallista pidempään.

Suurempien (30–49,9 cm) haukien ylivoimaisesti tärkeintä ravintoa olivat kalat, ainakin mahanäytteiden perusteella. Sen sijaan SIAR-analyysin perusteella myös pohjaeläinten osuus oli edelleen suuri (35–40 %) kaikilla järvillä, mutta tuloksiin saattoi vaikuttaa liian suureksi arvioitu $\delta^{15}\text{N}$ arvojen rikastuminen trofiatasojen välillä. Mikäli tämän tutkimuksen hauet olisivat todellisuudessa käyttäneet runsaasti pohjaeläinravintoa, olisi näin suuresta ja eri ajankohtina kerätyistä mahanäytteistä täytynyt löytyä paljon enemmän pohjaeläimiä. SIAR-analyysin tulokset saattoivatkin osaltaan ilmentää sitä, että jollain muulla $\delta^{15}\text{N}$ arvoltaan matalalla ravinnolla oli tärkeä merkitys haukien ravinnonkäytössä. Esimerkiksi mahoista harvalukuisesti löydettyjen sammakoiden $\delta^{15}\text{N}$

arvot olivat hyvin matalia Majajärven rupikonna-näytteiden perusteella. Myös muu terrestrinen ravinto, kuten piennisäkkäät ja vesilinnunpoikaset, voisivat olla tällaisia $\delta^{15}\text{N}$ arvoiltaan matalia ja harvemmin syötyjä, mutta energiapitoisia ravintokohteita, joita voi löytää mahanäytteistä kuitenkin vain satunnaisesti. Lisäksi terrestrisen ravinnon merkitys voi olla korostunut tutkimusjärvien kaltaisissa pienissä järvissä, joissa ranta-alueiden osuus on suuri järven pinta-alaan verrattuna.

Suurimpien (≥ 50 cm) haukien mahanäytteissä kalaravinto oli keskeisessä asemassa, vaikkakin myös muiden ravintokohteiden osuus hieman kasvoi verrattuna pienempiin pituusluokkiin. SIAR-analyysin tulokset kalaravinnon suuresta osuudesta olivat mahanäytteiden kanssa samansuuntaisia vain Haarajärvellä, kun muilla järvillä pohjaeläinten osuus oli edelleen suuri, noin 30–40 %. Haarajärven ≥ 50 cm näytehauet olivat keskimäärin suurempia kuin muissa järvissä, joten ne olisivat kokonsa puolesta pystyneet paremmin saalistamaan suurempia ja $\delta^{15}\text{N}$ arvoltaan korkeampia saaliskaloja. Tämän tutkimuksen tulosten perusteella haukien saaliskalojen koko ei kuitenkaan kasvanut hauen koon myötä. Overman & Parrish (2001) huomioivat, että jos saalislajien trofiataso ei kasva koon myötä (kuten tässä tutkimuksessa särjellä), ei suurempien saaliskalojen syömisen pitäisi vaikuttaa petokalan trofiatasoon. Haarajärvellä isoimmat yksilöt vapautettiin evänäytteenoton jälkeen yhtä lukuun ottamatta, joten niiden käyttämää ravintoa ei pystytty mahanäytteiden avulla selvittämään. Haarajärvellä > 15 cm ahventen $\delta^{15}\text{N}$ arvot olivat hieman suurempia kuin < 15 cm ahvenilla, joiden syöminen voisi selittää isojen haukien korkean trofiatason. Toinen selittävä tekijä voisi olla kannibalismi, vaikkakin se oli tämän tutkimuksen perusteella hyvin vähäistä. Mikäli suuret ja energiapitoiset ravintokohteet olisivat olleet merkittävää ravintoa, olisi niiden syömisen olettanut vaikuttaneen positiivisesti haukien yleiskuntoon (kuntokertoimeen). Haarajärvellä useimmat isoista hauista olivat kuitenkin erittäin laihoja (henkilökohtainen havainto) ja hidaskasvuisia, mikä ei puoltanut haukien menestyksestä ravinnonkäyttöä. Tässä tutkimuksessa havaittiin kasvunopeuden ja trofiatason välillä negatiivinen korrelaatio, eli hitaammin kasvaneilla hauilla oli koosta riippumatta korkeimmat trofiatasot. Tulos oli samansuuntainen aiempien tutkimusten (Gannes ym. 1998, Gaye-Siessegger ym. 2007) kanssa, joiden mukaan $\delta^{15}\text{N}$ arvot kasvoivat rajoitetun ravinnonsaataavuuden tai huonokuntoisuuden seurauksena. Iällä ei sen sijaan ollut tässä tutkimuksessa vaikutusta isojen haukien trofiatasoon, vaikka Overman & Parrish (2001) osoittivat, että ainakin suurikokoisilla valkosilmäkuhilla $\delta^{15}\text{N}$ arvot kasvoivat iän myötä mahdollisesti metabolia- nopeuden hidastumisen seurauksena, vaikka ravinnonkäytössä ei tapahtunut muutoksia.

5.6. Omnivoreja vai spesialisteja?

Haukiyksilöiden väliset erot $\delta^{13}\text{C}$ arvoissa näyttivät olevan yhteydessä muiden kalalajien $\delta^{13}\text{C}$ arvojen vaihteluväliin. Tulosten perusteella tutkimusjärvien haukikannat hyödynsivät kaikkia käytettävissä olevia saaliskalavarantoja, vaikkakin yksilöllisessä ravinnonkäytössä oli eroja. Myös trofiatasoissa havaittiin saman järven ja pituusluokan sisällä suurimmillaan yhden trofiatason verran vaihtelua, kuvastaen niin ikään yksilöllisiä eroja käytetyssä ravinnossa. Toisaalta osan haukiyksilöiden välisistä isotooppiarvojen eroista saattoi selittää se, että myös ahventen ja särkien, eli mahanäytteiden perusteella tärkeimpien ravintokohteiden isotooppiarvoissa oli jonkin verran yksilöllisiä eroja koosta riippumatta. Vaikka potentiaalisten saalislajien keskimääräiset $\delta^{13}\text{C}$ ja $\delta^{15}\text{N}$ arvot olivat lähellä toisiaan, olivat Majajärven rupikonniin $\delta^{13}\text{C}$ arvot selvästi suurempia ja $\delta^{15}\text{N}$ arvot puolestaan selvästi pienempiä kuin muiden eliöryhmien isotooppiarvot, joten mahdollisesti sammakkoeläimiin tai muuhun terrestriseen ravintoon erikoistuneiden haukien oletettiin erottuvan isotooppiarvoltaan verrattuna kalaravintoa käyttäviin haukiin. Sekä Haarajärven

että Hokajärven aineistossa oli yksi hauki, jonka $\delta^{13}\text{C}$ arvo oli selvästi muita haukia suurempi ja joka oli mahdollisesti käyttänyt ravinnokseen merkittävässä määrin myös sammakkoeläimiä tai muuta terrestristä ravintoa (Kuva 12). Hokajärvellä oli osalla hauista poikkeuksellisen korkeat $\delta^{13}\text{C}$ ja varsinkin $\delta^{15}\text{N}$ arvot (Kuva 12). Nämä yksilöt olivat saattaneet erikoistua johonkin selvittämättä jääneeseen tiettyyn ravintokohteeseen. Periaatteessa kyseisten haukien korkeat isotooppiarvot olisi voinut selittää niiden erikoistuminen ≥ 15 cm ahveniin. Sitä oli kuitenkin vaikea uskoa, koska mahanäytteistä ei ≥ 15 cm ahvenia juuri havaittu. Vaihtoehtoisesti nämä hauet olivat saalistaneet Hokajärveen yhteyksissä olevissa pienissä joissa, joiden Hokajärveä mahdollisesti korkeammat ravintoketjun lähtötason arvot olisivat voineet selittää muita haukia korkeammat $\delta^{13}\text{C}$ ja $\delta^{15}\text{N}$ arvot.

Tässä tutkimuksessa eivät tyhjämahaisten tai eri ravintoa (kalaa, pohjaeläimiä, sammakoita, muuta ravintoa) syöneiden haukien trofiatasot eronneet toisistaan. Tulosten perusteella mahanäytteet eivät ilmentäneet haukien pitkän aikavälin erikoistumista tiettyyn ravintoon, mikä oli linjassa Paradisin ym. (2008) havaintojen kanssa tyhjämahaisten, pohjaeläin- tai kalaravintoa syöneiden haukien samansuuruisista trofiatasoista. Beaudoin ym. (1999) sen sijaan havaitsivat, että joillakin pohjaeläimiä syöneillä hauilla oli trofiataso muita yksilöitä alhaisempi ilmentäen erikoistumista pohjaeläinravinnon käyttöön, vaikka järvessä oli myös saaliskalalajeja saatavilla. Beaudoin ym. (1999) löysivät tutkimuksessaan vain yhden hauen mahasta sekä kala- että pohjaeläinravintoa, jonka he päättelivät ilmentävän haukiyksilöiden aktiivista ravinnonvalintaa pohjaeläinten ja kalaravinnon välillä. Tässä tutkimuksessa yhdeksästä pohjaeläimiä syöneestä hauesta viidellä oli myös kalaravintoa mahassaan, ja kaikilla sammakon syöneillä hauilla oli myös kalaravintoa mahassaan. Sammakoita oli tämän tutkimuksen perusteella ilmeisesti hauille saatavilla lähinnä keväällä sammakon kudun aikaan ja toisaalta myöhään syksyllä sammakoiden hakeutuessa talvehtimaan. Syötyjen pohjaeläinten kokonaislukumäärä oli hyvin vähäinen suhteessa niiden yleisyyteen (Immonen 2008), mikä osoitti haukien olevan ensisijaisesti kalansyöjiä (Frost 1954). Pohjaeläinten syöminen ei ollut mahanäytteiden perusteella kuitenkaan kokonaan haukien koosta riippuvaista, vaan Chapmanin ym. (1989) ja Paradisin ym. (2008) havaintojen tapaan myös isokokoiset yksilöt söivät pohjaeläimiä satunnaisesti. Tämän tutkimuksen tulokset tukivat havaintoja hauen ennemmin opportunistisesta kuin specialistisesta ravinnonkäytöstä (Paradis ym. 2008). Haukien ravinto koostui Frostin (1954) ja Mannin (1982) havaintojen tapaan enimmäkseen järvien yleisimmistä kalalajeista sekä satunnaisesti harvinaisemmista saaliskohteista.

5.7. Tulosten luotettavuuteen vaikuttaneet tekijät

Tämän tutkimuksen tulokset vahvistivat aiempia havaintoja (Mikko Olin, henkilökohtainen tiedonanto), joiden mukaan pyydykseen joutuneet hauet voivat syödä huomattavia määriä muita pyydyksessä olevia kaloja. Katiskalla pyydettyjen haukien mahanäytteet erosivat merkittävästi muilla menetelmillä pyydytyistä hauista saaliskalojen määrien ja lajisuhteiden sekä mahojen täyteisyyden ja tyhjien mahojen osuuksien perusteella. Ahvenet aktivoituvat tutkimusjärvillä pian jäidenlähdön jälkeen lähestyvän kudun takia ja uivat helposti katiskoihin. Tässä tutkimuksessa katiskoihin niin ikään uineet hauet olivat hyödyntäneet helpon ravintoresurssin, minkä takia voitiin pitää perusteltuna jättää katiskalla pyydytyt hauet huomioimatta selvittäessä tutkimusjärven haukien ravinnonkäytön yleispiirteitä mahanäytteiden avulla.

Maha-analyysien tyypillisenä ongelmana on, että eri saaliskohteiden ja edelleen niiden eri ruumiinosien sulamisnopeudessa voi olla merkittäviä eroja. Tässä tutkimuksessa oli mahalaukussa särjistä jäljellä usein vain hitaasti sulavat nieluhampaat, minkä takia

särkien tärkeys saattoi olla ylikorostunut tuloksissa. Kaikki mahoista löydetyt pohjaeläimet olivat puolestaan vastasyötyjä, joten osittain sulaneet saattoivat jäädä huomaamatta aliarvioiden syötyjen pohjaeläinten määrää. Tämä saattoi myös osaltaan selittää, miksi pohjaeläinten tärkeys oli mahanäytteiden perusteella isotooppituloksia pienempi.

Veden lämpötila vaikuttaa merkittävästi ravinnon sulamisnopeuteen (Diana 1979), mikä voi vaikuttaa muun muassa tyhjien mahojen osuuteen. Sekä kevään että kesän/syksyn haukiaineistoon kuului kuitenkin varsin tasaisesti kylmän veden aikaan pyydettyjä haukia, joten aineistojen oletettiin olevan vertailukelpoisia. Maha-aineiston vähäisten näytemäärien takia ravinnonkäyttöä voitiin tarkastella vain yhden ositteen (pyyntiajankohta, järvi, pituusluokka) suhteen kerrallaan, eikä esimerkiksi pituusluokkakohtaista tarkastelua voitu tehdä järvittäin. Valtaosa tutkituista hauista kuului pituusluokkaan 30–49,9 cm, joiden merkitys korostui järveä ja pyyntiajankohtaa koskevissa tuloksissa. Samasta syystä oli tutkimuksessa vain muutamia havaintoja erityisen pienten ja suurten haukien saaliskalojen pituuksista.

Mahanäytteiden perusteella haukien yleisintä ravintoa olivat pienikokoiset särjet ja ahvenet, joiden tyypillistä ravintoa on samoissa tutkimusjärvissä puolestaan eläinplankton (Deinhardt & Saari 2010). Eläinplanktonin matalien $\delta^{13}\text{C}$ arvojen olisi siksi olettanut näkyvän haukien $\delta^{13}\text{C}$ arvoissa. Tässä tutkimuksessa olivat kuitenkin särkien ja ahventen sekä muidenkin kalalajien (esimerkiksi muikun) $\delta^{13}\text{C}$ arvot selvästi lähempänä pohjaeläinten kuin eläinplanktonin $\delta^{13}\text{C}$ arvoja. Näiden havaintojen perusteella on syytä epäillä, että tässä tutkimuksessa vain yhteen näytteenottokertaan perustuneet eläinplanktonin isotooppiarvot eivät kattavasti edustaneet niiden ajallista vaihtelua, mikä voi olla $\delta^{13}\text{C}$ arvoilla jopa useita promilleja (Matthews & Mazumder 2003, Perga & Gerdeaux 2005). Lisäksi Taipale (2007) osoitti tutkimuksessaan, että Evon pienissä metsäjärvissä eläinplanktonin $\delta^{13}\text{C}$ arvot olivat korkeimmillaan kevätaikaan, mutta madaltuivat huomattavasti kohti syksyä siirryttäessä.

6. YHTEENVETO

Tässä tutkimuksessa selvitettiin pienten metsäjärvien haukien ravinnonkäyttöä mahanäytteiden ja vakaiden isotooppien avulla. Tulosten perusteella hauet siirtyivät pohjaeläinravinnosta enimmäkseen kalaravintoon poikkeuksellisen myöhään, vasta noin 25–30 cm pituisena. Syynä olivat mahdollisesti tutkimusjärvien haasteelliset saalitusolosuhteet, eli vesikasvillisuuden vähäisyys ja korkean humuspitoisuuden aiheuttama alhainen näkösyvyys. Haukien kalaravinto koostui aiempien tutkimusten tapaan ensisijaisesti järvien yleisimmistä kalalajeista, tässä tapauksessa särjistä ja ahvenista, mutta saaliskalojen koko ei kasvanut hauen koon myötä. Tutkimuksen kannalta oli harmillista, ettei vakaiden isotooppien avulla voitu tarkasti selvittää haukien pitkän ajan ravinnonkäyttöä, koska hauen mahdollisten saaliskohteiden isotooppiarvot eivät eronneet toisistaan riittävästi. Lisäksi isotooppituloksissa todennäköisesti ylikorostui pohjaeläinten tärkeys ≥ 30 cm haukien käyttämässä ravinnossa. Syynä oli mahdollisesti aiempiin tutkimuksiin perustunut, mutta liian suureksi arvioitu $\delta^{15}\text{N}$ arvojen rikastuminen siirryttäessä ravintoverkossa ylöspäin. Isotooppitulokset saattoivat kuitenkin samalla ilmentää pohjaeläinravinnon lisäksi muillakin $\delta^{15}\text{N}$ arvoiltaan matalilla ravintokohteilla, kuten mahanäytteistä muutaman kerran löydettyillä sammakoilla olleen tärkeä merkitys haukien ravinnonkäytössä.

Yksilöllisiä eroja haukien kasvunopeuksissa ei pystytty selittämään käytetyn ravinnon perusteella. Kasvun kannalta tärkeiden suurien saaliskalojen vähyys tutkimusjärvissä näkyi suurimpien (≥ 50 cm) haukien ravinnon monipuolistumisena,

hitaana tai lähes pysähtyneenä kasvuna ja monilla yksilöillä myös huonona kuntona. Suurimmat hauet olivat trofiatason perusteella tutkimusjärvien ravintoverkon huipulla, vaikka todellisuudessa korkeammat arvot olivat ainakin osittain seurausta haukien huonosta kunnosta, minkä tiedetään isotooppitutkimuksissa vaikuttavan trofiatason suuruuteen.

Haukien evänäytteitä voitiin luotettavasti käyttää isotooppianalyyseissä lihasnäytteiden kanssa, mutta erityisesti evän $\delta^{13}\text{C}$ arvot täytyi korjata korjauskertoimen avulla vastaamaan lihaksen arvoja. Lisäksi havaittiin, että happohuuhtelemalla evänäytteet pystyttiin parantamaan lihas- ja evänäytteiden välistä isotooppiarvojen korrelaatiota. Jatkossa haukia käsittelevissä isotooppitutkimuksissa voitaisiin siirtyä evänäytteiden käyttöön, jolloin näytehaukia ei tarvitsisi tappaa tutkimusta varten. Lisäksi evänäytteet mahdollistaisivat saman yksilön ravinnonkäytön seuraamisen toistuvasti, sillä evät regeneroituvat yleensä täysin noin kolmen kuukauden kuluessa eväleikkauksesta.

KIITOKSET

Haluan ensiksi kiittää ohjaajaani Mikko Olinia sinnikkäistä ja kannustavista kommentteista. Kiitos kuuluu myös toiselle ohjaajalleni Roger Jonesille, vaikka valitsemani kirjoituskieli tekikin ohjaustyöstä haastavaa. Suuri kiitos kuuluu Antti Elorannalle, joka minut käytännössä perehdytti isotooppitutkimuksen pariin ja on antanut arvokkaita kommentteja työni sisältöön ja muotoiluun. Kiitän myös Jari Syvärantaa kommentteista työni viimeistelyvaiheessa. Jarkko Mäntyselle puolestaan kiitos avusta luunäytteiden lajintunnistuksessa. Kiitän lisäksi koko KESKALA-hankkeen porukkaa, jotka ovat olleet edesauttamassa aineistoni keruuta sen useissa eri vaiheissa. Tutkielmani rahoittamisesta kiitän KESKALA-hankkeen päärahoittajaa Bergsrådet Bror Serlachius Stiftelse -säätiötä ja OLVI-säätiötä. Lopuksi kiitän perhettäni ja muuta lähipiiriäni kannustuksesta hieman venyneen kirjoitustyöni aikana.

KIRJALLISUUS

- Arrington D.A., Winemiller K.O., Loftus W.F. & Akin S. 2002. How often do fishes “run on empty”? *Ecology* 83: 2145- -2151.
- Beaudoin C.P., Tonn W.M., Prepas E.E. & Wassenaar L.I. 1999. Individual specialization and trophic adaptability of northern pike (*Esox Lucius*): an isotope and dietary analysis. *Oecologia* 120: 386- -396.
- Boecklen W.J., Yarnes C.T., Cook B.A. & James A.C. 2011. On the use of stable isotopes in trophic ecology. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 42: 411- -440.
- Bry C. 1996. Role of vegetation in the life cycle of pike. Teoksessa: Craig J.F. (toim.), *Pike- Biology and exploitation*. Chapman & Hall, London.
- Cabana G. & Rasmussen J.B. 1996. Comparison of aquatic food chains using nitrogen isotopes. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 93: 10844- -10847.
- Chapman L.J., Mackay W.C. & Wilkinson C.W. 1989. Feeding flexibility in northern pike (*Esox Lucius*): fish versus invertebrate prey. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 46: 666- -669.
- Craig J.F. 1996. Population dynamics, predation and role in the community. Teoksessa: Craig J.F. (toim.), *Pike- Biology and exploitation*. Chapman & Hall, London.
- Craig J.F. 2008. A short review of pike ecology. *Hydrobiologia* 601: 5- -16.
- Deinhardt M. & Saari O. 2010. Ahvenen ja särjen ravintokilpailu vedenvärieltään erilaisissa järvissä. Teoksessa: Kahilainen K. & Vinni M. (toim.), 86166- *Kalataloustieteen erikoiskurssi (KALAT 27) - Kalojen ravinnonkäyttö (6 op)*, Helsingin yliopisto.

- Diana J.S. 1979. The feeding pattern and daily ration of a top carnivore, the northern pike (*Esox Lucius*). *Can. J. Zool.* 57: 2121- -2127.
- Diana J.S. 1996. Energetics. Teoksessa: Craig J.F. (toim.), *Pike- Biology and exploitation*. Chapman & Hall, London.
- Dietrich J.P. & Cunjak R.A. 2006. Evaluation of the impacts of carling tags, fin clips, and panjet tattoos on juvenile atlantic salmon. *N. Am. J. Fish. Managem.* 26: 163- -169.
- Eloranta A. 2007. *Dependence of Arctic char (Salvelinus alpinus L.) on littoral and pelagic energy sources in a subarctic lake, Saanajärvi*. Pro Gradu –tutkielma, Jyväskylän yliopisto, Bio- ja ympäristötieteiden laitos, Hydrobiologia ja limnologia.
- Fincel M.J., Vandehey J.A. & Chipps S.R. 2012. Non-lethal sampling of walleye for stable isotope analysis: a comparison of three tissues. *Fisheries Management and Ecology* 19: 283- -292.
- Frost W.E. 1954. The food of pike, *Esox Lucius* L., in Windermere. *Journal of Animal Ecology* 23: 339- -360.
- Fry B. 2006. *Stable Isotope Ecology*. Springer, New York.
- Gannes L.Z., del Rio C.M. & Koch P. 1998. Natural abundance variations in stable isotopes and their potential uses in animal physiological ecology. *Comp. Biochem. Physiol.* 3: 725- -737.
- Gaye-Siessegger J., Focken U., Abel Hj. & Becker K. 2007. Starvation and low feeding levels result in an enrichment of ^{13}C lipids and ^{15}N protein of Nile tilapia *Oreochromis niloticus* L. *J. Fish Biol.* 71: 90- -100.
- Gillen A.L., Stein R.A. & Carline R.F. 1981. Predation by pellet-reared tiger muskellunge on minnows and bluegills in experimental system. *Trans. Amer. Fish. Soc.* 110: 197- -209.
- Hanisch J.R., Tonn W.T., Paszkowski C.A. & Scrimgeour G.J. 2010. $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ signatures in muscle and fin tissues: nonlethal sampling for stable isotope analysis of salmonids. *N. Am. J. Fish. Managem.* 30: 1- -11.
- Hart P. & Hamrin S.F. 1988. Pike as selective predator. Effects of prey size, availability, cover and pike jaw dimensions. *OIKOS* 51: 220- -226.
- Hesslein R.H., Hallard K.A. & Ramlal P. 1993. Replacement of sulfur, carbon, and nitrogen in tissue of growing broad whitefish (*Coregonus nasus*) in response to a change in diet traced by $\delta^{34}\text{S}$, $\delta^{13}\text{C}$, and $\delta^{15}\text{N}$. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 50: 2071- -2076.
- Hyslop E.J. 1980. Stomach contents analysis – a review of methods and their application. *J. Fish Biol.* 17: 411- -429.
- Jardine T.D., Gray M.A., McWilliam S.M. & Cunjak R.A. 2005. Stable isotope variability in tissues of temperate stream fishes. *Trans. Amer. Fish. Soc.* 134: 1103- -1110.
- Jardine T.D., Hunt R.J., Pusey B.J. & Bunn S.E. 2011. A non-lethal sampling method for stable carbon and nitrogen isotope studies of tropical fishes. *Marine and Freshwater Research* 62: 83- -90.
- Karlsson J. & Byström P. 2005. Littoral energy mobilization dominates energy supply for top consumers in subarctic lakes. *Limnol. Oceanogr.* 50: 538- -543.
- Kelly M.H., Hagar W.G., Jardine T.D. & Cunjak R.A. 2006. Nonlethal sampling of sunfish and slimy sculpin for stable isotope analysis: how scale and fin tissue compare with muscle tissue. *N. Am. J. Fish. Managem.* 26: 921- -925.
- Lappalainen J., Vinni M. & Malinen T. 2009. *Loppuraportti projektista ”Petokalojen palauttaminen järvien kunnostusmenetelmänä – Esimerkinä Sipoon Savijärvi”*. Helsingin yliopisto.
- Mann R.H.K. 1982. The annual food consumption and prey preferences of pike (*Esox Lucius*) in the River Frome, Dorset. *J. Anim. Ecol.* 51: 81- -95.

- Mateo M.A., Serrano O., Serrano L. & Michener R.H. 2008. Effects of sample preparation on stable isotope ratios of carbon and nitrogen in marine invertebrates: implications for food web studies using stable isotopes. *Oecologia* 157: 105- 115.
- Matthews B. & Mazumder A. 2003. Compositional and interlake variability of zooplankton affect baseline stable isotope signatures. *Limnol. Oceanogr.* 48: 1977- 1987.
- McCutchan Jr J.H., Lewis Jr W.M., Kendall C. & Mcgrath C.C. 2003. Variation in trophic shift for stable isotope ratios of carbon, nitrogen, and sulphur. *OIKOS* 102: 378- 390.
- Mittelbach G.G. & Persson L. 1998. The ontogeny of piscivory and its ecological consequences. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 55: 1454- 1465.
- Nilsson P.A. & Brönmark C. 2000. Prey vulnerability to a gape-size limited predator: behavioural and morphological impacts on northern pike piscivory. *OIKOS* 88: 539- 546.
- Olin M., Rask M., Ruuhijärvi J., Kurkilahti M., Ala-Opas P. & Ylönen O. 2002: Fish community structure in mesotrophic and eutrophic lakes of southern Finland: the relative abundances of percids and cyprinids along a trophic gradient. *J. Fish Biol.* 60: 593- 612.
- Olin M., Estlander S., Karhunen T., Lösönen M., Saari O., Tiainen J., Lehtonen H. & Vinni M. 2011. *Kestävän kalastuksen periaate kalakantojen hoidossa (KESKALA) -hankkeen toimintakertomus vuodelta 2010*. Helsingin yliopisto, Ympäristötieteiden laitos, saatavilla <http://www.helsinki.fi/keskala/julkaisut/Toimintakertomus2010.pdf>.
- Overman N.C. & Parrish D.L. 2001. Stable isotope composition of walleye: ^{15}N accumulation with age and area-specific differences in $\delta^{13}\text{C}$. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 58: 1253- 1260.
- Paradis Y., Bertolo A. & Magnan P. 2008. What do empty stomachs of northern pike (*Esox lucius*) reveal? Insights from carbon ($\delta^{13}\text{C}$) and nitrogen ($\delta^{15}\text{N}$) stable isotopes. *Environ. Biol. Fish.* 83: 441- 448.
- 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.
- Perga M.E. & Gerdeaux D. 2003. Using the $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ of whitefish scales for retrospective ecological studies: changes in isotope signatures during the restoration of Lake Geneva, 1980–2001. *J. Fish Biol.* 63: 1197- 1207.
- Perga M.E. & Gerdeaux D. 2005. "Are fish what they eat" all year round? *Oecologia* 144: 598- 606.
- Peterson B.J. & Fry B. 1987. Stable isotopes in ecosystem studies. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 18: 293- 320.
- Pinnegar J.K. & Polunin N.V.C. 1999. Differential fractionation of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ among fish tissues: implications for the study of trophic interactions. *Functional Ecology* 13: 225- 231.
- Post D.M. 2002. Using stable isotopes to estimate trophic position: models methods and assumptions. *Ecology* 83: 703- 718.
- Raitaniemi J., Nyberg K. & Torvi I. 2000. *Kalojen iän ja kasvun määrittäminen. Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitos, Helsinki.*
- Sammons S.M., Scalet C.G. & Neumann R.M. 1994. Seasonal and size-related changes in the diet of northern pike from a shallow Prairie lake. *Journal of Freshwater Ecology* 9: 321- 329.
- Sanderson B.L., Tran C.D., Coe H.J., Pelekis V., Steel A. & Reichert W.L. 2009. Nonlethal sampling of fish caudal fins yields valuable stable isotope data for threatened and endangered fishes. *Trans. Amer. Fish. Soc.* 138: 1166- 1177.
- Suzuki K.W., Kasai A., Nakayama K. & Tanaka M. 2005. Differential isotopic enrichment and half-life among tissues in Japanese temperate bass (*Lateolabrax japonicus*) juveniles: implications for analyzing migration. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 62: 671- 678.

- Syväranta J. 2004. *Testing the link between mercury accumulation and increasing trophic position in lake pike (Esox lucius L.)*. Pro Gradu –tutkielma, Jyväskylän yliopisto, Bio- ja ympäristötieteiden laitos, Limnologia ja hydrobiologia.
- Syväranta J., Vesala S., Rask M., Ruuhijärvi J. & Jones R.I. 2008. Evaluating the utility of stable isotope analysis of archived freshwater sample materials. *Hydrobiologia* 600: 121- -130.
- Syväranta J., Cucherousset J., Kopp D., Crivelli A., Céréghino R. & Santoul F. 2010. Dietary breadth and trophic position on introduced European catfish *Silurus glanis* in the River Tarn (Garonne River basin), southwest France. *Aquat. Biol.* 8: 137- -144.
- Taipale S. 2007. *Bacterial-mediated terrestrial carbon in the foodweb of humic lakes*. Väitöskirja, Jyväskylän yliopisto, Jyväskylä.
- Tiainen J. 2008. *Verkkokoekalastus ja merkintä-takaisinpyynti metsäjärvien kalakantojen ja kalayhteisön rakenteen arvioinnissa*. Pro Gradu –tutkielma, Jyväskylän yliopisto, Bio- ja ympäristötieteiden laitos, Kalabiologia ja kalatalous.
- Tiainen J. & Viitanen K. 2012. Otoliitin koko ja silmän halkaisija Iso-Mustajärven ahvenen (*Perca fluviatilis*) iän sekä pituuden selittäjänä. Teoksessa: Nyberg K. (toim.), *86121 Kalojen ikä ja kasvu (KALAT11)*, Helsingin yliopisto, s. 16- -37.
- Tonn W.M., Magnuson J.J., Rask M. & Toivonen J. 1990. Intercontinental comparison of small-lake fish assemblages: The balance between local and regional processes. *Am. Nat.* 136: 345- -375.
- Tyus H.M., Starnes W.C., Karp C.A. & Saunders III J.F. 1999. Effects of invasive tissue collection on rainbow trout, razorback sucker, and bonytail chub. *N. Am. J. Fish. Managem.* 19: 848- -855.
- Vander Zanden M.J., Cabana G. & Rasmussen J.B. 1997. Comparing trophic position of freshwater fish calculated using stable nitrogen isotope ratios ($\delta^{15}\text{N}$) and literature dietary data. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 54: 1142- -1158.
- Vander Zanden M.J. & Rasmussen J.B. 1999. Primary consumer $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ and the trophic position of aquatic consumers. *Ecology* 80: 1395- -1404.
- Vander Zanden M.J. & Vadeboncoeur Y. 2002. Fishes as integrators of benthic and pelagic food webs in lakes. *Ecology* 83: 2152- -2161.
- Venturelli P.A. & Tonn W.M. 2006. Diet and growth of northern pike in the absence of prey fishes: initial consequences for persisting in disturbance-prone lakes. *Trans. Amer. Fish. Soc.* 135: 1512- -1522.
- Vøllestad L.A., Skurdal J. & Qvenild T. 1986. Habitat use, growth, and feeding of pike (*Esox lucius* L.) in four Norwegian lakes. *Arch. Hydrobiol.* 108: 107- -117.
- Windell J.T. 1971. Food analysis and rate of digestion. Teoksessa: Ricker W.E. (toim.), *Methods for Assessment of Fish Production in Fresh Waters*, Blackwell, Oxford, s. 197- -203.

LIITTEET

Liite 1. Keväällä (kev) ja kesällä (kes) 2009 isotooppianalyysejä varten pyydettyjen ahvennäytteiden lukumäärät pituusluokittain ja tutkimusjärvittäin

Järvi	Pituusluokka (cm)												yhteensä	
	< 8		8 - 9,9		10 - 11,9		12 - 14,9		15 - 19,9		≥ 20			
	kev	kes	kev	kes	kev	kes	kev	kes	kev	kes	kev	kes	kev	kes
Haarajärvi	5	6	5	5	5	5	5	5	9	5	4	9	33	35
Haukijärvi	-	2	5	1	5	5	5	5	4	4	-	0	19	17
Hokajärvi	-	2	5	5	5	5	5	5	11	10	2	7	28	34
Majajärvi	-	5	5	5	5	5	5	5	5	7	3	6	23	33
Yhteensä	5	15	20	16	20	20	20	20	29	26	9	22	103	119

Liite 2. Keväällä (kev) ja kesällä (kes) 2009 isotooppianalyysejä varten pyydettyjen särkinäytteiden lukumäärät pituusluokittain ja tutkimusjärvittäin

Järvi	Pituusluokka (cm)												yhteensä	
	< 8		8 - 9,9		10 - 11,9		12 - 14,9		15 - 19,9		≥ 20			
	kev	kes	kev	kes	kev	kes	kev	kes	kev	kes	kev	kes	kev	kes
Haarajärvi	-	5	4	5	5	5	5	5	5	5	5	5	24	30
Haukijärvi	-		5	5	5	5	5	5	5	7	1		21	22
Hokajärvi	-	5	5	5	5	5	5	5	5	5	6		26	25
Majajärvi	-		-	2	5	2	9	5	6	5	5	5	25	19
Yhteensä	0	10	14	17	20	17	24	20	21	22	17	10	96	96

