

# Vesijärven ulapan kalayhteisö vuosina 2009-2023

Tommi Malinen<sup>1,2</sup>

Mika Vinni<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Helsingin yliopisto, Lammin biologinen asema

<sup>2</sup>KVVY Tutkimus Oy, Tampere

<sup>3</sup>Helsingin yliopisto, Ekosysteemit ja ympäristö –koulutusohjelma



*Vesijärven kaikuluotaus ja koetroolaus päästiin tekemään ihanteellisissa oloissa kesäkuussa lopussa 2023.*

*Kuva: Mika Vinni*

## 1. Johdanto

Vesijärven Enonselän kalaston seuranta alkoi jo yli 30 vuotta sitten biomanipulaatiohankkeen yhteydessä. Pahoin rehevöityneen Enonselän kunnostaminen tehotroolauksella alkoi vuonna 1989 ja kesti noin viisi vuotta. Tehokalastusvaiheen aikana kalakantojen kehitystä tutkittiin useilla menetelmillä, mm. populaatioanalyysillä ja kaikuluotauksella (Horppila & Peltonen 1994, Jurvelius & Sammalkorpi 1995, Horppila ym. 1996, Malinen & Peltonen 1996). Seuranta jatkui muutamia vuosia tehotroolauksen päättymisen jälkeen ja kalakanta-arviot osoittivat kiistatta, että ulapan särkikalaja kuorebiomassaa oli saatu tuntuvasti vähennettyä (Peltonen ym. 1999a ja b). Samaan aikaan oli onnistuttu palauttamaan Vesijärvelle luontaisesti lisääntyvä kuhakanta (Ruuhijärvi ym. 2005), minkä arveltiin estävän ulapan kalabiomassan kasvua. 1990-loppupuoliskolla Enonselän tila pysyikin useita vuosia parempana kuin aikaisemmin. Vesi oli kirkkaampaa eikä sinilevien massaesiintymiä havaittu (mm. Salonen 2023). Myös ulapan kalaston tila oli hyvä; särkikalat pysyivät loitolla ja joi-nakin vuosina jopa syntyi voimakkaita muikkuvuosiluokkia (Lehtonen ym. 1997).

2000-luvun ensimmäisellä vuosikymmenellä Enonselän kalastoa seurattiin vuosittaisilla verkko-koekalastuksella (Ruuhijärvi ym. 2005) sekä kaikuluotauksilla ja koetroolauksilla vuosina 2002-2006 (Malinen ym. 2008). Vaikka särkikalat eivät runsastuneet ulapalla, järven tila alkoi vähitellen kehittyä huonompaan suuntaan. Ajoittaiset sinilevien massaesiintymät palasivat ja alusveden kesäaikainen vähähappisuus yleistyi. Tämä johtikin lämpimänä kesänä 2002 kuorekannan romahtamiseen (Ruuhijärvi ym. 2005). Happiongelmiin poistamiseksi aloitettiin vuonna 2010 laajamittainen alusveden hapetuskokeilu. Koska hapetuksen oletettiin aiheuttavan hyvin monenlaisia vaikutuksia järvessä, hankkeen vaikutuksia seurattiin monipuolisilla tutkimuksilla (esim. Salonen ym. 2020). Verkko-koekalastusten tueksi aloitettiin jälleen ulapan kaikuluotaukset ja koetroolaukset hapetusta edeltävänä kesänä 2009.

Veden sekoittamisen pelättiin vaikuttavan haitallisesti viileätä vettä vaativiin kaloihin (kuore, muikku, siika), joista etenkin kuoreella tiedettiin olevan tärkeä rooli Enonselän ulapan ravintoverkossa (Peltonen ym. 1996, Ruuhijärvi ym. 2005, Malinen ym. 2008). Kuorekannan taantumisen pelättiin vapauttavan ulapan ravintoresursseja särkikalojen käyttöön ja johtavan niiden runsastumiseen ulapalla, millä olisi todennäköisesti haitallisia vaikutuksia järven tilaan (Horppila & Kairesalo 1990). Lisäksi kuoreen mahdollisen taantumisen pelättiin heikentävän petokalojen ravintotilannetta ja vaikuttavan negatiivisesti varsinkin kuhanpoikasten kasvuun ja eloonjääntiin. Toisaalta kuoreen tiedettiin syövän tehokkaasti suurikokoista äyriäiseläinplanktonia, joten suuri kuorekanta saattaisi heikentää eläinplanktoniyhteisön kykyä säädellä kasviplanktonia ja siten aiheuttaa tai voimistaa sinilevien massaesiintymiä. Tästä oli havaittu viitteitä myös Enonselällä, kun vuoden 2002 kuorekannan romahdusta seurasi vesikirppujen keskikoon kasvu (Nykänen ym. 2010).

Ulapan kalastoseurannan päämääränä oli selvittää kalaston kehitystä kaikuluotauksen ja koetroolauksen perusteella. Aineistosta laskettiin lajikohtaiset tiheys- ja biomassaestimaatit sekä selvitettiin lisäksi ulapalla esiintyvien kalalajien vuorovaikutuksia. Tässä raportissa keskitytään vuodesta 2009 alkaneiden, lähes vuosittaisten kaikuluotauksen ja koetroolauksen tuloksiin. Viimeisimmän tutkimusvuoden (2023) tulokset esitetään hieman yksityiskohtaisemmin. Aineiston perusteella hahmotellaan Enonselän ulapan kalaston kehitystä hapetuskokeilun aikaisina vuosina (2009-2017) ja sen jälkeen (2018-2023).

## 2. Aineisto ja menetelmät

Vuosina 2009-2023 kaikuluotaus ja koetroolaukset toteutettiin kahtena ajankohtana, kesäkerrostuneisuuden alussa ja loppupuolella. Kaikkina ajankohtina Enonselän yli 6 m syvä alue kaikuluodattiin päiväsaikaan samoja, etelä-pohjoinen -suuntaisia linjoja pitkin (ks. kuva 7). Linjoja oli 12 ja ne sijaitsivat 500 m välein. Kaikuluotaukset tehtiin SIMRAD EY-500 -tutkimuskaikuluotaimella, joka oli varustettu lohkokeilaisella ES120-7C -anturilla. Laitteiston lähettämän äänen taajuus on 120 kHz ja äänikeilan avautumiskulma 7° (-3 dB tasolle).

Kaikuluotausten kanssa tehtiin samanaikaisia koetroolauksia lajikoostumuksen, kokojakauman ja kaikuluotaimen pintakatvealueen kalamäärän selvittämiseksi. Lajikoostumuksen selvittämiseen tähtäävät vedot tehtiin runsaskalaisilla paikoilla, koska niiden lajijakaumalla on suurin vaikutus kaikuluotausarvioihin. Kunakin kaikuluotauspäivänä tehtiin 6-7 tällaista troolivettoa. Lisäksi tehtiin satunnaistetuilla paikoilla 1-2 troolivettoa 0-3 metrin syvyydellä kaikuluotaimen pintakatveen kalamäärän arvioimiseksi. Koetroolaukset toteutettiin Hannu Yläoutinen samalla troolilla, mitä Vesijärven kalatutkimuksissa on käytetty vuodesta 2003 lähtien. Troolin perän silmäharvuus on 3 mm, joten siihen jäävät varsin pienetkin kalat. Kunkin lajin vetokohtainen saalis punnittiin. Saaliin lajikohtaiset yksilömäärät laskettiin joko kaikista kaloista tai satunnaisotoksesta. Kalalajikohtaiset pituusjakaumat mitattiin millimetrin tarkkuudella. Kuoreiden kuntoa arvioitiin Fultonin kuntokertoimella (esim. Froese 2006).

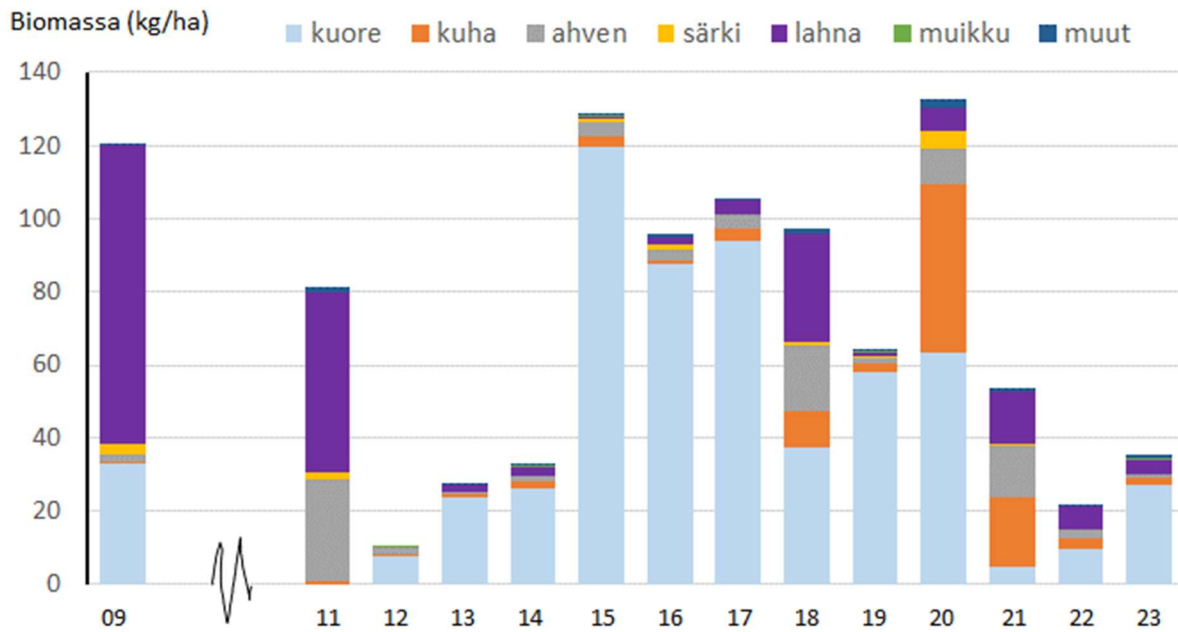
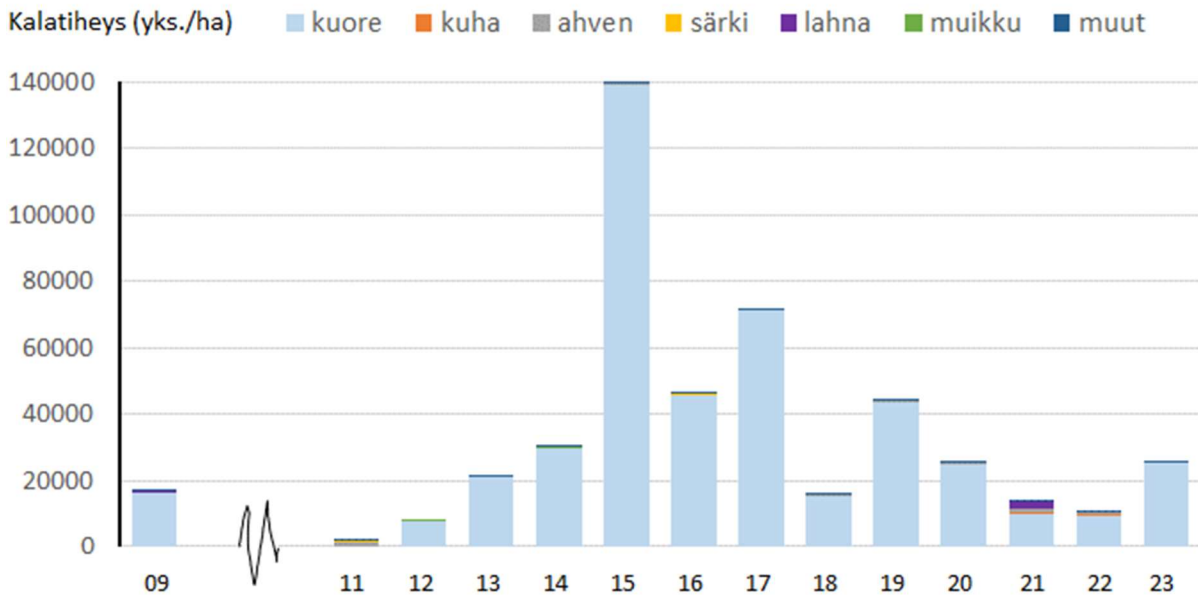
Kaikuluotausaineisto analysoitiin EP500- ja Excel -ohjelmilla. Analysointi aloitettiin 3 m syvyydeltä ja lopetettiin 0,5 m ennen pohjaa. Keskimääräinen kalatiheys ja -biomassa laskettiin käyttämällä otosyksikköinä kokonaisia kaikuluotauslinjoja. Linjojen kalatiheyden laskentamenetelmät on kuvattu tarkemmin raportissa Malinen ym. (2015). Koko tutkimusalueen keskimääräinen kalatiheys ja -biomassa sekä niiden varianssit laskettiin linjojen pituuksilla painotettuna keskiarvona (Shotton & Bazigos 1984). Arvioiden 95 % luottamusvälit laskettiin Poisson -jakaumaan perustuen (Jolly & Hampton 1990).

## 3. Tulokset

### 3.1 Kalatiheys, kalabiomassa ja lajijakauma vuonna 2023

Vuoden 2023 loppukesällä (22. elokuuta) Enonselän yli 6 m syvien ulappa-alueiden kalatiheys oli kaikuluotauksen ja koetroolauksen perusteella arvioituna n. 25 600 yks./ha (kuva 1). Arvion likimääräiset 95 %:n luottamusvälit olivat 10 800 - 46 700 yks./ha. Vastaava kalabiomassa-arvio oli 35,5 kg/ha (luottamusvälit 14,9 - 65,0 kg/ha). Kaikuluotaimen pintakatvealueen (0-3 m) kalamäärä oli koetroolauksen perusteella merkityksettömän pieni. Enonselän ulapan kalatiheys ja -biomassa vaikuttaisivat olevan hiljalleen palautumassa ennen hapetusjaksoa vallinneelle tasolle.

Arvioidusta kalatiheydestä oli kuoretta 99,6 %. Seuraavaksi runsaimpien lajien, ahvenen ja muikun osuudet yksilömäärästä olivat molemmilla n. 0,2 %. Kuhanpoikasia löytyi troolisaaliin joukosta vain muutamia. Kuore oli selvä valtalaji myös biomassaltaan. Kuorebiomassa-arvio oli 27,2 kg/ha eli n. 76 % kalabiomassasta. Toiseksi suurin biomassa oli lahnalla (4,1 kg/ha) ja kolmanneksi suurin kuhalla (1,8 kg/ha).



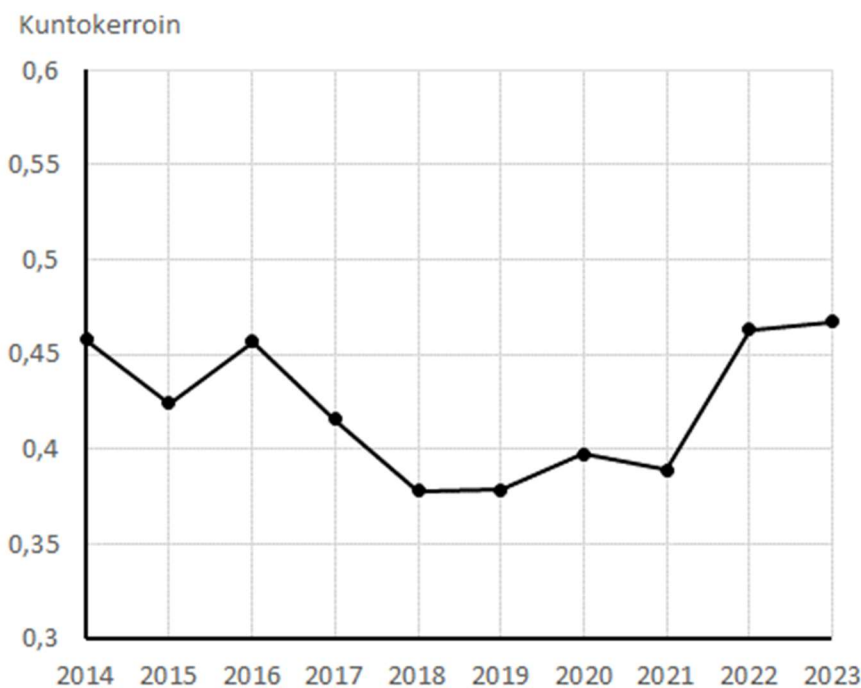
Kuva 1. Vesijärven Enonselän yli 6 m syvien alueiden kalatiheysarviot (yläkuva) ja kalabiomassa-arviot (alakuva) elokuun loppupuolella kaikuluotauksen ja koetroolauksen perusteella arvioituna.

Keskikesällä 2023 (28. kesäkuuta) saatiin troolilla aikaisempien vuosien tapaan pinnasta pieniä, pääosin 20-25 mm pituisia kuoreen- ja ahvenenpoikasia. Niiden runsautta ei kuitenkaan voida arvioida kaikuluotauksella ja koetroolauksella poikasten pienen koon ja pintaan painottuneen esiintymistä-

van takia. Kesäkuussa 2023 poikasia vaikutti olevan troolisaaliin perusteella varsin runsaasti. Poikasten esiintyminen ulottui myös syvempiin vesikerroksiin aiheuttaen häiriötä kaikuluotausten analysoinnille, minkä takia tässä raportissa ei esitetä tarkkoja kesäkuun tiheysarvioita. Kalatiheys ja biomassa olivat joka tapauksessa hyvin pieniä verrattuna elokuun 2022 tilanteeseen. Troolisaaliin perusteella yli 95 % kaloista oli kuoretta, lisäksi esiintyi jonkin verran ahventa ja vuonna 2023 syntyneitä muikunpoikasia. Särkikaloja ei ulapalla esiintynyt käytännössä lainkaan; troolilla saatiin ainoastaan yksi lahna. Troolisaaliin ja kaikuluotausten perusteella voidaan sanoa, että vuosiluokan 2022 kuoreiden kuolevuus oli ollut suurta.

### 3.2 Kuorekannan tila

Elokuussa 2023 kuorekannan lukumäärästä oli n. 99 % yksikesäisiä (0+) poikasia. Kannan biomassasta niiden osuus oli n. 94 %. Kuorekannan ikäjakauma oli yleisesti ottaen erikoinen, vaikkakaan ei aivan poikkeuksellinen Enonselälle. Vanhempien kuoreiden vähäinen määrä johtui vuoden 2021 hellekesästä, jolloin kuorekanta romahti murto-osaan alkuperäisestä. Elokuussa 2023 (22.8.) 0+ ikäisten kuoreiden keskipituus oli n. 59 mm ja keskipaino 1,0 g eli hieman keskimääräistä suuremmat. Samaten 0+ kuoreen kuntokerroin (0,47) oli keskimääräistä suurempi (kuva 2). Tämä kertoo siitä, että kuoreet olivat hyväkuntoisia eli niiden ravintovarot olivat hyvät – toisin sanoen suurikoista eläinplanktonia oli ollut runsaasti. Kuoreet olivatkin silminnähtävien hyväkuntoisia (kuva 3). 0+ -kuoreiden kuntokerroin on palautunut normaalille tasolle noin viisi vuotta kestäneen ”taantumman” jälkeen. Tämäkin viittaa siihen, että ylitiheiden kuorevuosiluokkien ja toisaalta hellekesien (2018 ja 2021) epäsuotuisten olosuhteiden vaikutukset ovat väistymässä.



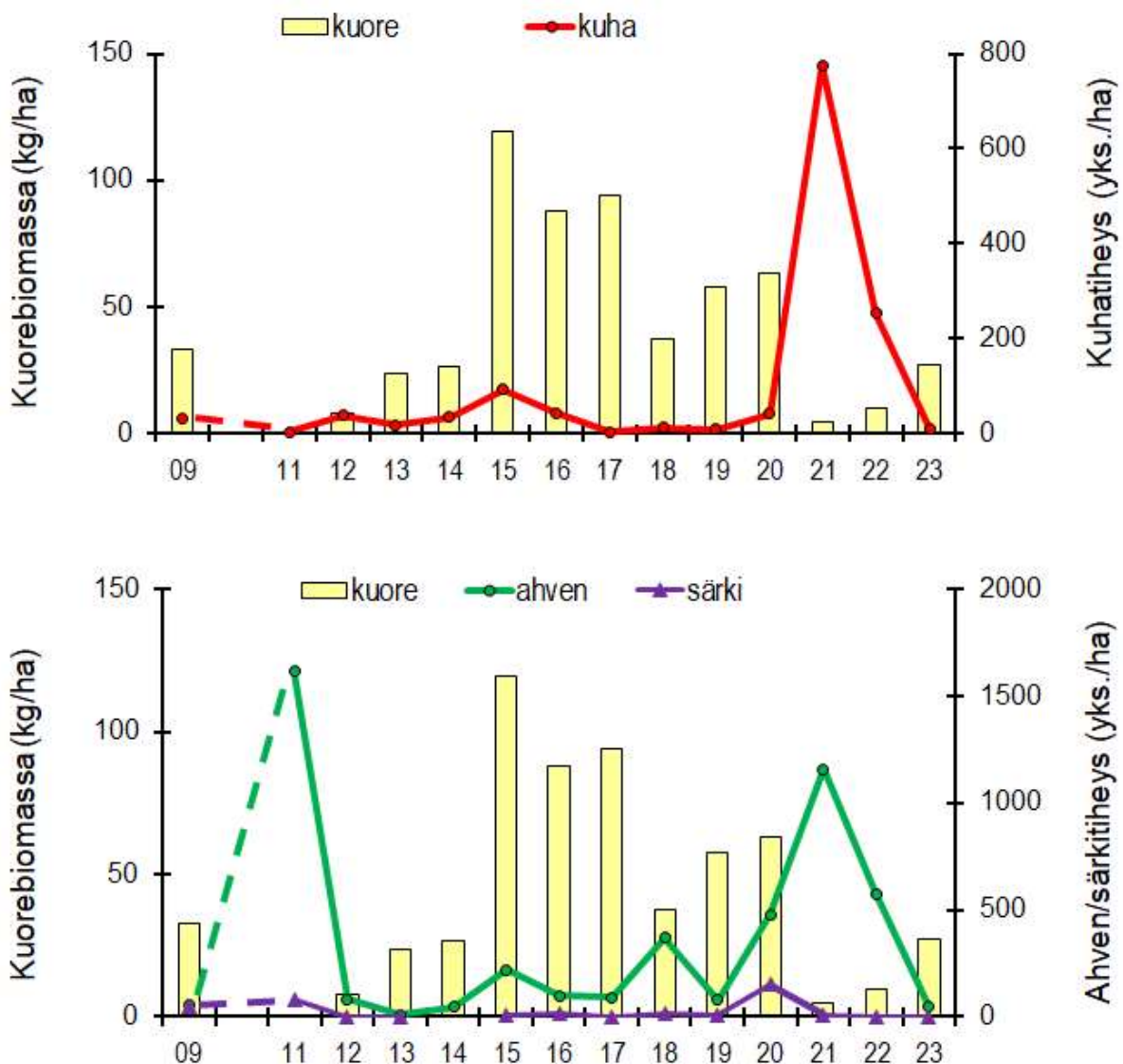
Kuva 2. 0+ -kuoreiden Fultonin kuntokerroin elokuun loppupuolella vuosina 2014-2023.



*Kuva 3. Enonselän silminnähdyn hyväkuntoisia 0+ -ikäisiä kuoreita troolisaaliissa elokuussa 2023.  
Kuva: Mika Vinni.*

### 3.3 Kuore ja muut lajit

Vuosien 2009-2023 aineisto viittaa siihen, että kuoreen vähentyessä ahvenkalojen määrä ulapalla kasvaa (kuva 4). Vuoden 2011 kuorekadon aikaan ulapan ahventiheys kasvoi ja vuoden 2021 kuorekadon aikaan sekä ahventiheys että kuhanpoikasten tiheydet kasvoivat. Kuorekannan palautuessa molempien ahvenkalojen tiheydet palautuivat nopeasti alhaisiksi. Sen sijaan särkitiheys ei ole koko seurantajakson aikana kasvanut kuorekadoista huolimatta. Myöskään muiden särkikaloiden tiheydet eivät ole kasvaneet, lukuun ottamatta pienten lahnojen runsastumista ulapalla elokuussa 2021. Tuolloin havaittiin ulapalla melko runsaasti 0+ -ikäisiä lahnanpoikasia (keskipituus n. 59 mm). Vuosina 2022 ja 2023 niitä ei enää esiintynyt.



Kuva 4. Enonselän ulappa-alueen kuhatiheyden (yläkuva) sekä ahven- ja särkitiheyden (alakuva) kehitys suhteessa kuorebiomassaan vuosien 2009-2023 elokuussa.

### 3.4 Kuhanpoikaset

Kesinä 2021 ja 2022 oli Enonselän ulapalla poikkeuksellisen runsaasti kuhanpoikasia. Elokuussa 2021 kuhatiheys oli n. 800 yks./ha ja elokuussa 2022 n. 230 yks./ha (kuva 4). Samaan aikaan vuonna 2023 kuhatiheys oli alle 10 yks./ha. Elokuussa 2021 kuhanpoikaset olivat poikkeuksellisen suuria; niiden keskipituus oli 83,3 mm ja keskipaino 3,9 g. Suuri osa kuhanpoikasista oli kalaravintoon siirtyneitä, jopa yli 100 mm pituisia yksilöitä. Vuosina 2022-23 keskipituus jäi 63-64 mm:iin ja keskipaino 1,7-1,8 grammaan.

### 3.5 Muikkukannan tila

Vuonna 2023 Enonselälle muikkukanta näytti hieman elpymisen merkkejä. Keskikesällä (28.6.) saatiin troolilla jonkin verran muikunpoikasiasia. Niiden keskipituus oli n. 62 mm. Vielä elokuussakin troolisaaliin joukossa oli yksikesäisiä muikkuja (keskipit. 108 mm, kuva 5). Muikkujen tiheysarvio oli elokuussa ainoastaan 45 yks./ha, mutta tämä saattaa olla aliarvio, koska osa tämänkokoisista muikuista varmasti pystyy välttämään melko hitaasti liikkuvan troolin. Muikut olivat kasvaneet hyvää vauhtia, kuten aiemminkin Vesijärvellä. Vaikka Enonselän muikun emokanta on pieni, saattaa muikku kuitenkin suuren lisääntymispotentiaalinsa ansiosta tuottaa runsaita vuosiluokkia, mikäli ympäristöolosuhteet ovat otolliset. Toisaalta mahdolliset kesäaikaiset happikadot johtavat myös muikkukannan romahtamiseen.



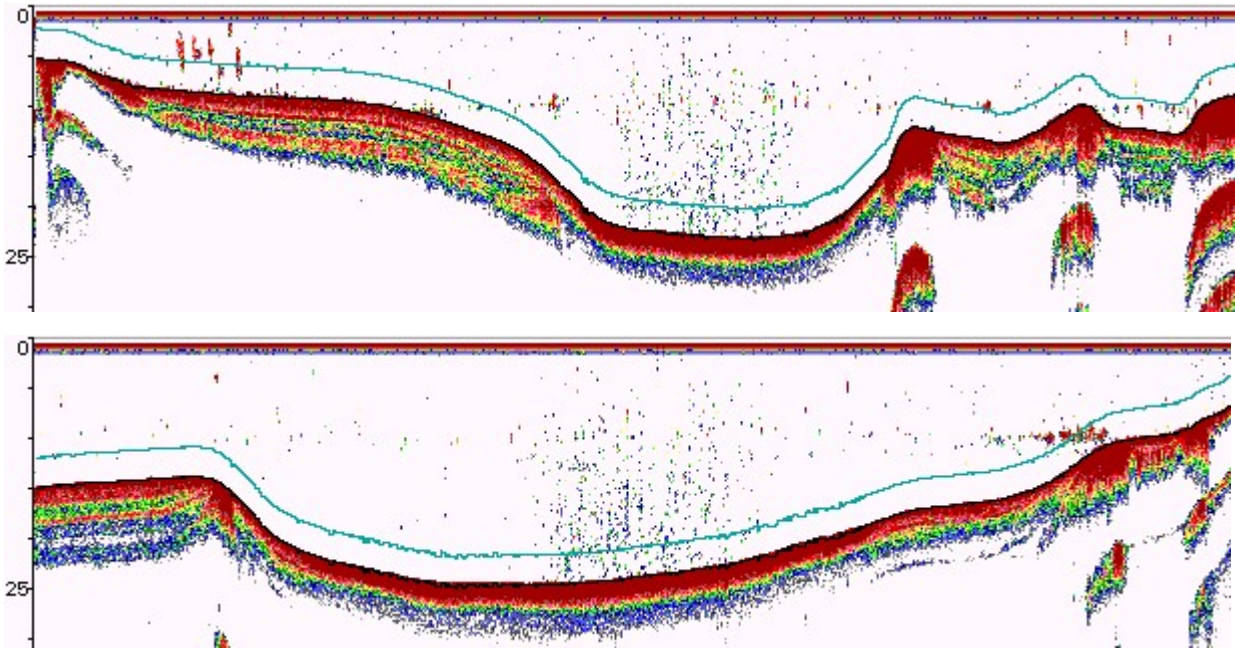
*Kuva 5. Enonselän hyvin kasvaneita yksikesäisiä muikkuja troolisaaliista 22.8.2023. Kuva: Miika Vinni.*

### 3.6 Muuta kaikuluotauksen kertomaa

Vuoden 2023 kaikuluotauksissa tehtiin kiinnostava havainto metaanikuplien esiintymisestä. Aikaisemmin metaanikuplia on esiintynyt silloin tällöin ja melko vähäisiä määriä tietyltä syvyydeltä alkaen. Elokuussa 2023 metaanikuplia kuitenkin esiintyi runsaasti mutta hyvin rajatulla alueella (kuvat 6 ja 7). Metaanikuplat näkyvät Enonselän syvänteen kaikuluotauksuvassa verhomaisena esiintymänä, joka alkaa n. 22 m syvyydellä. ”Kuplaverho” jatkui pohjasta lähes pintaan asti. Syvänteen pohjoispuolella kuplia ei kuitenkaan esiintynyt. Kuplia ei havaittu lainkaan Lankiluodon syvänteellä. Ilmiön esiintyminen rajatulla alueella saattaa liittyä esimerkiksi pohjan laatuun. Toisaalta tuntuu oudolta,



ettei vastaava ole havaittu aikaisemmin. Tuskin pohjan laadussa on kuitenkaan tapahtunut nopeita muutoksia. Se, että metaanikuplia ylipäättään esiintyy, liittyy pohjan hapettomuuteen. Tutkimuspäivänä 22.8.2023 ainakin alusveden happi oli vähissä. Kalojen esiintyminen rajautui ylimpään 12 metriin ja metaanikuplien esiintymissyvyvyydellä (> 22 m) happipitoisuus oli alle 0,1 mg/l.

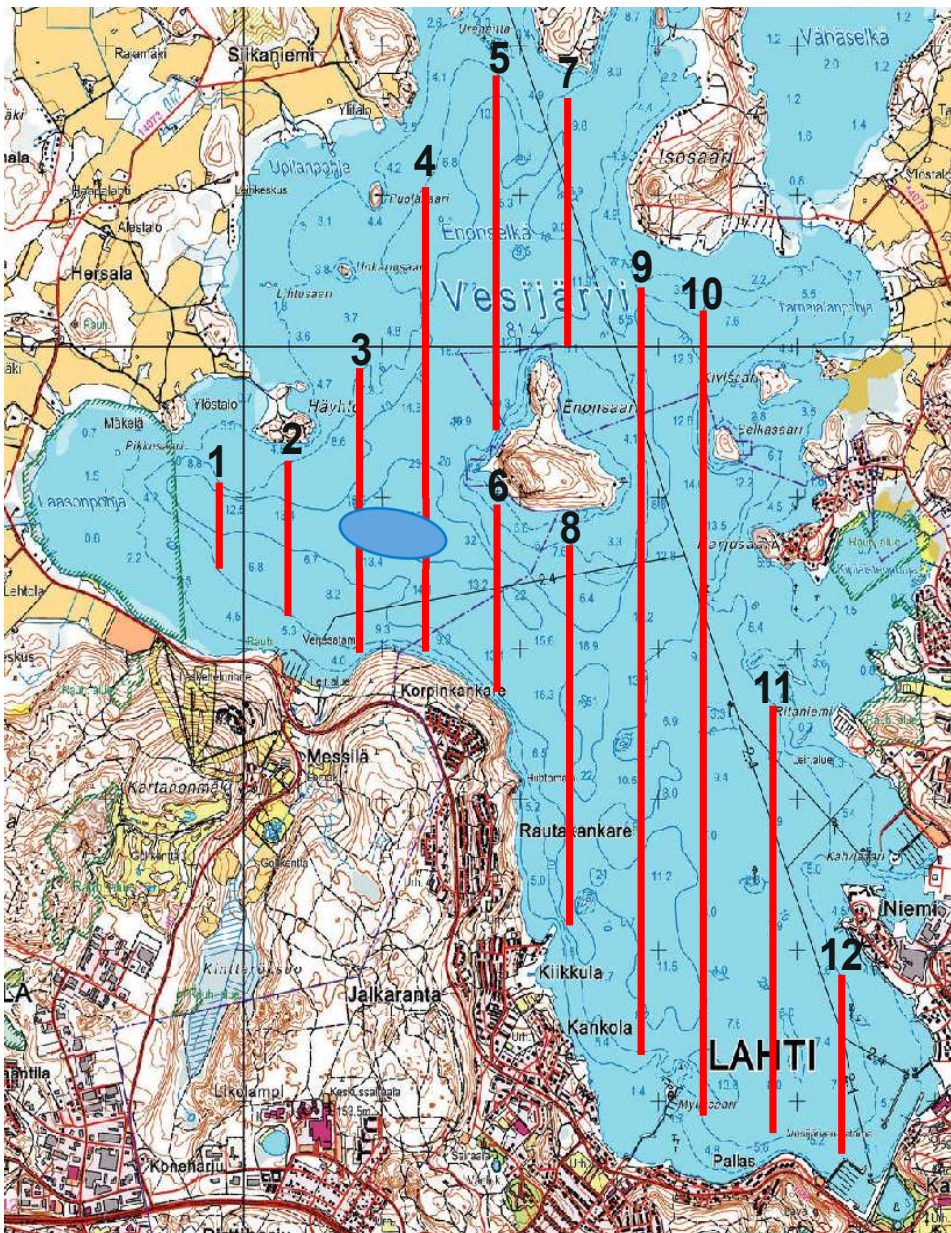


Kuva 6. Kaikuluotaukset linjalla 3 (ajettu pohjoisesta etelään) ja 4 (etelästä pohjoiseen) Enonselältä 22.8.2023. Metaanikuplat näkyvät verhomaisena esiintymänä, joka ulottuu pohjasta lähes pintaan asti. Linjojen sijainti on esitetty kuvassa 7.

#### 4. Tulosten tarkastelu

Vuoden 2023 kaikuluotaukset ja koetroolaukset vahvistivat, että Enonselän ulapan kalayhteisö on hiljalleen kehittymässä normaalimpaan suuntaan ja hellekesän 2021 aiheuttamat suuret muutokset ovat väistymässä. Vaikuttaa myös todennäköiseltä, ettei kuorekanta ei ole kehittymässä ylitieheksi, jolloin se voisi heikentää eläinplanktonyhteisön kykyyn säädellä kasviplanktonia.

Hapetusjakson (2010-2017) arveltiin aiheuttavan monenlaisia muutoksia kalayhteisössä. Enonselän kuorekanta romahtikin heti ensimmäisenä hapetuskesänä 2010. Pian kuorekanta alkoi kuitenkin elpyä. Yllättäen kannan kasvu ei pysähtynytkään aikaisemmin vallinneelle tasolle, vaan jo vuonna 2015 kuorekanta oli kasvanut moninkertaiseksi aikaisempaan verrattuna. Samalla kuorekannan ikärakenne vinoutui ja yksikesäiset poikaset muodostivat yli 90 % kannasta (Ruuhijärvi ym. 2020). Pian kuorekannasta tuli ylitieheä ravintoresursseihin nähden ja kalat laihtuivat. Ylitieheä kuorekanta johti myös vesikirppujen koon pienenemiseen ja todennäköisesti heikensi eläinplanktonin kykyä säädellä kasviplanktonin runsautta (Kuoppamäki 2022). Päätelmänä hapetusjaksosta voidaan todeta, että sekoitushapetus voimisti ulapan ravintoverkon rakenteen ja toiminnan vuotuista vaihtelua. Lämpiminä kesinä kuorekanta taantui, mikä johti todella alhaiseen kalatiheyteen ulapalla mutta viileiden kesien seurauksena kuorekanta kasvoi paljon luontaista suuremmaksi. Enonselän ulapan ravintoverkon toiminta muuttui entistä arvaamattommaksi.



Kuva 7. Enonselän kaikuluotauslinjojen sijainti. Metaanikuplien esiintymisalue (22.8.2023) on merkitty ellipsillä.

Hapetusjakson jälkeen kuorekanta on alkanut hiljalleen palautua aikaisemman kaltaiseksi. Hellekesät 2018 ja 2021 ovat aiheuttaneet kannan äkillisen vähenemisen, mutta niiden vaikutus on jäänyt lyhytaikaiseksi. Vuoden 2021 romahdus oli voimakkaampi, ja silloin myös havaittiin lokiin syövän veden pinnalle nousseita, kuolleita kuoreita. Seuraavana keväänä kuoreen emokanta oli niin pieni, ettei se vielä pystynyt muodostamaan runsasta vuosiluokkaa. Vuosiluokka 2023 oli kuitenkin jo varsin runsas.

Enonselän kuorekannan romahtamiset ovat edelleen mahdollisia. Hellekesinä kuoreelle liian lämpimän alusveden alaraja saattaa ulottua vähähappisen vesikerroksen ylärajalle asti, jolloin kuoreille ei jää lainkaan elinkelvollista vesikerrosta. Seuranta-aineiston perusteella kuorekanta kyllä toipuu varsin nopeasti yhdestä hellekesästä, eikä sellainen aiheuta pysyvämpiä muutoksia kalaston lajisuhteisiin. Mutta siitä ei ole vielä tietoa, mitä tapahtuisi useamman peräkkäisen hellekesän tapauksessa.

Ydinkysymys on se, että mikä tai mitkä lajit hyötyvät kuorekannan romahtamisen myötä vapautuneista ravintoresursseista. Seuranta-aineisto viittaa siihen, että nykytilanteessa hyötyjiä ovat ensisijaisesti pienet ahvenet ja kuhanpoikaset. Ulpaan kuhanpoikasten määrä ja suuri kesällä 2021 olivat aivan poikkeuksellisia Vesijärvelle. Vastaavaa ei ole havaittu kertaakaan seurantavuosina (1993-1997, 2002-2006, 2009, 2011-2023). Epäilemättä kuorekannan romahtamisen jälkeen eläinplanktonia riittää paremmin kuhanpoikasille, mutta tässä tapauksessa ilmiöllä voi olla myös toinen selitys: olivatko lämpimän kesän ansiosta hyvän startin saaneet kuhanpoikaset herkuttelemassa lämpötilasta kärsivillä, kuolemassa olevilla kuoreenpoikasilla?

Sitä voidaan pitää positiivisena asiana, etteivät särkikalat ole runsastuneet kuorekatojen seurauksena. Kuoreen korvautuminen esimerkiksi särjellä olisi todennäköisesti järven tilan kannalta paljon haitallisempi vaihtoehto (esim. Ruuhijärvi ym. 2020). Ulpaan särkitiheys on pysynyt koko ajan alhaisena, eivätkä muutkaan särkikalat ole runsastuneet merkittävästi. Vuosittainen hoitokalastus on pitänyt särkikalakannat riittävän pieninä ja lisäksi Enonselän hyvät kuha- ja ahvenkannat varmasti osaltaan estävät särkikalojen vaeltamista ulapalle. Näin ollen paluu 1980-luvulla vallinneeseen tilanteeseen, jolloin ulpaa särkibiomassa oli suuri, vaikuttaa hyvin epätodennäköiseltä.

Kuoretiheyden ja ahvenkalojen suhde on kuitenkin monimutkainen. Seuranta-aineiston perusteella näyttää siltä, että ahvenkalojen poikaset hyötyvät kuoreelta vapautuneista eläinplanktonresursseista. Mutta suurempien kuhien ja ahventen kannalta tilanne on aivan toinen. Kuore on niiden tärkeä ravintokala. Kuhat ja ahvenet pystyvät toki siirtymään hyödyntämään muita ravintokaloja, mutta Enonselän laajan ulappa-alueen kuorekannan täytyy olla hyvin merkittävässä roolissa niiden ravinnossa. Näin ollen vaikuttaa selvältä, että hiemankin pidempään kestävä kuorekato vaikuttaa kuhan ja ahvenen kasvunopeuteen ja niiden kantojen tuotantoon.

Ennustuksena voidaan esittää, että alati vaihtelevat ympäristöolosuhteet tulevat aiheuttamaan jatkossakin muutoksia Enonselän kalayhteisöön. Kalasto tuskin tulee lähivuosikymmeninä saavuttamaan minkäänlaista tasapainotilaa. Vähintäänkin silloin tällöin toteutuvat hellekesät tulevat aiheuttamaan kuorekannan romahtamisia, millä on ainakin tilapäisiä vaikutuksia muihin kalalajeihin. Enonselän hyvät petokalakannat saattavat kuitenkin estää kuorekannan kehittymisen ylitteeksi, jolloin kuorekanta ei enää voimistaisi sinilevien massaesiintymiä.

## Lähdeluettelo

- Froese, R. 2006: Cube law, condition factor and weight-length relationships: history, meta-analysis and recommendations. *J. Appl. Ichthyol.* 22: 241-253.
- Horppila, J. & Kairesalo, T. 1990: A fading recovery: the role of roach (*Rutilus rutilus* L.) in maintaining high phytoplankton productivity and biomass in Lake Vesijärvi, southern Finland. *Hydrobiologia* 200/201: 153-165.
- Horppila, J., Malinen, T. & Peltonen, H. 1996: Density and habitat shifts of a roach (*Rutilus rutilus*) stock assessed within one season by cohort analysis, depletion methods and echosounding. *Fish. Res.* 28: 151-161.
- Horppila, J. & Peltonen, H. 1994: The fate of a roach *Rutilus rutilus* stock under an extremely strong fishing pressure and its predicted development after the cessation of mass removal. *J. Fish Biol.* 45: 777-786.

- Jolly, G. M. & Hampton, I. 1990: Some problems in the statistical design and analysis of acoustic surveys to assess fish biomass. Rapp. P.-v Réun. Cons. int. Explor. Mer. 189: 415-420.
- Jurvelius, J. & Sammalkorpi, I. 1995: Hydroacoustic monitoring of the distribution, density and the mass-removal of pelagic fish in a eutrophic lake. Hydrobiologia 316: 33-41.
- Kuoppamäki, K. 2022: Vesijärven Enonselän ulapan eläinplankton ja vedenlaatu vuonna 2022 sekä pitkällä aikavälillä. Tutkimusraportti nro 697/22. KVVY Yhdistys. 15 s.
- Lehtonen, H., Kairesalo, T., Horppila, J., Malinen, T., Nyberg, K., Peltonen, H & Ruuhijärvi, J. 1997: Kalakantojen pysyvyys viisivuotisen tehokalastuksen jälkeen. Maa- ja metsätalousministeriön yhteistutkimushanke 30992717. Loppuraportti. Helsingin yliopisto, limnologian ja ympäristönsuojelun laitos. 49 s.
- Malinen, T., Tuomaala, A., Antti-Poika, P. & Salonen, M. 2008: Vesijärven Enonselän ulappa-alueen kalayhteisön kehitys vuosina 2002-2006. Tutkimusraportti. Helsingin yliopisto, ympäristöekologian laitos sekä bio- ja ympäristötieteiden laitos. 16 s.
- Malinen, T. & Peltonen, H. 1996: Optimal sampling and traditional versus model-based data analysis in acoustic fish stock assessment in Lake Vesijärvi. Fish. Res. 26: 295-308.
- Malinen, T., Vinni, M., Ruuhijärvi, J. & Ala-Opas, P. 2015: Vesijärven Enonselän ravintoverkkotutkimuksen kalatutkimukset vuosina 2009-2014. Tutkimusraportti. Helsingin yliopisto, ympäristötieteiden laitos ja Luonnonvarakeskus, Luonnonvarat ja biotuotanto. 35 s.
- Malinen, T. & Vinni, M. 2016: Vesijärven Enonselän ulapan kalayhteisö kesällä 2016. Tutkimusraportti. Päijät-Hämeen Vesijärvisäätiö ja Helsingin yliopisto, ympäristötieteiden laitos. 16 s.
- Nykänen, M., Malinen, T., Vakkilainen, K., Liukkonen, M. & Kairesalo, T. 2010: Cladoceran community responses to biomanipulation and reoligotrophication in Lake Vesijärvi, Finland, inferred from cladoceran remains in annually laminated sediment. Freshwat. Biol. 55: 1164-1181.
- Peltonen, H. & Ruuhijärvi, J. 1996: Diet and prey selection of pikeperch (*Stizostedion lucioperca* (L)) in Lake Vesijärvi analysed with a logit model. Ann. Zool. Fennici 33: 481-487.
- Peltonen, H., Ruuhijärvi, J., Malinen, T. & Horppila, J. 1999(a): Estimation of roach (*Rutilus rutilus* (L.)) and smelt (*Osmerus eperlanus* (L.)) stocks with virtual population analysis, hydroacoustics and gillnet CPUE. Fish. Res. 44: 25-36.
- Peltonen, H., Ruuhijärvi, J., Malinen, T., Horppila, J., Olin, M. & Keto, J. 1999(b): The effects of food-web management on fish assemblage dynamics in a north temperate lake. J. Fish Biol. 55: 54-67.
- Ruuhijärvi, J., Malinen, T., Ala-Opas, P. & Tuomaala, A. 2005: Fish stocks of Lake Vesijärvi: from nuisance to flourishing fishery in 15 years. Verh. Int. Ver. Limnol. 29: 384-389.
- Ruuhijärvi, J., Malinen, T., Kuoppamäki, K., Ala-Opas, P. & Vinni, M. 2020: Responses of food web to hypolimnetic aeration in Lake Vesijärvi. Hydrobiologia 847: 4503-4523.
- Salonen, K., Vuorio, K., Ketola, M., Keto, J. & Malin, I. 2023: Development of phytoplankton of Lake Vesijärvi during recovery from eutrophication. Hydrobiologia 850: 947-966.
- Shotton, R. & Bazigos, G. P. 1984. Techniques and considerations in the design of acoustic surveys. Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer. 184: 34-57.