



**TURUN
YLIOPISTO**

Matemaattis-luonnontieteellinen
tiedekunta

Lisääntyvien silakkakoiraiden ominaisuudet Saaristomeren kutualueilla

Eino Nousiainen

Biologia
LuK-tutkielma
Laajuus: 6 op

29.2.2024

Turku

Turun yliopiston laatujärjestelmän mukaisesti tämän julkaisun alkuperäisyys on tarkastettu
Turnitin OriginalityCheck -järjestelmällä.

LuK-tutkielma

Pääaine: Biologia

Tekijä(t): Eino Nousiainen

Otsikko: Lisääntyvien silakkakoiraiden ominaisuudet Saaristomeren kutualueilla

Ohjaaja(t): Katja Mäkinen

Sivumäärä: 17 sivua

Päivämäärä: 29.2.2024

Silakka (*Clupea harengus membras*) on Itämerellä esiintyvä sillin (*C. harengus*) alalaji, jolla on pelagiaalisena planktivorina merkittävä rooli Itämeren ulappa-alueiden ravintoverkossa. Silakka on myös kaupallisesti Suomen pyydetyin ja merkityksellisin laji. Silakka kasvaa ja elää suurimman osan vuodesta avoimilla merialueilla, mutta kutupaikkauskollisena lajina se nousee kevätkesäisin rannikkoalueiden rannoille kutemaan. Saaristomerellä kutevaa kantaa on seurattu ja tutkittu jo yli 40 vuoden ajan, mutta tähänastinen tutkimus on pitkälti keskittynyt naaraiden tutkimukseen. Emokalojen fysiologisten ominaisuuksien tiedetään vaikuttavan syntyvien poikasten määrään ja laatuun, mutta viime vuosina on havahduttu myös koiraiden merkitykseen kalakantojen tutkimuksessa. Itämeri on viime vuosikymmenten aikana lämmennyt ja suolapitoisuus on laskenut. Nämä muutokset aiheuttavat muutoksia silakalle suorien stressitekijöiden ja ravintoverkon muutosten kautta. Tässä tutkielmassa pyrin luomaan yleiskatsauksen Saaristomerellä kutevan silakkakannan koiraiden tilasta ja erityisesti perehdyin fysiologisissa ominaisuuksissa havaittaviin muutoksiin ajanjaksolla 1984–2021. Tavoitteeni oli myös tarkastella silakkanaarailta esitetyn resurssiallokaatioteorian toteutumista koirailta. Resurssiallokaatioteoriolla tarkoitetaan tässä tutkielmassa eliölle käytettävissä olevien resurssien ja energian siirtämistä somaattisesta kasvusta lisääntymiseen erityisesti muuttuvissa elinolosuhteissa. Havaitsin muutoksia pituuden, painon ja iän vuosittaisissa keskiarvoissa. Havaintojakson aikana kalat olivat keskimäärin pienentyneet ja niiden keskimääräinen ikä oli noussut noin vuodella. Vertasin myös koiraiden kunnossa ja gonadosomaattisessa indeksissä tapahtuneita muutoksia Selkämeren suolapitoisuuden ja Saaristomeren veden talvilämpötilojen muutoksiin. Suolapitoisuuden lasku ja lämpötilojen nousu korreloivat voimakkaasti silakoiden koon pienentymisen ja kuntokertoimen (CF) heikkenemisen kanssa. Tulokset viittaavat yhteyteen Itämeren ympäristön tilan ja silakkakannan muutosten välillä. Tulokset tukevat ajatusta resurssiallokaation toteutumisesta koirailta, sillä ne osoittavat koiraiden suhteellisen lisääntymispanoksen säilyneen ennallaan ympäristön muutoksesta huolimatta.

Avainsanat: silakka, *Clupea harengus membras*, koiras, Saaristomeri, lisääntymisekologia, populaatio

Sisällys

1	Johdanto	1
1.1	Silakka Saaristomerellä	1
1.2	Silakan ominaisuuksiin vaikuttavat ympäristöolosuhteet.....	2
1.3	Koiraiden lisääntymisominaisuudet	3
1.4	Tutkimuksen aihe ja tavoitteet	4
2	Menetelmät	5
2.1	Aineistot.....	5
2.2	Tilastolliset menetelmät.....	6
3	Tulokset	7
4	Pohdinta	11
	Lähteet	15

1 Johdanto

1.1 Silakka Saaristomerellä

Silakka (*Clupea harengus membras*, Linnaeus 1761) on Itämeressä esiintyvä sillin (*C. harengus*) alalaji ja on tunnusmerkeiltään silliä pienikokoisempi ja vähärasvaisempi. Silakka on ekologisesti tärkeä laji Itämeren ulappaekosysteemeille ja sillä on kilohailin (*Sprattus sprattus*, Linnaeus 1758) kanssa tärkeä rooli pelagiaalisena planktivorina (Möllmann ym. 2004). Silakan tyypillisiä runsaslukuisia saalislajeja Pohjois-Itämerellä ovat vesikirput (Cladocera) ja hankajalkaiset (Copepoda) sekä suuremmille yksilöille myös massiiset (Mysidacea) ja katkat (Amphipoda) (Flinkman ym. 1998).

Silakalla on Suomessa perinteisesti ollut myös huomattava kaupallinen merkitys. Painossa mitattuna silakkasaalis on Suomessa kalastettavista lajeista ylivoimaisesti runsain: 77 000 tonnia vuonna 2021. Silakan kalastus on painottunut Suomessa voimakkaasti Selkämerelle; yli 70 % vuosittaisesta saalista pyydetään kyseiseltä merialueelta. Selkämeren lisäksi myös Saaristomerellä saalismäärät ovat merkittäviä (Raitaniemi & Sairanen 2022).

Silakan kutu tapahtuu aalloissa, jolloin suuret, sukukypsistä kaloista koostuvat parvet saapuvat kerralla laskemaan sukusolunsa kutualueille (Rajasilta ym. 1993). Rajasillan ym. (1993) tekemässä tutkimuksessa havaittiin, etteivät parvet kuitenkaan saavu keskenään synkronoidusti, vaan kudun uskotaan jatkuvan tasaisesti keväästä loppukesään saakka. Tutkimus myös osoitti varsinaisten kutuaaltojen välillä alueilla tapahtuvan myös jatkuvaa pienimuotoisempaa kutua. Silakka hakeutuu kutemaan erityisesti sisäsaariston rannoille mereen laskevien jokien lähistöille. Rajasillan ym. mukaan silakat kerääntyvät Saaristomerelle kutemaan nykyään pääasiassa huhti-kesäkuussa, mutta suuren osan vuodesta ne viettävät kasvu- ja syönnösalueillaan.

Silakkapopulaatioiden uskotaan jakautuneen Itämerellä osapopulaatioiksi, mihin vaikuttanee silakan voimakas kutupaikkauskollisuus (Andersson ym. 2023). Nykykäsityksen mukaan Saaristomerellä kutevan populaation kesällä kuoriutuvat poikaset kasvavat ensin Saaristomeren suojassa, kunnes ne saavuttavat sukukypsyyden ja siirtyvät varsinaisille syöntialueille Selkämeren ulappa-alueilla (Kääriä ym. 2001). Kääriän ym. (2001) tutkimus antoi myös näyttöä siitä, että ainakin pieni lisääntyvä populaatio viettää kasvukautta Saaristomerellä.

Kutupopulaation ominaisuuksiin vaikuttavat kalojen syönnös- ja kasvualueiden ympäristöolosuhteet. Lisäksi esimerkiksi kalastus ja kalakannan koko voivat vaikuttaa kannan rakenteellisiin ominaisuuksiin. Tähänastisessa tutkimuksessa on pitkälti keskitytty naaraskaloihin (Trippel 2003), sillä niiden tiedetään muun muassa siirtävän muniinsa rasvoja ja kilpirauhashormoneja (Rajasilta ym. 2021). Koiraisiin kohdistunutta tutkimusta on tehty vähemmän, mutta kokeellisessa tutkimuksessa koiraiden ominaisuuksilla on myös havaittu olevan merkitystä kalojen lisääntymismenestykselle (Trippel 2003).

1.2 Silakan ominaisuuksiin vaikuttavat ympäristöolosuhteet

Itämeren ympäristöolosuhteissa on tapahtunut muutosta kuluneiden neljänkymmenen vuoden aikana. Esimerkiksi Itämeren pintaveden suolapitoisuus on keskimäärin ollut laskussa ja vuosittaiset keskilämpötilat ovat kohonneet (Mäkinen ym. 2017). Muuttuneet ympäristötekijät vaikuttavat myös silakoiden kasvuun ja kehitykseen joko suoraan vaikuttamalla kalojen fysiologiaan tai välillisesti esimerkiksi ravinnon määrän ja laadun kautta (Mäkinen ym. 2017, Andersson ym. 2023). Silakka elää Itämeren pohjoisosissa jo valmiiksi elinympäristönsä ääri rajoilla ja Itämeren suhteellisen nopeat muutokset voivat heikentää kalojen elinvoimaisuutta.

Muutokset lämpötilassa ja suolapitoisuudessa vaikuttavat kaloihin suoraan nopeuttamalla kalojen aineenvaihduntaa ja aiheuttamalla osmoottista stressiä. (Bœuf & Payan 2001, Bernreuther ym. 2013). Vaihtolämpöisinä eläiminä silakoiden aineenvaihdunnan nopeus on riippuvainen ympäristön lämpötilasta (Bernreuther ym. 2013). Lämpötilan kasvu lisää kalojen energiankulutusta ja ravinnon tarvetta. Aikaisemman tutkimuksen perusteella tiedetään, että silakanpoikasten kehitykselle otollinen suolapitoisuus on noin 8–12 PSU:ta (eng. practical salinity unit; vastaa promillea) (Griffin ym. 1998, Rajasilta ym. 2011). Suolapitoisuus silakanpoikasten kasvualueilla Saaristomerellä vaihtelee nykyään 4–6 PSU:n välillä (Tuomi ym. 2018), eli on vain noin puolet silakoiden ihanneoloista. Vähäsuolaisessa vedessä kalojen sisäinen liuenneiden aineiden pitoisuus on ympäröivää vettä suurempi ja osmoosin vaikutuksesta ympäröivää vettä tunkeutuu kalan elimistöön (Lorin-Nebel & Charmantier 2007). Elimistön homeostasian ylläpitämiseksi kalat joutuvat poistamaan vettä virtsassa, mutta samalla aktiivisesti palauttamaan ioneja virtsasta takaisin verenkiertoon. Silakoiden rasvapitoisuuden tiedetään laskeneen viime vuosikymmeninä ja vaikeita tarkkoja syy-seuraussuhteita tunneta, vaikuttaisi ilmiö olevan yhteydessä ainakin suolapitoisuuden laskuun (Rajasilta ym. 2022).

Ympäristömuutosten vaikutukset heijastuvat koko ravintoverkkoon, mikä puolestaan voi vaikuttaa muun muassa silakan saaliseläinten runsauksien muutoksiin. Silakan tiedetään hyvissä olosuhteissa suosivan suurempikokoisia, mereisiä eläinplanktereita, kuten keijuhankajalkaisiin (Calanoida) kuuluvia lajeja *Temora longicornis* (Müller 1785) ja *Pseudocalanus elongatus* (Boeck 1865) (Flinkman ym. 1998). Suurikokoiset lajit ovat tyypillisesti valtamerilajeja, joiden menestyminen Itämeren suolapitoisuuden vähentyessä heikkenee (Mäkinen ym. 2017). Kyseinen tutkimus osoittaa, että ympäristömuutosten vaikutus Itämeren planktonlajeihin riippuu niiden sietokyvyn rajoista ja näyttäisi siltä, että vähäsuolaisempaan murtoveteen sopeutuneet, usein pienikoisemmat, lajit menestyvät tulevaisuudessa suolapitoisuuden laskiessa. Poikkeuksena suurikokoisten hankajalkaisten vähentymiselle vaikuttaisi olevan Itämeren reliktilaji *Limnocalanus macrurus* (Sars 1863), joka hyötyy suolapitoisuuden laskusta (Rajasilta ym. 2014). *L. macruruksen* on osoitettu olevan silakalle tärkeä ravintolaji erityisesti kevät aikaan (Rajasilta ym. 2019).

1.3 Koiraiden lisääntymisominaisuudet

Yleisesti kalojen lisääntymisominaisuuksien tutkimuksessa koiraat ovat jääneet pitkälti naaraiden varjoon. Naaraiden painottaminen tutkimuksessa johtunee siitä, että naaraat määrittävät munien määrän ja sitä kautta asettavat teoreettisen ylärajan seuraavassa sukupolvessa syntyville yksilöille (Trippel 2003). Naaraat eivät kuitenkaan kykene yksin tuottamaan jälkikasvua, vaan munien hedelmöittämiseksi tarvitaan koiraiden siittiöitä. Aikaisempi tutkimus osoittaaakin koiraiden lisääntymisominaisuuksien merkityksen eli paternaalivaikutuksen olevan merkittävin juuri yksilönkehityksen alkuvaiheissa (Kamler 2005). Kamler (2005) esittää koiraiden tuottamien siittiöiden määrän ja liikkuvuuden vaikuttavan hedelmöitysmenestykseen, joka puolestaan vaikuttaa koko kannan lisääntymismenestykseen. Monilla lajeilla paternaaliset tekijät eivät näytä vaikuttavan yhtä vahvasti munassa kehittyvien sikiöiden tai kuoriutuneiden toukkien menestymiseen, joihin vaikuttavat voimakkaammin naaraiden tuottamien munien koostumus (Kamler 2005, Rajasilta ym. 2021).

Ympäristö ja ravinto vaikuttavat koiraiden tuottaman maidin ja siittiöiden laatuun. Esimerkiksi erityisesti ravinnosta saatavat antioksidantit vaikuttavat muodostuvien siittiöiden liikkuvuuteen (Kowalski & Cejko 2019). Ympäristöolosuhteet ja niiden muutokset voivat puolestaan vaikuttaa kalojen hyvinvointiin ja siten sulusolujen eli gameettien tuotantoon esimerkiksi fysiologisen stressin kautta (luku 1.2).

Koiraiden tuottamien siittiöiden määrää voidaan tutkia tarkastelemalla sukukypsien ja kutemaan valmistautuvien kalojen gonadeja. Gonadosomaattinen indeksi (GSI) on usein kalojen lisääntymistä tutkittaessa käytetty indeksi, joka kuvaa painoprosentteina yksilön tuottaman mädin tai maidin osuutta suhteessa koko eläimen massaan (Rajasilta ym. 1997). Indeksi on helppo laskea jakamalla sukurauhasten (gonadien) paino yksilön kokonaismassalla ja yksinkertaisuutensa vuoksi GSI:stä on tullut suosittu työkalu lisääntymisominaisuuksien tutkimuksessa. Lisäksi GSI:tä käytetään myös kalojen sukukypsyyden arvioinnissa (Flores ym. 2019).

Aikaisemmassa naaraille tehdyssä tutkimuksessa (Rajasilta ym. 2015) esitettiin naaraiden siirtävän huonoissa ja muuttuvissa olosuhteissa käytettävissä olevia resursseja ja energiaa somaattisesta kasvusta lisääntymiseen. Nämä mahdolliset elinkierrossa tapahtuneet muutokset ovat vaikuttaneet silakkanaaraiden kokoon ja kasvunopeuteen, sekä lisääntymisominaisuuksiin. Rajasillan ym. (2015) tutkimus antaa tukea ajatukselle, että silakkanaaraiden kasvu on hidastunut ja vaihtelevasta ympäristön tilasta johtuen lisääntymispanoksen jakautuminen mahdollisimman monelle vuodelle voi olla edullista naaraiden fekunditeetille. Koska elinkierto-ominaisuudet vaikuttavat taustalla kannan rakenteeseen, ja koska naaraiden ja koiraiden lisääntymisstrategioissa on eroja, on tärkeää tarkastella mahdollisia elinkierrossa tapahtuneita muutoksia myös koirilla.

1.4 Tutkimuksen aihe ja tavoitteet

Kandidaatitutkielmani tavoitteena on luoda yleiskatsaus Saaristomerellä kutevan silakkapopulaation koiraiden tilasta ja keskittyä erityisesti mahdollisiin muutoksiin yksilöiden keskimääräisissä ominaisuuksissa seurantajaksolla 1984–2021. Vertaan myös mahdollisia elinkierto-ominaisuuksien muutoksia silakan Selkämerellä sijaitsevien kasvialueiden ympäristöolosuhteisiin. Aiempaan, etenkin naarilla tehtyyn, tutkimukseen nojautuen myös koirat voivat olla pienentyneet ja laihtuneet. Aiemmassa tutkimuksessa on esitetty, että naaraat ovat elinolosuhteiden heikentyessä allokoineet resursseja somaattisesta kasvusta lisääntymiseen (Rajasilta ym. 2015). Tutkielmassa tutkitaan myös, onko tällaista muutosta nähtävissä koirissa. Muutokset gonadosomaattisessa indeksissä selittävät kalojen lisääntymispanosta ja mahdollisia muutoksia resurssien allokoinnissa, eli normaalisti somaattiseen kasvuun käytettävän energian siirtämistä lisääntymispanokseen.

2 Menetelmät

2.1 Aineistot

Tutkimuksessa käytetty silakka-aineisto on saatu Turun yliopiston Biodiversiteettiyksikön silakkaprojektilta. Aikasarja kattaa vuodet 1984–2021. Dataa ei kuitenkaan ole kerätty vuosilta 1994, 2008 ja 2018. Aineisto on kerätty Saaristomeren kutualueilta kevätkesällä (huhti-heinäkuu). Näytteenotot tehtiin vuoteen 2018 asti pääasiassa yhteistyössä paikallisten rysäkalastajien kanssa, mutta kaupallisen rysäkalastuksen päätyttyä Saaristomerellä näytteenottoa on jatkettu Saaristomeren tutkimuslaitoksen kahdella pienikokoisella tutkimusrysäällä. Aineistoa on eri vuosina kerätty eri alueilta, mutta kaikki keruupaikat kuitenkin kuvaavat samaa Saaristomerellä kutevaa populaatiota. Kerättyjen ja analysoitujen näytteiden määrät vaihtelevat vuosittain.

Aineisto sisältää tiedot näytteenkeruun ajasta ja tarkasteltavina muuttujina ovat kalojen sukupuoli, pituus (cm), paino (g), gonadipaino (g), somaattinen paino (g), ikä (määritetty otoliiteista), gonadien kehitysvaihe, kuntokerroin (CF; Condition factor, kalojen yleiskuntoa kuvaava Fultonin kuntokerroin (1904)) ja gonadosomaattinen indeksi (GSI, gonadien paino / kalan koko paino). Iänmääritys otoliiteista perustuu otoliittien värjäyskäsittelyyn ja vuosittaisten kasvurenkaiden tarkasteluun (Eklund ym. 2001, Peltonen ym. 2002). Gonadien kehitysvaihetta on arvioitu silmämääräisesti kahdeksanportaisella Kestevenin asteikolla (Bagenal & Braum 1971). Tämän tutkimuksen tarpeisiin koko aineistosta oli valmiiksi suodatettu pelkät sukukypsät ja kutevat koiraat (gonadien kehitysvaihe 6). Saatu aineisto sisälsi yhteensä 8458 silakkaa.

Tutkimuksessa käytettiin ympäristöaineistoa Selkämeren ja Saaristomeren mittausasemilta. Ympäristöaineisto kattaa vuoden 1984–2017. Suolapitoisuusaineisto on peräisin Selkämereltä SR5-intensiiviasemalta (61°04'58.8"N 19°34'59.9"E). Aineisto on osa Suomen ympäristökeskuksen (SYKE) pääasiassa elokuussa ICESille keräämää seuranta-aineistoa. (ICES oseanografinen aineisto 2017. ICES, Kööpenhamina) Käytetty aineisto sisältää CTD-sondilla mitatut suolapitoisuuden vuosikeskiarvot 0–50 m syvyydeltä (syvyys näytteenottopaikalla n. 130 m). Aineisto on järjestetty vastaamaan kutua edeltävän kasvukauden olosuhteita.

Koska Selkämereltä ei ole saatavilla yhtäjaksoista talvikauden lämpötiladataa, lämpötila-aineistona on hyödynnetty Airistolla sijaitsevan Päiväluodon intensiiviasemalla kerättyä dataa (Ilmatieteenlaitoksen avoin data, meriveden lämpötilat 2017). Lämpötilat on mitattu Limnosnoutimen lämpötilamittarilla 0 m, 5 m, 10 m ja 20 m syvyyksistä joka kuukauden 1., 11. ja 21. päivä. Talvikauden vuosikeskiarvot on laskettu tammi-huhtikuun aineistosta.

2.2 Tilastolliset menetelmät

Tutkimuksen tarkoituksena oli koirassilakoiden fysiologisten ominaisuuksien (ikä, pituus, paino, gonadipaino, sekä kunto- ja gonadosomaattinen indeksi) kuvailun lisäksi tutkia tilastollisesti edellä mainittujen ominaisuuksien muutoksia ja vaihtelua tutkittavalla ajanjaksolla. Kaikki aineiston käsittely ja analyysit tehtiin käyttäen RStudio:n versiota 4.2.3 (R Core Team 2023). Kuvaajat tuotettiin ggplot2- ja gridExtra-pakettien (Wickham 2016, Auguie 2017) avulla. Ennen tilastollista tarkastelua poistin aineistosta virheellisesti merkityt havainnot, joille painon tai gonadipainon arvoksi oli merkitty 0. Suodatin pois myös havainnot, joissa oli selvä mittavirhe GSI:n osalta ($GSI > 100$).

Tutkin koiraiden ominaisuuksien (ikä, pituus, paino, gonadipaino, CF ja GSI) ajallisia muutoksia keskiarvotesteillä. Käsittelin vastemuuttujia havaintojen luokkakohtaisina keskiarvoina. Keskiarvojen vertailua varten jaoin aineiston näytteenottovuoden perusteella kahteen luokkaan: vanhoihin (1984–1997) ja uusiin (1998–2021) havaintoihin. Aineiston jako perustui aikaisemmassa naaraille tehdyssä tutkimuksessa havaittuun naarasominaisuuksien jakautumiseen näihin kahteen jaksoon (Rajasilta ym. 2021). Lisäksi tämä jaksotus seuraa ympäristöolosuhteiden muutosta; ensimmäisen jakson aikana suolapitoisuus oli laskussa ja keskimäärin korkeampi kuin jälkimmäisessä jaksossa. Jälkimmäisen jakson aikana suolapitoisuus pysyi vakaana, mutta veden keskimääräinen lämpötila alkoi kasvaa (Mäkinen ym. 2017). Näiden luokkien keskiarvoja verrattiin toisiinsa. Koska vastemuuttajat eivät olleet normaalisti jakautuneita, keskiarvovertailuun käytettiin ei-parametrista Mann–Whitneyn U-testiä.

Tutkin korrelaatiotesteillä silakoiden vuosittaisen keskimääräisen pituuden, CF:n ja GSI:n suhdetta Selkämeren vuosittaisiin suolapitoisuuksiin ja tammi-huhtikuun keskilämpötiloihin ajanjaksolla 1984–2017. Muuttajat eivät ole normaalisti jakautuneita, joten käytin ei-parametrista Spearmanin järjestyslukukorrelaatiota.

Tarkastelin GSI:n vuodenaikaisvaihtelua suhteessa näytteenottopäivään (Day-Of-the-Year; DOY), jossa DOY = 1 vastaa päivämäärää 1.1. jne. Näytteenottopäivät (DOY) noudattavat normaalijakaumaa kohtalaisesti, mutta GSI:n vinoutuneen jakauman seurauksena käytettiin Spearmanin korrelaatiokerrointa. Korrelaatiotestissä käytin koko saatavilla olevaa (n=7395) aineistoa riippumatta keräysvuodesta.

3 Tulokset

Kaikkien vastemuuttujien keskiarvoissa havaittiin tilastollisesti merkitsevä muutos ajanjaksojen 1984–1997 ja 1998–2021 välillä (Mann-Whitney U -testi, $p < 0,005$; Taulukko 1). Kalojen iässä oli tapahtunut kasvua, ja kaikkien muiden muuttujien arvot olivat keskimäärin pienentyneet. Kutevien kalojen ikä oli noussut keskimäärin vuodella. Samalla kalojen pituus oli lyhentynyt noin sentillä, ja paino oli pienentynyt jopa kymmenen grammaa. Gonadien paino pienentyi keskimäärin 1,3 grammaa. Vaikka kuntokertoimen (CF) ja GSI:n muutokset olivatkin tilastollisesti merkittäviä, todelliset keskiarvojen erot jäivät hyvin pieniksi. Tarkat keskiarvot, keskihajonnat ja vaihteluvälit on esitetty taulukossa 1.

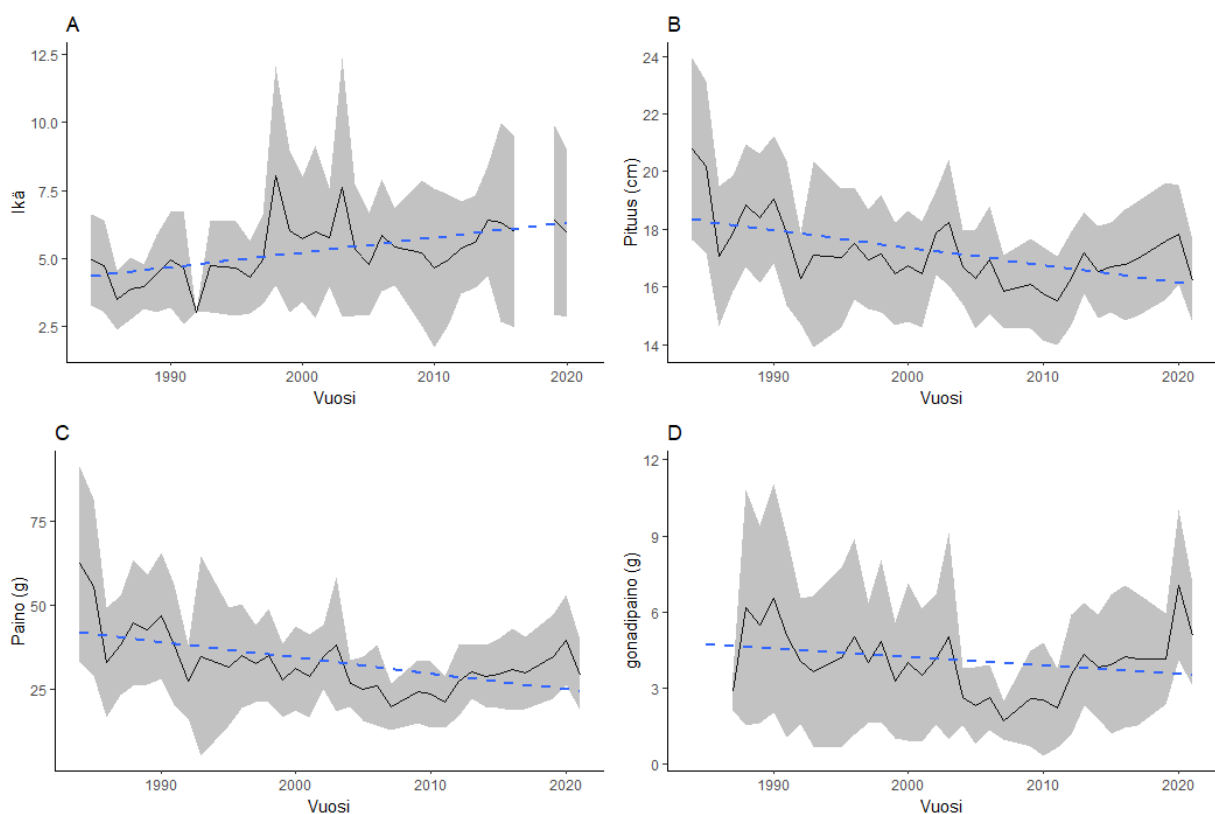
Taulukko 1 Vastemuuttujien perustietoja jaoteltuna tarkastelujaksoille 1984–1997 ja 1998–2021. Taulukossa kuvattuna iän, pituuden, painon, gonadipainon, Fultonin kuntokertoimen (CF) ja gonadosomaattisen indeksin (GSI) keskiarvot (ka.), keskihajonnat (sd.), sekä vaihteluvälit minimi (min.) ja maksimiarvoina (max.). Alimpana havaintojen lukumäärät (n).

	Ikä		Pituus (cm)		Paino (g)	
	1984–1997	1998–2021	1984–1997	1998–2021	1984–1997	1998–2021
ka.	4,47	5,79	18,2	16,8	41,3	30,9
sd.	1,67	2,73	2,46	1,87	19,1	12,5
min.	2	2	12,2	10,4	11,4	7,4
max.	11	24	29	26,8	154,1	142,2
n	2952	1208	4097	4344	4097	4341

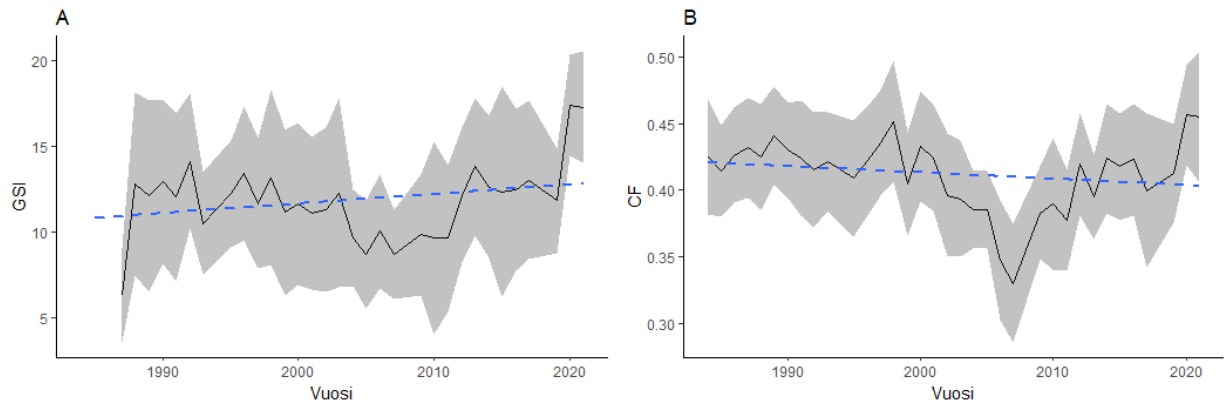
	Gonadipaino (g)		CF		GSI	
	1984–1997	1998–2021	1984–1997	1998–2021	1984–1997	1998–2021
ka.	5,31	3,98	0,429	0,421	12,3	12,1
sd.	3,97	2,86	0,04	0,05	4,69	4,85
min.	0,16	0,01	0,14	0,21	0,41	0,049
max.	38,34	30,92	0,69	0,70	50,71	76,08
n	3058	4345	4097	4337	3058	4337

Visuaalinen tarkastelu tukee tilastotestien tuloksia iän, pituuden ja kokonaispainon osalta. Pituuden ja painon osalta havaitaan laskeva trendi ja iässä havaitaan hajonnasta ja vuosittaisesta vaihtelusta huolimatta nouseva trendi (Kuva 1). Gonadipainon osalta kuvaajan tulkinta ei ole yhtä selvää. Vuosien 2008–2012 välillä gonadipainon arvoissa havaitaan kuoppa, jonka jälkeen arvot kuitenkin palautuvat romahdusta edeltävälle tasolle tai jopa kasvavat. Kuvaajaan lisätty lineaarinen sovitus kuitenkin osoittaa laskevaa trendiä. Vuosittaisten havaintojen määrissä oli suurta vaihtelua (Kuva 1).

CF:n ja GSI:n vuosittainen vaihtelu on huomattavan suurta (Kuva 2). CF:n arvoissa havaitaan heikko laskeva lineaarinen trendi. CF:n arvoissa nähdään selvä kuoppa vuosien 2005–2009 välillä. GSI:n osalta lineaarinen sovitus antaa eri tuloksen kuin tilastollinen testaus. Lineaarinen sovitus osoittaisi GSI:n arvoissa pientä kasvua tarkastelujakson aikana. GSI:n arvoilla on suuri hajonta.

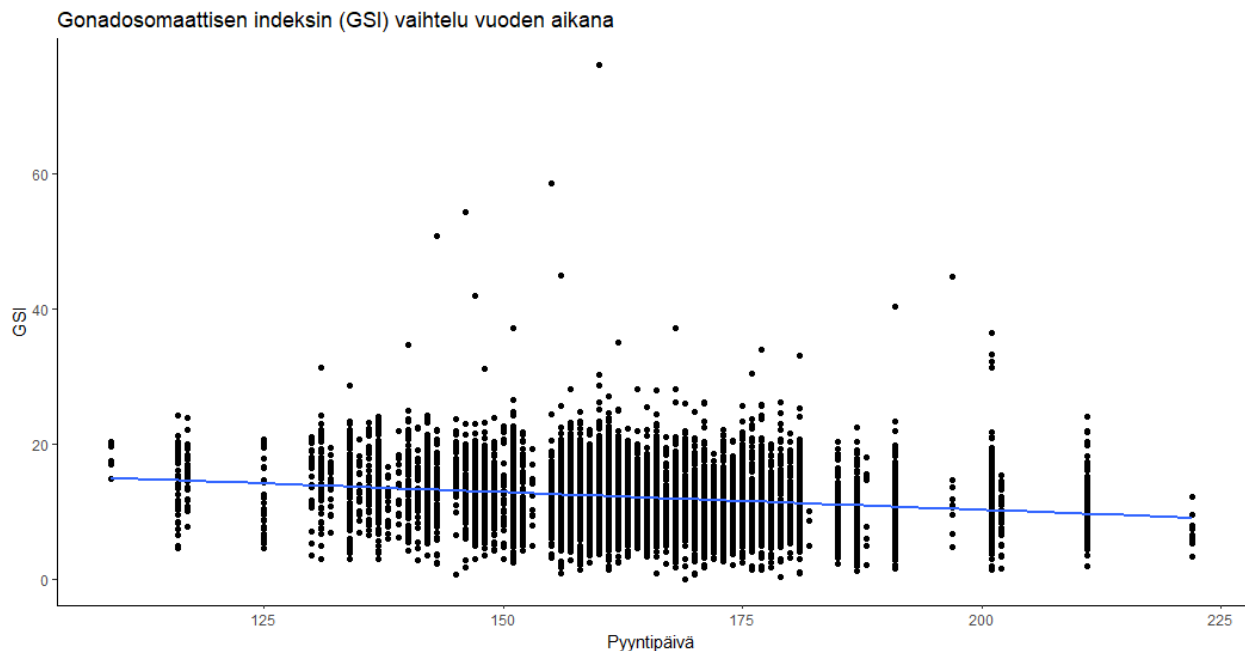


Kuva 1 Saaristomerellä kutevien silakkakoiraiden iän (A), pituuden (B), painon (C) ja gonadipainon (D) vuosittaiset keskiarvot tarkastelujaksolla 1984–2021. Harmaat vyöhykkeet ovat vuosittaisia keskijaksoja. Sininen katkoviiva esittää aineiston pohjalta tehtyä lineaarista sovitusta.



Kuva 1 Saaristomerellä kutevien silakkakoiraiden gonadosomaattisen indeksin (GSI; kuvaaja A) ja Fultonin kuntokertoimen (CF; kuvaaja B) vuosittaisten keskiarvojen vaihtelu. GSI:n tarkastelu aikavälillä 1987–2021 ja CF:n vuosilta 1984–2021. Harmaat vyöhykkeet ovat vuosittaisia keskihajontoja. Sininen katkoviiva esittää aineiston pohjalta tehtyä lineaarista sovitusta.

Gonadosomaattisen indeksin ja pyyntipäivän (DOY) välillä havaittiin heikko negatiivinen korrelaatio ($r_s = -0,20$; $p < 0,001$; $n = 7395$). Aineistossa on paljon hajontaa, mutta trendi on siitä huolimatta laskeva (Kuva 3).



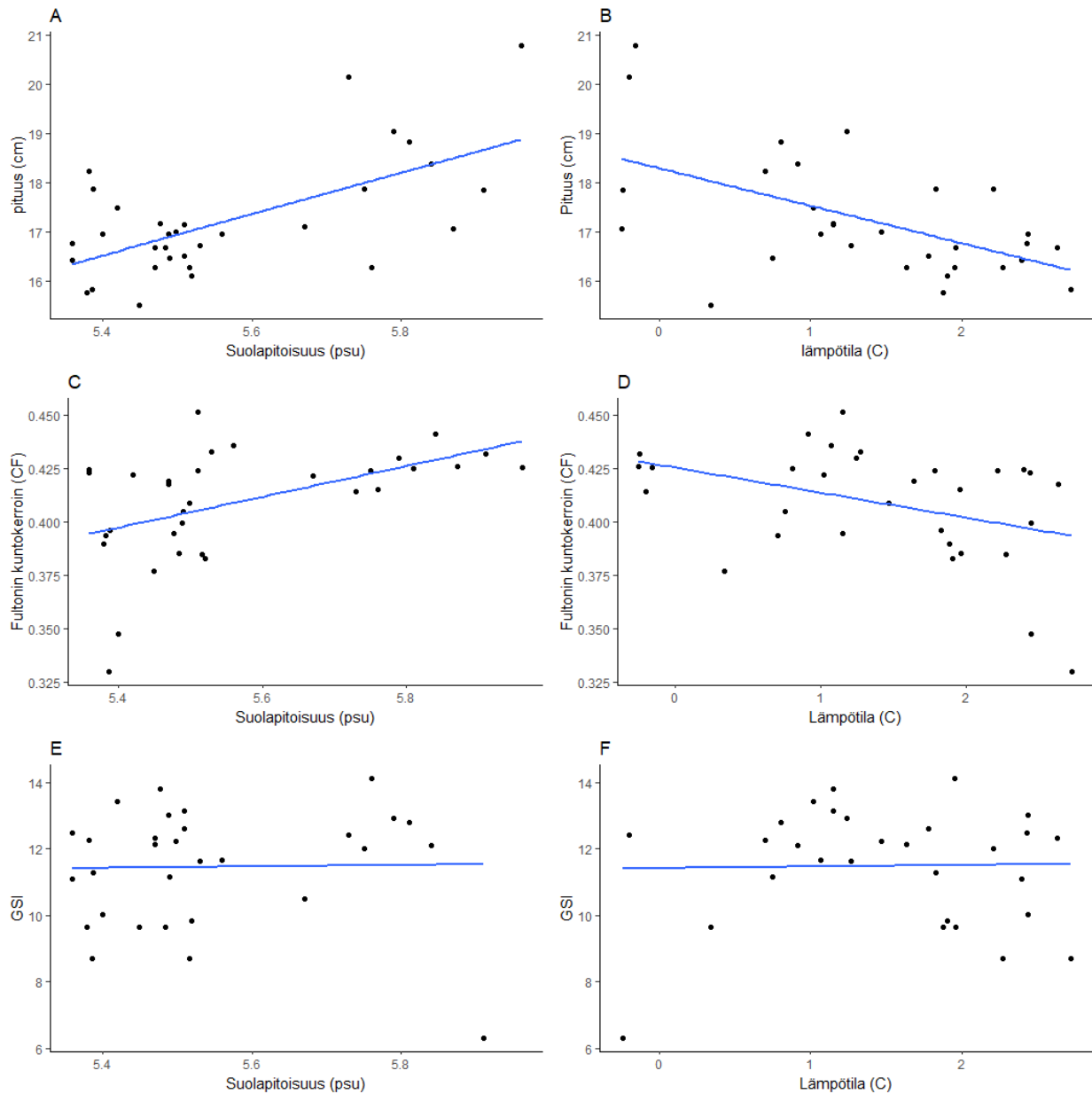
Kuva 3 Saaristomerellä kutevien koirassilakoiden Gonadosomaattisen indeksin (GSI) ja pyyntipäivän (DOY) välinen korrelaatio tarkastellulla ajanjaksolla 1984–2021. Sinisellä lineaarinen sovitus.

Tarkasteltaessa kalojen vuosittaisia fysiologisia ominaisuuksia (pituus, CF ja GSI) suhteessa edeltävän talvikauden lämpötiloihin ja edeltävän vuoden suolapitoisuuksiin ajanjaksolla 1984–2017, havaitaan pituuden ja CF:n tapauksissa merkittäviä korrelaatioita (Taulukko 2). Sekä

suolapitoisuus että lämpötila korreloivat merkitsevästi pituuden ja CF:n suhteen (Taulukko 2; Kuva 4). Suolapitoisuuden ja molempien muuttujien välinen yhteys oli positiivinen ja lämpötilan yhteys oli puolestaan negatiivinen. Ympäristömuuttujien ja GSI:n välillä ei havaittu merkitsevää yhteyttä. Korrelaatioissa käytettyjen vuosittaisten keskiarvojen lukumäärät (n) on esitetty taulukossa 2.

Taulukko 2 Saaristomerellä kutevien silakkakoiraiden fysiologisten ominaisuuksien ja kevätkauden (tammi-huhtikuun) veden keskilämpötilojen sekä edeltävän vuoden Selkämeren suolapitoisuuksien väliset Spearmanin korrelaatiot ja p-arvot. Kaikkia muuttujia tarkastellaan vuosittaisina keskiarvoina ajanjaksolla 1984–2017. Taulukossa myös pituuden, Fultonin kuntokertoimen (CF) ja gonadosomaattisen indeksin (GSI) havaintovuosien lukumäärä (n).

	n	Suolapitoisuus		Lämpötila	
		r_s	p	r_s	p
pituus	32	0.47	0.0072	-0.5	0.0049
CF	32	0.57	0.00071	-0.41	0.023
GSI	30	0.14	0.45	-0.12	0.54



Kuva 4 Saaristomerellä kutevien silakkakoiraiden fysiologisten ominaisuuksien sekä kevätkauden (tammi-huhtikuun) Saaristomerän veden keskilämpötilojen ja edeltävän vuoden Selkämerän suolapitoisuuksien väliset yhteydet ajanjaksolla 1984–2017. **A**; keskipituuden ja suolapitoisuuden yhteys, **B**; keskipituuden ja veden lämpötilan yhteys, **C**; Fultonin kuntokertoimen ja suolapitoisuuden yhteys, **D**; Fultonin kuntokertoimen ja veden lämpötilan yhteys, **E**; Gonadosomaattisen indeksin (GSI) ja suolapitoisuuden yhteys, **F**; GSI:n ja veden lämpötilan yhteys. Trendiviiva kuvaa pisteparveen laskettua lineaarista sovitusta.

4 Pohdinta

Tutkimuksessa tarkasteltiin sukukypsien koirassilakoiden ominaisuuksien muutoksia aikavälillä 1984–2021. Saadut tulokset tukevat hypoteeseja koiraskannan muutoksesta. Kalojen laihtuminen ja koon pienentyminen sekä muutokset ikärakenteessa osoittavat sukukypsien ja kutevien koiraiden muuttuneen merkittävästi kuluneiden neljänkymmenen vuoden aikana.

Fysiologisten ominaisuuksien vertaaminen ympäristöolosuhteiden muutokseen osoitti myös yhteyden Itämeren tilan ja silakoiden välillä.

Silakoiden koon ja painon pienentyessä kalojen ikärakenteessa havaitaan kuitenkin päinvastainen muutos. Vaikka kalojen kasvu onkin hidastunut, ne elävät keskimäärin pidempään. Muutos johtuu erityisesti siitä, että vanhojen, yli 10-vuotiaiden, kalojen määrä on kasvanut. Tämä muutos on havaittavissa koko Saaristomeren tutkimuslaitoksen aikasarjasta (Katja Mäkinen, suullinen tiedonanto). Saaristomeren kanta on ikärakenteeltaan myös huomattavasti vanhempaa kuin Itämeren eteläisemmissä osissa (Arula ym. 2019). Tuloksia voisi selittää se, että samalla kun kalojen somaattinen kasvu on hidastunut, ne elävät pidempään. Itämeren suolapitoisuusgradientin johdosta Saaristomeren ja Selkämeren suolapitoisuudet ovat alhaisemmat kuin Itämeren pääaltaalla, joten alhaisen suolapitoisuuden aiheuttama stressi (Bœuf & Payan 2001), voisi osaltaan selittää elinkiertostrategian ja ikärakenteen muutosta pohjoisemmilla merialueilla.

Aikaisemmassa tutkimuksessa on osoitettu, että optimaalinen suolapitoisuus silakan kasvulle ja kehitykselle on n. 8–12 PSU:ta (Griffin ym. 1998, Rajasilta ym. 2011). Saaristomeren, ja suuremmissa mittakaavassa koko Itämeren, suolapitoisuudessa on tapahtunut laskua viimeisen 40 vuoden kuluessa (Tuomi ym. 2018) ja nykyään Saaristomeren suolapitoisuus onkin vain noin puolet kasvavien silakoiden optimista (Rajasilta ym. 2011). Saadut tulokset tukevat myös aiempaa tutkimusta, jonka mukaan silakan kasvunopeus on riippuvainen suolapitoisuudesta ja sen laskun aiheuttamasta planktonlajiston muutoksesta (Rönkkönen ym. 2004).

Tulokset GSI:n muutoksista tutkimusjaksolla ovat ristiriitaisia. Keskiarvovertailu (U-testi) osoittaa GSI:n pientä laskua, mutta aikasarjakuvaajaan laskettu lineaarinen sovitus osoittaa jopa heikkoa kasvua. Erot selittyvät ainakin osittain sillä, että järjestyslukuihin perustuva ei-parametrinen U-testi kadottaa aineiston todellisen vaihtelun ja aineiston jakaminen kahteen osaan yksinkertaistaa aineistoa rajusti. Toisaalta graafinen esitys painottaa kaikkia vuosia saman verran, vaikka todellisuudessa otoskoot vaihtelevat vuosittain huomattavan paljon. Muutokset GSI:ssä ovat kuitenkin niin pieniä, että sen voidaan käytännössä katsoa säilyneen lähes samana tarkastelujaksolla.

Fultonin kuntokerroimessa ei havaita erityistä muutosta tarkastelujakson aikana. Vaikka kuntokerroin näyttäisi laskeneen hieman ajan kuluessa ja U-testi tuottaa merkitsevän tuloksen, suuri vuosittainen vaihtelu tekee testistä epäluotettavan. Fultonin kuntokerroin on yksinkertaisuutensa vuoksi usein käytetty tunnusluku ja sitä käytetään usein kannanarvioiden

ja kalastuskiintiöiden suunnittelussa. Kuntokertoimen arvo on kuitenkin hyvin karkea kuvaus kalan yleiskunnossa, sillä se kuvaa ainoastaan kalan morfologisten ominaisuuksien (pituuden ja painon) suhdetta, eikä se suoraan huomioi esimerkiksi rasvarastojen koostumusta (McPherson ym. 2011).

Saadut tulokset eivät sulje pois resurssiallokaation muutoksen mahdollisuutta. Havainnot tukevat aikaisemman tutkimuksen (Rajasilta ym. 2015) teoriaa, jonka mukaan heikkenevissä elinolosuhteissa lisääntyminen pitkittyy mahdollisimman monelle vuodelle. Ikärakenteen vanhentuminen olosuhteiden heikentyessä ja lisääntymisen jakautuminen useammalle vuodelle Itämeren pääaltaan suolapitoisempiin olosuhteisiin verrattuna viittaavat Saaristomeren silakan sopeutuneen ympäristöolosuhteiden aiheuttamaan hidastuneeseen kasvuun tavalla, joka mahdollistaa suurimman jälkeläistuoton nykyisissä olosuhteissa. Koiraiden ominaisuuksissa havaittiin samoja ilmiöitä, kuin naaraille tehdyssä tutkimuksessa (Rajasilta ym. 2015). Kasvun hidastuminen ja eliniän piteneminen samalla kun GSI säilyy kutakuinkin ennallaan, viittaisi kalojen käyttävän rajallisia resursseja lisääntymiseen somaattisen kasvun kustannuksella. Koiraat siis pyrkivät naaraiden tavoin maksimoimaan lisääntymispotentiaalinsa muuttuvissa ympäristöolosuhteissa.

Kutukannan pituuden ja kuntokertoimen välillä havaittiin selvä yhteys Selkämeren suolapitoisuuteen ja Saaristomeren keväisiin vedenlämpötiloihin vuosina 1984–2017. Tulokset tukevat mahdollista resurssiallokaatiota. Silakan kannalta heikommassa ympäristöolosuhteissa kalat olivat pienempiä ja erityisesti kuntokerroin oli heikompi, mutta GSI:ssä ei havaittu muutosta. Suurempi kuntokerroin viittaa kalan parempiin energiavarastoihin, jolloin sillä on käytössään enemmän resursseja lisääntymiseen (McPherson ym. 2011). Vaikka koiraiden käytettävissä olevat resurssit siis vähenevät olosuhteiden heikentyessä, niiden suhteellinen lisääntymispanos säilyy entisellään, koska ne panostavat enemmän ravinnosta saatavia ja rasvakudokseen sitoutuneita resursseja sukutuotteiden valmistamiseen (Brosset ym. 2016).

Tarkasteltaessa gonadosomaattisen indeksin vuodenaikaisvaihtelua havaittiin heikko negatiivinen yhteys. Tulokset olivat samansuuntaisia kuin aikaisemmassa neljän vuoden mittaisessa tutkimuksessa (Rajasilta ym. 1997). Hajonta on kuitenkin huomattavan suurta. Kutukauden ajankohdassa on vuosien varrella tapahtunut muutosta, eikä kutu ole viime vuosina enää jatkunut pitkälle loppukesään. Tämä saattaa aiheuttaa vinoumaa aineistoon. Toisin kuin naarilla, joiden tilanteessa munien määrän lisäksi myös munien koolla on merkitystä lisääntymismenestykselle, koirilla suuremmat gonadit tarkoittavat enemmän siittiöitä ja

parempaa lisääntymispotentiaalia, mikäli siittiöiden konsentraation maidissa ajatellaan pysyvän vakiona. (Kowalski & Cejko 2019) Kutukauden alussa kutemaan tulevilla koirilla on siis enemmän maitia suhteessa ruumiinpainoon kuin loppukauden lisääntyjillä. Aiempaan tutkimukseen perustuen lisääntyvien kalojen biomassa on suurimmillaan kutukauden alussa (Rajasilta ym. 1993), joten suurempi lisääntymispanos voisi selittyä alkukauden kovemmalla koiraiden välisellä kilpailulla. Sukutuotteiden määrä ei kuitenkaan yksinään riitä mittaamaan lisääntymistehokkuutta koirilla, sillä myös siittiöiden liikkuvuus vaikuttaa ratkaisevasti hedelmöityksen onnistumiseen (Kamler 2005).

LuK-tutkielman puitteissa laajan aineiston analyysit oli pidettävä yksinkertaisina ja tutkimuksen painopiste keskittyi aineiston kuvailuun ja korrelaatioihin, eikä merkittäviä syy-seuraussuhteita päästy tarkastelemaan. Vielä entistä kuvaavampien tulosten saamiseksi tulevaisuudessa, aineistoa voitaisiin käsitellä lineaarisilla tai linearisoiduilla malleilla, jotka huomioisivat aikasarjassa esiintyvää autokorrelaatiota ja mahdollistaisivat muuttujien välisten korrelaatioiden tarkastelua. Fysiologisten ominaisuuksien muutos ajassa ei myöskään välttämättä todellisuudessa ole lineaarista. Käytetyt ei-parametriset keskiarvotestit (Mann–Whitneyn U-testi) johtaa alkuperäisten mittausarvojen korvautumiseen järjestyslukuilla, mikä kadottaa informaatiota todellisesta vaihtelusta. U-testiä päädyttiin kuitenkin käyttämään kaikille muuttujille LuK-tutkielman vaatimusten sekä analyysien vertailukelpoisuuden vuoksi, vaikka joillain muuttujilla normaalijakautuneisuus toteutuikin paremmin.

Aineistoa tutkimukseen oli kerätty sekä kaupallisilla isorysillä että pienemmillä tutkimuskäyttöön tarkoitetuilla tutkimusryksillä. Menetelmien välisiä eroja ja aineistojen vertailukelpoisuutta ei ole juuri tutkittu. Vertailu voisi olla tarpeen niin Saaristomereltä kerätyn aikasarjan kuin kansainvälisten tutkimusten yleistettävyyden kannalta. Tässä tutkimuksessa koerysäaineistoa on kuitenkin vain muutamalla viimeiseltä vuodelta, joten se tuskin vääristää aineistoa merkittävästi.

Ilmastonmuutos aiheuttaa monimutkaisia muutoksia sekä biottisissa että abioottisissa tekijöissä, joiden vaikutusta silakkakannan kuntoon voi olla vaikea ennustaa (Rijnsdorp ym. 2009). Silakka on monien muiden pienikokoisten pelagisten kalalajien tavoin hyvä sopeutumaan muuttuviin ympäristöolosuhteisiin ja sen fysiologisissa ominaisuuksissa näyttäisi olevan paljon plastisuutta (Brosset ym. 2016). Silakka näyttäisi sopeutuvan joustavasti fysiologisilta ominaisuuksiltaan olosuhteiden muuttuessa, mutta ympäristön rasituksesta huolimatta se pyrkii aina maksimoimaan lisääntymispanoksensa. Tässä tutkielmassa saadut

tulokset vahvistavat käsitystä Brosset ym. (2016) esittämästä ajatuksesta, että ympäristöolosuhteiden heikkeneminen ja sen aikaansaama resurssiallokaatio aiheuttaa rakenteellisia muutoksia nopean elinkierron omaavissa pelagisissa kaloissa. Koiraiden tarkemman resurssiallokaation tarkasteluksi koiraille voitaisiin vielä toteuttaa naaraille tehdyn tutkimuksen (Rajasilta ym. 2015) kaltaiset analyysit, joissa tiettyjen ikäluokkien kasvua tarkasteltiin peräkkäisinä vuosina. Tiedon lisääminen silakan kaltaisten taloudellisesti ja ekologisesti tärkeiden avainlajien reagoimisesta ilmastonmuutokseen on kriittistä kalakantojen hoidon ja ylikalastamisen välttämiseksi sekä Itämeren ekosysteemin suojelun kannalta.

Lähteet

- Andersson, L., C. André, K. Johannesson, M. Pettersson. 2023. Ecological adaptation in cod and herring and possible consequences of future climate change in the Baltic Sea. *Frontiers in Marine Science* 10.
- Arula, T., H. Shpilev, T. Raid, E. Sepp. 2019. Thermal conditions and age structure determine the spawning regularities and condition of Baltic herring (*Clupea harengus membras*) in the NE of the Baltic Sea. *PeerJ* 7: e7345.
- Auguie, B. 2017. gridExtra: Miscellaneous Functions for “Grid” Graphics.
- Bagenal, T. B., E. Braum. 1971. Eggs and early life history. Pages 166–198 in W. E. Ricker, editor. *Methods for Assessment of Fish Production in Fresh waters*. Blackwell Scientific Publications: Oxford and Edinburg.
- Bernreuther, M., J.-P. Herrmann, M. A. Peck, A. Temming. 2013. Growth energetics of juvenile herring, *Clupea harengus* L.: food conversion efficiency and temperature dependency of metabolic rate. *Journal of Applied Ichthyology* 29:331–340.
- Bœuf, G., P. Payan. 2001. How should salinity influence fish growth? *Comparative Biochemistry and Physiology Part C: Toxicology & Pharmacology* 130:411–423.
- Brosset, P., J. Lloret, M. Muñoz, C. Fauvel, E. Van Beveren, V. Marques, J.-M. Fromentin, F. Ménard, C. Saraux. 2016. Body reserves mediate trade-offs between life-history traits: new insights from small pelagic fish reproduction. *Royal Society Open Science* 3:160202.
- Eklund, J., M. Rajasilta, P. Laine. 2001. Growth Pattern of Baltic Herring in Relation to Spawning Time. Pages 155–169 in F. Funk, J. Blackburn, D. Hay, A. J. Paul, R. Stephenson, R. Toresen, and D. Witherell, editors. *Proceedings of the Symposium Herring 2000: Expectations for a New Millennium*. University of Alaska Sea Grant, Fairbanks.

- Flinkman, J., E. Aro, I. Vuorinen, M. Viitasalo. 1998. Changes in northern Baltic zooplankton and herring nutrition from 1980s to 1990s: top-down and bottom-up processes at work. *Marine Ecology Progress Series* 165:127–136.
- Flores, A., R. Wiff, K. Ganiyas, C. T. Marshall. 2019. Accuracy of gonadosomatic index in maturity classification and estimation of maturity ogive. *Fisheries Research* 210:50–62.
- Griffin, F. J., M. C. Pillai, C. A. Vines, J. Kääriä, T. Hibbard-Robbins, R. Yanagimachi, G. N. Cherr. 1998. Effects of Salinity on Sperm Motility, Fertilization, and Development in the Pacific Herring, *Clupea pallasii*. Page Reference: *Biol. Bull.*
- Kääriä, J., G. Aneer, J. Eklund, N. Jönsson, M. Naarminen, M. Rajasilta. 2001. A Tagging Experiment on Spring-Spawning Baltic Herring (*Clupea harengus membras*) in Southwest Finland in 1990–1998. *Herring: Expectations for a new millennium*:599–609.
- Kamler, E. 2005. Parent–egg–progeny Relationships in Teleost Fishes: An Energetics Perspective. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 15:399–421.
- Kowalski, R. K., B. I. Cejko. 2019. Sperm quality in fish: Determinants and affecting factors. *Theriogenology* 135:94–108.
- Lorin-Nebel, C., G. Charmantier. 2007. The ontogeny of osmoregulation in teleosts. Pages 349–384 *Recent Progres en Ecophysiologie Marine: Respiration et Osmoregulation. proceeding.*
- Mäkinen, K., I. Vuorinen, J. Hänninen. 2017. Climate-induced hydrography change favours small-bodied zooplankton in a coastal ecosystem. *Hydrobiologia* 792:83–96.
- McPherson, L. R., A. Slotte, C. Kvamme, S. Meier, C. T. Marshall. 2011. Inconsistencies in measurement of fish condition: a comparison of four indices of fat reserves for Atlantic herring (*Clupea harengus*). *ICES Journal of Marine Science* 68:52–60.
- Möllmann, C., G. Kornilovs, M. Fetter, F. W. Köster. 2004. Feeding ecology of central Baltic Sea herring and sprat. *Journal of Fish Biology* 65:1445–1664.
- Peltonen, H., J. Raitaniemi, R. Parmanne, J. Eklund, K. Nyberg, F. Halling. 2002. Age determination of Baltic herring from whole otoliths and from neutral red stained otolith cross sections. *ICES Journal of Marine Science* 59:323–332.
- R Core Team. 2023. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Raitaniemi J., Sairanen S. 2022. Kalakantojen tila vuonna 2021 sekä ennuste vuosille 2022 ja 2023. Silakka, kilohaili, turska, lohi, meritaimen, siika, kuha, ahven ja hauki. Luonnon vara- ja biotalouden tutkimus 72/2022. Helsinki.
- Rajasilta, M., J. Eklund, J. Hänninen, M. Kurkilahti, J. Kääriä, P. Rannikko, M. Soikkeli. 1993. Spawning of herring (*Clupea harengus membras* L.) in the Archipelago Sea. *ICES Journal of Marine Science* 50:233–246.

- Rajasilta, M., J. Eklund, J. Hänninen, I. Vuorinen, P. Laine. 2015. Female Baltic herring *Clupea harengus* allocate resources from growth to reproduction in poor feeding conditions. *Journal of Fish Biology* 86:575–591.
- Rajasilta, M., J. Hänninen, T. Karpela, K. Mäkinen, P. Ollenu-Chuasam, J. Sahlstén, J.-P. Suomela. 2022. Silakan rasvapitoisuuden ja rasvojen laadun ajallinen ja alueellinen vaihtelu Saaristomerellä.
- Rajasilta, M., J. Hänninen, L. Laaksonen, P. Laine, J.-P. Suomela, I. Vuorinen, K. Mäkinen. 2019. Influence of environmental conditions, population density, and prey type on the lipid content in Baltic herring (*Clupea harengus membras*) from the northern Baltic Sea. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 76:576–585.
- Rajasilta, M., J. Hänninen, I. Vuorinen. 2014. Decreasing salinity improves the feeding conditions of the Baltic herring (*Clupea harengus membras*) during spring in the Bothnian Sea, northern Baltic. *ICES Journal of Marine Science* 71:1148–1152.
- Rajasilta, M., P. Laine, J. Paranko. 2011. Current growth, fat reserves and somatic condition of juvenile Baltic herring (*Clupea harengus membras*) reared in different salinities. *Helgoland Marine Research* 65:59–66.
- Rajasilta, M., K. Mäkinen, S. Ruuskanen, J. Hänninen, P. Laine. 2021. Long-Term Data Reveal the Associations of the Egg Quality With Abiotic Factors and Female Traits in the Baltic Herring Under Variable Environmental Conditions. *Frontiers in Marine Science* 8.
- Rajasilta, M., J. Paranko, P. T. Laine. 1997. Reproductive characteristics of the male herring in the northern Baltic Sea. *Journal of Fish Biology* 51:978–988.
- Rijnsdorp, A. D., M. A. Peck, G. H. Engelhard, C. Möllmann, J. K. Pinnegar. 2009. Resolving the effect of climate change on fish populations. *ICES Journal of Marine Science* 66:1570–1583.
- Rönkkönen, S., E. Ojaveer, T. Raid, and M. Viitasalo. 2004. Long-term changes in Baltic herring (*Clupea harengus membras*) growth in the Gulf of Finland. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 61:219–229.
- Trippel, E. A. 2003. Estimation of Male Reproductive Success of Marine Fisheries. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science* 33:81–113.
- Tuomi, L., E. Miettunen, P. Alenius, K. Myrberg. 2018. Evaluating hydrography, circulation and transport in a coastal archipelago using a high-resolution 3D hydrodynamic model. *Journal of Marine Systems* 180:24–36.
- Wickham, H. 2016. *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag New York.