

Pro gradu –tutkielma

**Rannan halkoisjalkaisäyriäisten (Mysidacea) silakan
(*Clupea harengus v. membras* L.) mätimuniin ja
vastakuoriutuneisiin poikasiin kohdistama saalistus**

Jyrki Torniainen



Jyväskylän yliopisto

Bio- ja ympäristötieteiden laitos

Kalabiologia ja kalatalous

23.1.2007

JYVÄSKYLÄN YLIOPISTO, Matemaattis-luonnontieteellinen tiedekunta

Bio- ja ympäristötieteiden laitos

Kalabiologia ja kalatalous

TORNIAINEN JYRKI, T.: Rannan halkoisjalkaisäyriäisten (Mysidacea) silakan (*Clupea harengus v. membras* L.) mätimuniin ja vastakuoriutuneisiin poikasiin kohdistama saalistus

Pro gradu: 30 s.

Työn ohjaajat: Dos. Maiju Lehtiniemi, Prof. Juha Karjalainen

Tarkastajat: Prof. Juha Karjalainen, FT Jari-Pekka Pääkkönen

Tammikuu 2007

Hakusanat: silakka, *Clupea harengus membras*, *Neomysis integer*, *Praunus flexuosus*, halkoisjalkaisäyriäinen, Mysidacea, saalistus, mätimuna, poikanen

TIIVISTELMÄ

Silakalla (*Clupea harengus v. membras* L.) ja Itämeren halkoisjalkaisäyriäisillä (Mysidacea) esiintyy peto-saalis vuorovaikutus. Ulapan halkoisjalkaiset ovat aikuisten silakoiden tärkeää ravintoa, kun taas rantavyöhykkeen halkoisjalkaiset käyttävät silakan nuoruusvaiheita (mäti ja vastakuoriutuneet poikaset) ravintonaan. Silakka kutee alkukesällä rantavyöhykkeeseen, jolloin mäti ja poikaset ovat alttiina halkoisjalkaisten saalistukselle. *Neomysis integer* liikkuu suurina parvina rantavedessä eikä niinkään viihdy kasvillisuusvyöhykkeessä, vaan avoimemmassa rantavedessä. Suurikokoisin *Praunus flexuosus* ja pienikokoisin *Praunus inermis* viihtyvät kasvillisuuden seassa ja niitä havaitaan harvoin avoimilta rannoilta. Kokeiden tuloksista havaitaan, että *N. integer* syö huuhtoutuneita mätimunia. Syöntiä eivät vähennä vaihtoehtoiset ravintokohteet (vastakuoriutunut silakanpoikanen tai eläinplankton), vaan sora-alusta. Tällöin syöntimäärät pienenevät olemattomiin. *P. flexuosus* -lajilla vaihtoehtoisen ravinnon tulokset ovat samansuuntaiset. *P. inermis* ei ollut mätimunakokeissa mukana, mutta se käyttäytynee kuten *P. flexuosus*. Suurikokoisin laji syö silakanpoikasia eniten ja tehokkaimmin. Poikasten syöntiä vähentää merkittävästi mätimunien läsnäolo, jolloin saalistus näyttää kohdistuvan mätimuniin. Eläinplanktonilla ei ole vaikutusta poikasten syöntiin. Mätimunat näyttävät olevan monella tapaa parempaa ravintoa kuin poikaset. Mäti ei karkaa ja sitä on paljon, sen koko on optimaalinen ja käsiteltävyys on melko helppoa. Lisäksi se näyttäisi olevan ravintoarvoltaan poikasia parempi. Poikaset myös kasvavat melko nopeasti saavuttamattomiin tai liikkuvat halkoisjalkaisten ulottumattomiin. Täten halkoisjalkaisten silakan nuoruusvaiheisiin kohdistama saalistus painottuisikin mätimuniin ja poikasten saalistus olisi satunnaisempaa. Vaikutus lienee kuitenkin paikoittaista. Suuret *N. integer* -parvet voivat syödä suurenkin määrän mätiiä liikkeessaan silakan kutualueilla, mutta kohteena saattaa olla kehittymätön huuhtoutunut mäti, jolloin vaikutusta kuoriutuviin poikasmääriin ei olisi. Sitä vastoin *Praunus* -lajit voivat olla tehokkaampiakin, niiden syödessä kasvillisuuteen kiinnittyneitä kehittyviä mätimunia.

UNIVERSITY OF JYVÄSKYLÄ, Faculty of Mathematics and Science

Department of Biological and Environmental Science

Fish Biology and Fisheries

TORNIAINEN JYRKI, T.: Predation of littoral mysids on eggs and yolk-sac larvae of Baltic herring (*Clupea harengus v. membras* L.)

Master of Science Thesis: 30 p.

Supervisors: Docent Maiju Lehtiniemi, Prof. Juha Karjalainen

Inspectors: Prof. Juha Karjalainen, PhD Jari-Pekka Pääkkönen

January 2007

Key Words: Baltic herring, *Clupea harengus membras*, *Neomysis integer*, *Praunus flexuosus*, Mysidacea, predation, egg, yolk-sac larvae

ABSTRACT

Baltic herring (*Clupea harengus v. membras* L.) and mysids (Mysidacea) of Baltic Sea have a predator-prey interaction. Pelagic mysids are one of the main prey of adult Baltic herring, while littoral mysids prey on eggs and hatched yolk-sac larvae of herring. Herring spawns near the shore in early spring and summer. At that time, eggs and larvae are vulnerable for predation of mysids. *Neomysis integer* swims in great shoals onshore. It is not tied to vegetation zone in contrast to rarer *Praunus* –species. In these experiments, it was found that *N. integer* preys on eggs which are washed away. Other alternative food (yolk-sac larvae or zooplankton) had no effect on the amount of eaten eggs. Only gravel in the bottom of the aquarium lowers the amount of eaten eggs to nearly zero. The results of *P. flexuosus* had the same trend. *P. inermis* was not included in egg experiments, but it can be assumed that it has the same kind of behaviour than *P. flexuosus*. The largest species *P. flexuosus* eats yolk-sac larvae more than other mysids and most efficiently. The amount of eaten larvae seems to decrease when eggs were added. Then predation focuses on eggs. Zooplankton addition had no effect on the amount of eaten larvae. The eggs seem to be better food in many ways compared with larvae. Eggs will not escape and it is numerous, egg size seems to be optimal and handling relatively easy. In addition, eggs seem to be even better for nutritive value. Larvae also grow and migrate pretty fast out of reach of mysids. So, the predation of littoral mysids on early life stages of herring seems to be focused on eggs and predation on larvae appears more random. The effect of predation is probably local. The large shoals of *N. integer* are able to eat large amounts of herrings' eggs, while they are moving around the spawning areas. But in that situation, the target of predation might be the undeveloped eggs which have been washed away. Thus, the effect on the amount of recruiting yolk-sac larvae is zero. Whereas the effect of *Praunus* –species can be more important, because they prey on the developing eggs which are attached to vegetation.

Sisältö

1. JOHDANTO	5
2. AINEISTO JA MENETELMÄT	8
2.1. Kokeiden järjestelyt	8
2.2. Mätikokeet	9
2.3. Poikaskokeet	11
2.4. Syöntitehokkuus	12
2.5. Mahat ja videointi	12
2.6. Havaintoaineiston käsittely ja tilastolliset menetelmät	12
3. TULOKSET	14
3.1. Mätikokeet	14
3.2. Poikaskokeet	15
3.3. Syöntitehokkuus sekä hiilen ja typen osuus mätimunissa ja poikasissa	17
3.4. Halkoisjalkaisten koon vaikutus syöntimääriin	19
3.5. Mahat ja videointi	19
4. TULOSTEN TARKASTELU	20
4.1. Vaikutus mätimuniin	20
4.2. Vaikutus poikasiin	21
4.3. Optimaalinen saalistusteoria	23
4.4. Arvio halkoisjalkaisten kokonaisvaikutuksesta silakan nuoruusvaiheisiin	24
Kiitokset	27
Kirjallisuus	27

1. JOHDANTO

Itämeri on ollut joitakin vuosikymmeniä muutoksen paineen alla. Muun muassa rehevöityminen ja suolaisuuden väheneminen vaikeuttavat Itämeren eliöiden elämää ja aiheuttavat niille sopeutumispaineita (Flinkman ym. 1998). Silakka (*Clupea harengus v. membras* L.) on pitkään ollut Itämeren tärkein talouskala. Koko Itämeressä pyydettiin silakkaa vuonna 2001 noin 309 milj. kiloa (Anonyymi 2005). Suomessa pyynti oli vuonna 2004 noin 71 milj. kiloa, arvoltaan yli 9 milj. euroa (Anonyymi 2004).

Silakoiden koossa ja kunnossa on havaittu muutoksia ja niiden on havaittu laihtuneen ja pienentyneen (Cardinale & Arrhenius 2000). Samoin lisääntymisessä on havaittu ongelmia. Mäti huuhtoutuu irti alustastaan ja tuhoutuu. Tähän ja muihin lisääntymisongelmiin pidetään syynä rehevöitymistä, vilkasta laivaliikennettä ja väylien varrelle jätettyjä ruoppausmassoja. Potkurivirrat levittävät massoja vielä entisestään edemmäs kutualueille ehkäisten mädin kiinnittymistä. Huuhtoutuneesta silakan mädistä ei kehity poikasia (Vahteri & Vuorinen 2001).

Silakoiden pääasiallisessa ravinnossa, eläinplanktonissa ja niiden populaatioissa, on myös havaittu muutoksia ja lajisuhteet näyttävät muuttuneen (Bonsdorff ym. 1996, 1997). Merelliset, suuret hankajalkaiset ovat vähentyneet ja makeamman veden lajit ovat runsastuneet (Flinkman ym. 1998). On kuitenkin muistettava, että silakkakannan muutoksiin ja vaihteluihin vaikuttaa myös lajin luontainen kannanvaihtelu. Silakoiden määrä ja kunto voivat olla myös tiheydestä riippuvia. Jos kalayksilöitä on paljon, voivat ne ehkä hiukan huonommin, jos ravintokilpailu on kovaa. Edellä mainittujen epäedullisten seikkojen vuoksi on tärkeää tietää, miten ja mitkä tekijät vaikuttavat silakkakannan muutoksiin. Silakanpoikasia tutkimalla voidaan saada viitteitä mm. kutukannan koossa mahdollisesti tapahtuvista muutoksista ja ennustaa tulevien vuosiluokkien kokoja (Axenrot & Hansson 2003, Hakala ym. 2003).

Silakka on sillin Itämeressä elävä alalaji, joka on yleensä pienikasvuisempi kuin silli (Parmanne & Sjöblom 1986, Koli 1990). Silakan kutu alkaa keväällä jäiden lähtiessä. Suomen rannikolla pääosa kutee touko-kesäkuussa, vaikka kutevia kaloja tavataan vielä heinä-elokuussakin. Veden lämpötila on kudun alkaessa 5-6°C, ja syvyys vaihtelee alle metristä lähes kymmeneen metriin (Parmanne & Sjöblom 1986, Aneer 1989). Rajasilta ja Ranta-aho (1981) havaitsivat Pohjois-Airistolla mätimunien olevan 0,2-2 m syvyydellä ja vedenlämpötila ensimmäisten poikasten kuoriutuessa oli noin 12°C. Kutu tapahtuu yleensä kovalla pohjalla, mutta alustamateriaalilla ei tunnu olevan sen enempää merkitystä (Aneer 1989). Mäti takertuu alustaansa, mutta voi irrota ja ajelehtia aallokon ja virtausten vaikutuksesta. Suurin osa syödystä silakan mädistä saattaa juuri olla huuhtoutunutta. Pohjois-Airistolla huuhtoutumisen on havaittu olevan 98 % (Vahteri & Vuorinen 2001). Oulasvirta ym. (1985) havaitsivat Helsingin edustalla kutevan silakan mädin huuhtoutumisosuudeksi 27,9 %. Tavallisesti se takertuu pohjakaasveihin, mutta sitä on myös kivillä, soralla ja hiekalla; pehmeillä liejupohjilla sitä ei yleensä tavata (Parmanne & Sjöblom 1986, Rajasilta ym. 1986). Suosituilla kutupaikoilla mätimunien saattaa olla pohjalla jopa kerroksittain. Tällöin alimpien mätimunien kehitys hidastuu ja osa niistä kuolee (Parmanne & Sjöblom 1986). Hedelmöityksestä poikasten kuoriutumiseen tarvitaan lämpötilasta riippuen 6-15 vuorokautta. Vastakuoriutunut poikanen on 6-7 mm:n pituinen, pitkänhoikka ja läpikuultava. Poikaset oleskelevat kesällä päivisin parvissa lähellä pintaa (Sjöblom & Parmanne 1978, Hudd 1982, Koli 1990). Tyypillistä on myös, että poikasia on Suomessa vain rannikon tuntumassa, ei ulapalla. Tämä johtuu siitä, että kutupaikat sijaitsevat matalassa lähellä rantaa ja pienet poikaset liikkuvat vähän. Poikaset kasvavat noin 0,3 mm päivässä. Pieni poikanen saa aluksi ravintonsa ruskuaispussista, joka häviää

kalan ollessa noin 8 mm:n mittainen. Tämän jälkeen sen on löydettävä itse ravintonsa (Parmanne & Sjöblom 1986). Pienimmät poikaset kärsivät suurimmasta kuolleisuudesta. Houde (1994) on havainnut, että suurimmat tappiot silakan nuoruusvaiheille aiheutuvat veden alhaisesta lämpötilasta, ravinnon huonosta saatavuudesta ja tuulesta. Saalistuksella on myös varmasti merkitystä.

Monet selkärangattomat käyttävät ravintonaan kalojen mätimunia ja poikasia. Äyriäisten joukossa (Crustacea) tunnetaan useissa lahkoissa tehokkaita petoja, muun muassa halkoisjalkaiset (Mysidacea), krillit (Euphausiidae) ja katkat (Hyberiidae, Gammaridae). Lisäksi meduusat (Scyphozoa), kampamaneetit (Ctenophores) ja kotilot (Gastropoda) saalistavat kaloja ja niiden poikasia (Bailey ym. 1993, Paradis ym. 1996). Merivedestä lähes puuttuvat hyönteiset (Insecta) ovat nekin potentiaalisia saalistajia, ja murtovedessä ja makeassa vedessä niitä ja niiden toukkia tavataan yleisesti (esim. sudenkorennot) (Williams & Hamm, 2000).

Halkoisjalkaiset ovat katkarapua muistuttavia, mutta pienempiä ja hennompia äyriäisiä. Naaraat ovat usein koiraita suurempia ja runsaslukuisempia (Särkkä 1986). Halkoisjalkaisia esiintyy Itämeren rantavyöhykkeessä ja ulapalla. Suomen rannikon rantavyöhykkeessä esiintyvät *Neomysis integer*, *Praunus flexuosus* ja *P. inermis*. Rannan halkoisjalkaisista *N. integer* esiintyy koko Suomen merialueella. Laji kestää hyvin suolaisuuden vaihteluita ja esiintyy usein melko makeassa vedessä (Mauchline 1971a, Arndt & Jansen 1986, Särkkä 1986). *Praunus* -lajit ovat puolestaan sitoutuneet enemmän rakkolevävyöhykkeeseen ja korkeampaan suolapitoisuuteen (McLusky 1979) ja lajien yksilömäärät ovat myös pienemmät verrattuna *N. integer* -lajiin (Kotta & Kotta 1999). *Praunus* -lajit esiintyvät koko Suomenlahdella, mutta Pohjanlahdella vain Merenkurkun korkeudelle saakka (Särkkä 1986). Kaikki kolme lajia elävät ajoittain kuitenkin samoilla paikoilla rakkolevävyöhykkeessä tai sen tuntumassa (Mauchline 1971b), jolloin niiden aiheuttama saalistuspaine on korkeimmillaan. *N. integer* eroaa *Praunus* -lajeista siten, että se oleskelee usein valtavina massoina useimmiten rantakasvillisuuden ulkopuolella. Arndt ja Jansen (1986) havaitsivat jopa useita satoja yksilöitä/m³, jolloin parvessa saattaa olla useita tuhansia yksilöitä. Laji viihtyy myös hieman viileämmässä vedessä ja siirtyy kesällä rantaveden lämmitettyä syvemmälle vähälukuisempien *Praunus* -lajien jäädessä kasvillisuusvyöhykkeen vaikutuspiiriin (Kotta & Kotta 1999). *Praunus* -lajit etsivät ravintonsa rakkolevän (tai muun vesikasvin) seasta ja väleistä. *P. flexuosus* -lajin on havaittu ”partioivan” rakkolevävyöhykkeessä olevissa aukoissa ja sen yläpuolella. Se ei kuitenkaan koskaan poistu kovin kauas suojapaikoiltaan (Flinkman J. 2005, suullinen tiedonanto). Rantavyöhykkeen lajit eroavat ulapan *Mysis* -lajeista sillä, että ne eivät kuljeta jälkeläisiään sikiötaskuissaan talvella vaan lisääntyminen tapahtuu keväällä ja kesällä (Mauchline 1971a,b). Itämeren ulapan halkoisjalkaiset (*Mysis relicta* ja *M. mixta*) eivät viihdy kirkkaassa valossa, koska niiden silmät ovat herkät suoralle auringon valolle ja ne voivat vaurioitua (Lindström 2000). Lisäksi ne viihtyvät syvemmällä viileässä vedessä, jolloin saalistus tapahtuu pääasiassa tuntoaistien avulla (Viherluoto & Viitasalo 2001a). Pohjoisella Itämerellä ulapan lajeilla on yksi sukupolvi vuodessa (Rudstam ym. 1986). Naaraat laskevat nuoret yksilöt sikiötaskustaan aikaisin keväällä jäiden lähdön jälkeen, jonka jälkeen naaraat kuolevat pian. Lisääntyminen tapahtuu myöhään syksyllä (Rudstam & Hansson 1990). Halkoisjalkaiset sekä suodattavat ravintoa passiivisesti että saalistavat eläinplanktonia aktiivisesti (Mauchline 1971a,b, Bowers & Vanderbloeg 1982, Viherluoto 2001). Lisäksi halkoisjalkaiset käyttävät ravintonaan hajonnutta eloperäistä ainesta (detritus) (Mauchline 1971a), niin mikseivät huuhtoutuneita, kuolleita mätimuniakin. Mätimunien ja vastakuoriutuneiden kalanpoikastenkin saalistuksesta on havaintoja (Bailey ym. 1993, Lehtiniemi 2005, suullinen tiedonanto).

Selkärangattomien kaloihin kohdistuvaan saalistukseen vaikuttavat monet tekijät. Saaliin ja saalistajan fysiologiset ja anatomiset ominaisuudet ovat merkittäviä. Saaliin koko rajoittaa merkittävästi selkärangattomien saalistusta. Paradis ym. (1996) havaitsivat laboratoriokokeissaan, että meduusojen ja äyriäisten saalistus laskee suoraviivaisesti kalanpoikasten koon kasvaessa. Lisäksi vuoden- ja vuorokaudenaika, kalanpoikasten ja mätimunien tiheys vesimassassa tai pohjalla, sekä veden fysikaaliset ominaisuudet vaikuttavat myös oleellisesti saalistukseen. Paradis ym. (1996) havaitsivat myös, että meduusojen saalistukseen vaikuttivat altaan koko, lämpötila ja kokeen kesto, kun taas äyriäisten saalistukseen vaikutti ainoastaan altaan koko. Altaan tilavuuden pienetessä saalistusteho kasvoi. Kampamaneettien ja kalojen saalistus kasvoi kalanpoikasten koon kasvaessa, mutta laskee taas tietyn koon jälkeen. Selkärangattomat ovat yleensä pienempiä ja hitaampia uimareita kuin kalat. Kalojen mätimunat ja vastakuoriutuneet poikaset ovat sitä vastoin hidasliikkeisiä ja paremminkin ajelehtivat veden mukana tai ovat kiinnittyneinä erilaisiin alustoihin. Tällöin ne ovat potentiaalisia saaliita selkärangattomille. Bailey ym. (1993) havaitsivat tutkimuksessaan, että yksinään katkat (*Gammaridae*) käyttivät tarjolla olevasta alaskanseitin (*Theragra chalcogramma*) mädistä 14%. Yleisimmäksi kalanpoikasten kuolleisuuden aiheuttajaksi on havaittu nälkiintyminen ja sen myötä kasvanut saaliisijoutumisriski. Varsinkin aivan pienillä poikasilla nälkiintyminen on merkittävämpää, mutta hieman myöhemmin saalistus on tärkein kuolleisuuden aiheuttaja (Paradis ym. 1996). Veden lämpötilalla on vaikutusta saalistuksen onnistumiselle. Jos vesi on hyvin kylmää eliöiden liikkeet hidastuvat ja kohtaamistodennäköisyys ja toisaalta saalistusintensiteetti usein vähenevät. Lämpötila ja sen muutokset usein myös aiheuttavat eliöiden vertikaalisen jakautumisen muutoksia vesipatsaassa. Paradis ym. (1996) havaitsivat, että meduusat eivät kykene korkeammissa lämpötiloissa yhtä tehokkaaseen saalistukseen kuin alhaisemmissa lämpötiloissa.

Silakan ja halkoisjalkaisten välillä esiintyy peto-saalis-vuorovaikutus. Halkoisjalkaiset saalistavat silakan mätää ja pieniä poikasia, mutta suuremmat silakat saalistavat jo vuorostaan halkoisjalkaisia, jotka ovat yksi silakan tärkeimpiä ravintokohteita (Aneer 1980, Koli 1990). Runsaasti esiintyessään halkoisjalkaisilla voi olettaa olevan merkitystä silakan selviytymiseen. Tämän tutkimuksen tarkoituksena oli kokeellisesti selvittää Itämeren rantavyöhykkeen halkoisjalkaisäyriäisten saalistuksen (*Neomysis integer*, *Praunus flexuosus* ja *P. inermis*) vaikutusta silakan selviytymiseen, eli selvittää kuinka paljon ja millä teholla eri lajit voivat silakan mätimunia ja poikasia syödä? Kokeissa tutkittiin myös vaihtoehdoisen ravintokohteen merkitystä halkoisjalkaisten saalistukseen. Tätä varten osa kokeissa olleiden halkoisjalkaisten vatsojen sisällöstä tutkittiin mikroskoopin alla, jotta saatiin viitteitä ravintokohteen valinnasta. Lisäksi selvitettiin miten saalistukseen vaikuttavat erilaiset alustat, joille silakoiden tiedetään kutevan tai mädin huuhtoutuvan ja onko lajeilla eroa syöntimäärissä, ja johtuvatko mahdolliset erot kenties lajien kokoerosta vai jostain muusta tekijästä? Lisäksi tutkittiin, kumpi on parempaa ravintoa halkoisjalkaisille, mätimunat vai poikaset? Tarkoituksena oli myös löytää silakanpoikaselle maksimikoko, jota halkoisjalkaiset vielä pystyvät ottamaan kiinni ja syömään. Halkoisjalkaisten saalistustavasta haluttiin myös saada tietoa, eli havainnoitiin kuinka mätimunien ja poikasten kiinniotto tapahtuu. Tietoa halkoisjalkaisten saalistuksesta kalojen nuoruusvaiheilla on niukalti ja aihetta onkin varsin vähän tutkittu.

Tämä opinnäytetyö on tehty osana Suomen Akatemian ja Walter ja Andrée de Nottbeckin säätiön rahoittamaa Dos. Maiju Lehtiniemen johtamaa projektia: Lajien välinen kilpailu ja killansisäinen saalistus muuttuvan Itämeren ylemmillä trofiatasoilla: vaikutukset silakkapopulaation kasvulle?

2. AINEISTO JA MENETELMÄT

2.1. Kokeiden järjestelyt

Tutkimuksen kaikki kokeet suoritettiin Tvärminnen eläintieteellisen aseman (Helsingin yliopisto) akvaariohuoneessa. Tutkimuksen ajankohta oli 17.5.-16.6.2005. Akvaariohuoneessa oli säädettävä lämpötila sekä kellokytketty valaistus. Kaikki kokeet suoritettiin valaistuksen ollessa päällä ja lämpötila säädettiin vakioksi (12°C). Akvaarioiden tilavuus oli 2 litraa ja ne olivat kuution muotoisia, jolloin sivun pituus oli noin 14 cm. Kokeissa käytetty vesi oli suodatettua merivettä (10 µm). Suodatuksella taattiin ettei veden mukana tule vaihtoehtoisia ravintopartikkeleita, vaan kaikki ravinto on kokeen laatijan puolesta kontrolloitua. Kokeiden aikana hapetus ja veden kierto oli poistettu ja koeakvaarioiden eteen laitettiin tumma, valoa läpäisemätön muovipeite, jotta mahdolliset, mm. ihmisten liikkumisesta aiheutuneet häiriöt, jäisivät mahdollisimman vähälle. Kokeiden välillä akvaariot huuhdeltiin huolellisesti suodatetulla merivedellä. Jokaiseen kokeeseen tehtiin viisi toistoa ja kokeessa olleet halkoisjalkaiset säilöttiin kokeen jälkeen etanoliin myöhemmin tapahtuvaa sukupuolen, pituuden ja vatsan sisällön määrittämistä varten. Pituus määritettiin kuonosta (rostrum) takaruumiin viimeisen jaokkeen (telson) kärkeen mikroskoopin okulaarissa olevan mitta-asteikon avulla. *P. flexuosus* oli lajeista kookkain ja *P. inermis* pienin. Kokeissa olleiden kolmen lajin yksilöiden keskimääräiset pituudet ja keskihajonta olivat: *P. flexuosus* 18,1±1,5 mm, *N. integer* 13,4±1,6 mm ja *P. inermis* 10,4±1,0 mm. Kaikki kokeissa tehdyt ja tapahtuneet mittaukset, laskennat ja muut järjestelyt suoritti yksi ja sama henkilö. Halkoisjalkaisten ja emosilakoiden pyynnissä toimivat useat henkilöt ja mädin haudonnasta ja poikasten kasvatuksesta vastasi iktyonomiopiskelija Janne Lindeberg.

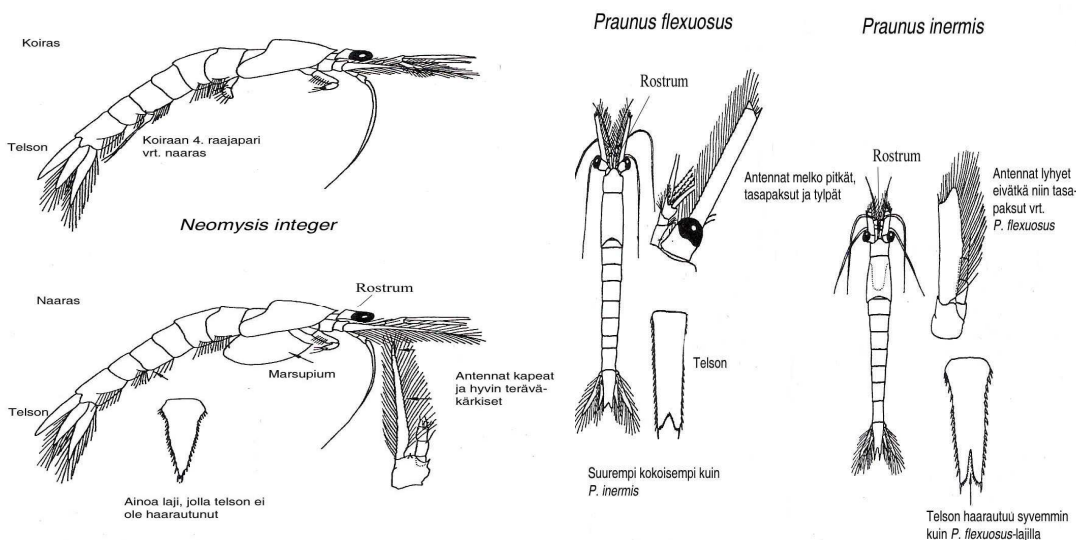
Kokeiden satunnaistaminen tuotti merkittävän ongelman, koska silakan mädin ja poikasten saanti ei ollut millään tavalla säännöllistä. Tämä aiheuttaakin tutkimukseen ajallista valetoistoa. Jonain päivänä mätää tai poikasia ei saatu ollenkaan ja jonain toisena päivänä niitä oli tuhansia. Tällöin pyrittiin tekemään niin paljon kokeita, kuin tilojen ja akvaarioiden puolesta oli mahdollista. Akvaarioita oli käytössä enimmillään kymmenen kappaletta. Halkoisjalkaisia oli aina riittävästi ja yksilöt valittiin satunnaisesti. Käsittelyjen satunnaistamisen puutteellisuus ja ajallinen valetoisto on otettava huomioon tuloksia tarkasteltaessa.

Emokalojen pyynnissä kokeilimme virkistyskalastajien hyväksi havaitsemaa tapaa pyytää silakoita litkaamalla. Tällöin siimaan kiinnitetään useita (4-10 kpl) suurehkoja, kirkkaita yksihaaraisia koukkuja ilman minkäänlaista syöttiä (litka). Siiman päähän kiinnitetään lisäksi paino (n. 20 g), joka vetää siiman koukkuineen haluttuun syvyyteen. Koukkuja nosteltiin virvelinvavan ja –kelan avulla oletetulla silakoiden oleskelupaikalla Lappohjan Prediumin satamalaiturilla. Tällä menetelmällä saimme kaikki tutkimukseen tarvittavat emokalat. Kalan kutukypsyys ja sukupuoli kyettiin määrittämään kalan ollessa hengissä ja hyvissä voimissa. Näin sellaiset kalat, joita ei tarvittu, voitiin vapauttaa.

Halkoisjalkaiset pyydettiin käsihaavilla tai kalanpoikasnuotalla rantavedestä ja rakkolevävyöhykkeestä. Kaikki kolme lajia poikkeavat hieman toisistaan ulkonäöltään ja elintavoiltaan (kuva 1). *N. integer* -lajia oli helppo saada tarvittava määrä, samoin *P. flexuosus* -lajia. Sen sijaan *P. inermis* on harvinainen Tvärminnen rannoilla ja tämän vuoksi sillä suoritettiin vain kaksi koetta. Halkoisjalkaislajit määritettiin akvaariohuoneessa ja laitettiin lajeittain eri saaveihin. Saavit olivat tilavuudeltaan 40 litraa ja niihin laitettiin kevyt ilmastus paineilamalla akvaariohuoneen seinästä. Lisäksi *Praunus* -lajeille laitettiin rakkolevää suojaksi. Niitä ruokittiin myös muutaman päivän välein

elävällä eläinplanktonilla, jota haettiin Tvärminnen edustan syvänteestä planktonhaavilla. Halkoisjalkaiset säilyivät virkeinä noin viikon, jonka jälkeen oli haettava uudet. Kokeisiin käytetyt halkoisjalkaiset paastosivat noin vuorokauden verran ennen koetta, jotta koeysilöt olisivat yhtä nälkäisiä.

Mätimunien laskemisessa huomattiin, että lopputuloksessa on hieman vaihtelua, vaikka oltaisiin kuinka tarkkoja tahansa. Tämän vuoksi rakkolevällä, soralla ja vapaana vedessä olevilla hedelmöitettyillä mätimunilla suoritettiin ns. laskukontrolli, jossa mätimunat laitettiin alustalle ilman petoja ja laskettiin jokaisella alustalla kuuteen kertaan. Näin saatiin arvio siitä, kuinka paljon laskemisessa tulee virhevaihtelua mätimunien määrässä.



Kuva 1. Rantaveden halkoisjalkaisäyriäiset ja niiden tuntomerkit (Köhn 1992).

2.2. Mätikokeet

Kokeissa syötettiin hedelmöitettyä silakan mätää eri alustoilla halkoisjalkaisäyriäislajeille. Silakan mätä saatiin kutukypsistä naaraista lypsämällä se puhtaaseen ja kuivaan pakasterasiaan ja lisäämällä joukkoon muutaman koiraan maiti. Tämän jälkeen rasiaan lisättiin merivesi, jolloin hedelmöityminen tapahtui (kuivahedelmöitys). Tällä tavoin käsitellyllä mädillä tehtiin halutut mätikokeet (Taulukko 1.). Silakan mätimunista määritettiin hiilen ja typen määrät Tvärminnen eläintieteellisen aseman massaspektrometrillä (Europa Scientific ANCA-MS 20-20 $^{15}\text{N}/^{13}\text{C}$ mass spectrometer).

Mätimunien määräksi valittiin 500 kpl/akvaario ja halkoisjalkaisia 5 yksilöä/akvaario. Mätimunat laskettiin mikroskoopin alla laskurin, pinsettien ja pipetin avulla. Mätimunat olivat joko kokonaan irrallaan toisistaan tai muutaman munan ryppäissä. Mätimunamäärä osoittautui hyväksi, koska niitä ei syöty loppuun ja niitä oli halkoisjalkaisille koko kokeen ajan riittävästi saatavilla. Laskemisen nopeutumiseksi mätimunia olisi voinut olla vähemmänkin, sillä niitä syötiin yleensä alle 100kpl/akvaario.

Ennen kun halkoisjalkaiset laitettiin akvaarioihin, niihin lisättiin vesi, alusta, alustaan kiinnitetyt mätimunat ja mahdollinen vaihtoehtoinen ravintokohde. Koe alkoi, kun halkoisjalkaisyksilöt siirrettiin akvaarioon. Kokeiden jälkeen akvaarioiden vesi sihdattiin (200 µm) alustoineen ja sihti huuhdeltiin tarkasti petrimaljaan. Jäljelle jääneet mätimunat laskettiin petrimaljalta mikroskoopin alla. Lisäksi alustat (sora, rakkolevä) käytiin läpi mikroskoopin alla sinne mahdollisesti jääneiden mätimunien varalta. Osa syödyistä mätimunista saattoi olla kuolleita, koska kokeeseen valitussa hedelmöitetystä mädissä saattoi olla myös hedelmöittymättömiä mätimunia, tai hedelmöittymisen jälkeen kuolleita alkioita. Mätikokeiden kesto oli kuusi tuntia.

Mätikokeissa tehtiin kuusi eri käsittelyä *N. integer*- ja *P. flexuosus* -lajeilla. *N. integer* -lajilla suoritettavat mätikoealustat olivat 1. sorapohja, 2. huuhtoutuneena vapaasti vedessä ja 3. huuhtoutuneena vapaasti vedessä siten, että annettiin planktonia vaihtoehtoiseksi ravintokohteeksi. Planktonlisäyksellä pyrittiin havainnoimaan kumpaa ravintoa halkoisjalkaiset mieluummin käyttävät tai vähentääkö planktonlisäys mätimunien syöntiä. Sora noudettiin Tvärminnen rannalta ja se sihdattiin niin, että raekoko oli 5-10 mm. Lisäksi se puhdistettiin mahdollisimman tarkkaan muista eläimistä ja roskista, ja levitettiin tasaisesti akvaarion pohjalle niin, että pohja juuri peittyi. Tämän jälkeen mäti lisättiin akvaarioon.

P. flexuosus-lajilla mätikoealustat olivat 1. rakkolevä, 2. huuhtoutuneena vapaasti vedessä sekä 3. rakkolevä, jonka lisäksi planktonlisäys samoin kuin *N. integer*-lajilla. Rakkolevä kerättiin käsin ja haavilla Tvärminnen rantavedestä. Myös levät puhdistettiin mahdollisimman huolellisesti muista eläimistä. Lisäksi niistä rapsutettiin hieman rihmalevää irti, jotta mäti kiinnittyisi paremmin rakkolevään pintaan. Rakkolevää asetettiin akvaarioon sellainen kappale, joka juuri yletyi pohjasta pintaan ja jotka keskenään olivat mahdollisimman samankokoisia ja muotoisia. Rakkolevä ei kuitenkaan täyttänyt akvaariota. Mäti kiinnitettiin rakkolevään sormella levittäen.

Taulukko 1. Halkoisjalkaisäyriäisillä suoritettavat mätimunakäsittelyt lajeittain. X-merkki tarkoittaa, että käsittely on suoritettu.

Laji	<i>N. integer</i>	<i>P. flexuosus</i>
Koe		
Mäti huuhtoutuneena	X	X
Mäti rakkolevällä		X
Mäti soralla	X	
Mäti huuhtoutuneena + plankton	X	
Mäti rakkolevällä + plankton		X

Halkoisjalkaisille tarkoitettu ravinto noudettiin planktonhaavilla kahdenkymmenen metrin syvyydestä Tvärminnen lähiselältä. Planktonia säilytettiin myös akvaariohuoneessa 40 litran saavissa, jossa oli hapetin. Parin päivän välein saaviin lisättiin levää planktoneläinten ravinnoksi. Planktonia pyrittiin lisäämään kokeisiin ns. luonnollinen määrä. Viitasalo ym. (1995) havaitsivat, että Itämeren vedessä olevassa planktonissa on hankajalkaisia noin 20 yksilöä/l muiden planktonitaksoneiden joukossa. Planktonlisäys tehtiin niin, että myös kokeissa oli 20 hankajalkaisyksilöä/l. Tämä suoritettiin niin, että otettiin 10 ml hyvin sekoitettua vettä saavista, joka sisälsi planktonia. Tämän jälkeen siitä laskettiin kaikki hankajalkaiset ja niiden naupliustoukat. Planktonia sisältävää vettä annosteltiin tarvittava tilavuus akvaarioon.

P. flexuosus -lajilla ei tehty sorakoetta, koska se esiintyy erityisesti rakkolevävyöhykkeessä ja muun rantavyöhykkeen kasvillisuuden joukossa eikä näin esiinny paljaalla sorapohjalla (Mauchline 1971b, Särkkä 1986). Laji kuitenkin partioi rakkolevävyöhykkeen päällä tai hiukan ulompana siitä, joten myös koe, jossa mätimunat ovat huuhtoutuneena vapaasti vedessä suoritettiin.

N. integer -lajille ei tehty rakkoleväkoetta, koska se viihtyy vapaassa vedessä eikä ole sidoksissa kasvillisuusvyöhykkeeseen (Mauchline 1971a, Kotta & Kotta 1999). *P. inermis* jätettiin pois mätikokeista, koska sitä ei saatu mätikokeiden aikaan pyynnissä lainkaan.

2.3. Poikaskokeet

Poikaskokeet suoritettiin kaikilla kolmella halkoisjalkaisäyriäislajilla. Kokeissa akvaarioihin lisättiin ensin suodatettu (10 µm) merivesi ja sitten ruskuaispussivaiheessa olevat silakanpoikaset (10 kpl) pipetillä. *Praunus* -lajeilla oli osassa kokeita akvaariossa myös em. rakkoleväkappale. Koe käynnistyi, kun halkoisjalkaisyksilö (1 kpl) laitettiin akvaarioon. Koe kesti 2 tuntia, jonka jälkeen akvaariossa mahdollisesti ollutta rakkolevää huuhdeltiin akvaariossa kevyesti mahdollisten poikasten siihen takertumisen vuoksi. Tämän jälkeen akvaarion vesi poikasineen sihdattiin (200 µm). Sihti huuhdeltiin tarkasti läpinäkyvään muoviasiaan, josta syömättä jääneet silakanpoikaset laskettiin mikroskoopin alla. Samalla mitattiin poikasten pituudet. Jotta voitiin olla mahdollisimman varmoja siitä, että poikaset olivat kuolleet nimenomaan halkoisjalkaisten hyökkäyksen takia, eivätkä vain jonkin muun syyn takia, tarkastettiin jokainen jäljelle jäänyt kuollut poikanen, että oliko se vioittumaton. Ehjiä kuolleita poikasia ei löytynyt, vaan kaikissa oli jonkin asteisia ruhjousia, jollaisia aiheutuu halkoisjalkaisten saalistuksen ja saaliin käsittelyn yhteydessä. On kuitenkin mahdollista, että poikanen on kuollut akvaarioon kokeen aikana ja sitä on vasta kuoleman jälkeen käsitelty tai jopa syöty kokonaan. Halkoisjalkaiset eivät kuitenkaan syö ainoastaan kuolleita poikasia. Tämän todistivat videolta saadut havainnot.

Taulukko 2. Halkoisjalkaisäyriäisillä suoritettut silakanpoikaskäsittelyt lajeittain. X-merkki tarkoittaa, että käsittely on suoritettu.

Laji	<i>N. integer</i>	<i>P. flexuosus</i>	<i>P. inermis</i>
Koe			
Poikanen vapaasti vedessä	X	X	X
Poikanen + rakkolevä		X	X
Poikanen + rakkolevä + plankton		X	
Poikanen + rakkolevä + mäti		X	
Poikanen vapaasti vedessä + plankton	X	X	
Poikanen vapaasti vedessä + mäti	X		
Syöntitehokkuus: 2 poik./l	X	X	
Syöntitehokkuus: 5 poik./l	X	X	
Syöntitehokkuus: 10 poik./l	X	X	
Syöntitehokkuus: 15 poik./l		X	

Praunus -lajeilla koealustana oli ainoastaan rakkolevä. Sora jätettiin pois, koska silakanpoikaset ovat pelagisia, eli uivat vastakuoriutuneina avovedessä ja yleensä alle metrin syvyydellä veden pinnassa (Parmanne & Sjöblom 1986, Koli 1990). Vaihtoehtoiseksi ravinnoksi valittiin, em. planktonin lisäksi, hedelmöitettyjä silakan mätimunia 100 kpl/akvaario. Mätimuna + silakanpoikanen-kokeissa oli *P. flexuosus* -lajilla

läsnä rakkolevä ja *N. integer* oli vapaasti vedessä ilman rakkolevää. *P. flexuosus* -lajilla tehtiin lisäksi koe, jossa lajin yksilöt olivat vapaasti vedessä ja ravintona silakanpoikasten lisäksi plankton. Koe suoritettiin sen vuoksi, että *P. flexuosus* käytti silakanpoikasia eniten ravintonaan ilman rakkolevää, toisin kuin mätimunakokeissa. Planktonia laitettiin saman verran kuin mätimunakokeissa. *P. inermis* -lajilla suoritettiin poikaskokeet rakkolevällä ja lajin ja poikasten ollessa huuhtoutuneena vapaasti vedessä (Taulukko 2.). Kokeiden päätyttyä myös syömättä jääneet mätimunat laskettiin kuten mätimunakokeissa. Poikasista oli jo aiemmin mitattu hiilen ja typen määrät (Lehtiniemi 2005, julkaisematon tieto).

2.4. Syöntitehokkuus

Koe, jolla selvitettiin halkoisjalkaisten syöntitehon riippuvuus ravinnon tiheydestä eli funktionaalinen vaste (Solomon 1949) suoritettiin kahden halkoisjalkalaislajin kanssa. Kokeessa *P. flexuosus* -lajille ja *N. integer* -lajille syötettiin eri tiheyksiä silakanpoikasia kahden litran vesitilavuudessa, jotta tiedettäisiin niiden syöntiteho. Silakanpoikasmäärät vaihtelivat *P. flexuosus* -lajilla 2/l, 5/l, 10/l ja 15/l ja *N. integer* -lajilla 2/l, 5/l ja 10/l. *N. integer* -lajille ei tarvittu kaikkein suurinta tiheyttä, koska syöntiteho tasoittui jo tiheydessä 10/l. Kokeet suoritettiin molemmilla lajeilla samalla tavalla kuin poikaskokeissa – poikasten ja halkoisjalkaisten ollessa vapaasti vedessä.

2.5. Mahat ja videointi

Halkoisjalkaisten vatsojen sisältöä tarkasteltiin mikroskoopin alla petrimaljalla. Vatsalaukku irrotettiin eläimen etuosasta selkäkilven alta. Tämän jälkeen vatsan sisältö kaavittiin pinseteillä petrimaljalle sisällön tutkimista ja mahdollisten saaliseläinten määrittämistä varten.

Varsinaisten kokeiden aikana ei videokuvattu. Videointi tehtiin 45 minuuttia pitkinä nauhoituksina kaksi kertaa. Kuvausakvaarion tausta oli musta ja tilavuudeltaan se oli 2 litraa. Akvaarioon laitettiin 5 vastakuoriutunutta silakanpoikasta ja 2 halkoisjalkaisyksilöä. *P. inermis* -lajia ei kuvattu.

2.6. Havaintoaineiston käsittely ja tilastolliset menetelmät

Havaintoaineisto syötettiin SPSS-ohjelmaan tilastollista analysointia varten. Aineistossa olevat alkumätimunamäärät korjattiin laskukontrollista saaduilla arvoilla. Akvaariokokeissa, joissa mätimunat ovat vapaana vedessä huomattiin, että mätimunia löytyi (n=5) 0,77 % enemmän kuin mitä akvaarioon laitettiin. Akvaariokokeet, joissa käytettiin alustana soraa, vastaava arvo oli 1,89 % vähemmän kuin mitä akvaarioon laitettiin ja kokeet, joissa käytettiin alustana rakkolevää, arvo oli 0,30 % vähemmän. Tästä korjauksesta huolimatta joissakin kokeissa mätimunia löytyi silti enemmän, kuin mitä akvaarioon oli laitettu ja syöntiarvot olivat negatiivisia. Tällöin oletettiin, että halkoisjalkaiset eivät syöneet mätimunia ja syöntiarvot muutettiin nolliksi.

Kun arvot oli korjattu, laskettiin syödyistä mätimunista ja syödyistä poikasista halkoisjalkaisyksilöä kohti syödyt mätimunat tai poikaset litraa ja tuntia kohden. Tällöin havaintoarvoksi tuli syöty mätimuna- tai poikasmäärä/halkoisjalkaisyksilö/1h, eli n/yks./1h. Viitasalo ym. (1998) epäilivät heidän tutkimuksessaan, että pimeä olisi epäsuotuisa saalistusolosuhde *N. integer* -lajille. Samoin muiden rantavyöhykkeen halkoisjalkaisten saalistus tapahtuu pääosin valoisaan aikaan (Lehtiniemi 2006, suullinen tiedonanto). Tämän vuoksi arvo muutettiin vuorokauden valoisaan aikaa kohden. Tästä arvosta on helpompi tehdä päätelmiä ja arvioita pohdittaessa halkoisjalkaisten vaikutusta silakan selviytymiseen. Vuorokauden valoisaan aikaa on touko-kesäkuussa noin 17,5 tuntia

(Anonyymi 2005). Syöntitulokset kerrottiin 17,5 tunnilla, jotta saatiin syötyjä mätimunua ja poikasia vuorokaudessa halkoisjalkaisyksilöä kohti (n/yks./l/vrk).

Tutkittaessa halkoisjalkaisten koon tai lajin muiden ominaisuuksien vaikutusta syöntimääriin, syödyt poikaset suhteutettiin halkoisjalkaisten kuivapainoon. Halkoisjalkaisyksilöistä oli tiedossa pituus, jonka avulla laskettiin niiden kuivapaino (mg). Koirasyksilön kuivapaino saatiin kaavalla $m=0,0032*\text{pituus(mm)}^{2,85}$ ja naarasyksilön kuivapaino kaavalla $m=0,714*\text{pituus(mm)}^{1,582}$ (Gorokhova 1999).

Tilastolliset analyysit tehtiin yksisuuntaisella varianssianalyysilla (1-ANOVA), mikäli testattavia käsittelyitä oli enemmän kuin kaksi ja kahden riippumattoman otoksen t-testillä kun käsittelyitä oli kaksi. Kiinteiden vaikutusten mallia käytettiin testattaessa eri lajien ja eri alustojen vaikutusta, kun taas vaihtoehdoisen ravinnon vaikutusta testattaessa käytettiin satunnaisten vaikutusten mallia. Parittaiset testit tehtiin Tukeyn testillä, mikäli se oli tarpeen. ANOVA:a ja t-testiä varten tarvittavat oletukset ovat aineiston normaalijakautuneisuus, varianssien ja jäännösten samansuuruisuus ja aineiston riippumattomuus (Ranta ym. 1997, Nissinen 2001). Normaalijakautuneisuutta testattiin Kolmogorov-Smirnovin yhteensopivuustestillä. Toistojen ollessa viisi, on kuitenkin vaikea tehdä päätelmiä normaalijakautuneisuudesta. Täten kaikki testiaineistot eivät menneet aivan täysin normaalisuusoletuksesta läpi. Epänormaalisuus aiheuttaa F-testiin epätarkkuutta, siten että ne antavat usein liian merkitseviä tuloksia. Siis riski tehdä I tyypin virhe (eli hylätään nollahypoteesi) kasvaa (Ranta ym. 1997). Kuitenkin, jos kyseessä on kiinteiden vaikutusten malli ja asetelma on tasapainoinen, sen vaikutus on varsin vähäistä (Nissinen 2001). Varianssien yhtäsuuruutta testattiin Levenen testillä. Mikäli aineistossa varianssit eivät ole yhtä suuret, aiheutuu F-testiin myös epätarkkuutta ja riski tehdä I tyypin virhe kasvaa. Asetelman ollessa tasapainoinen ja kun kyseessä on kiinteä malli, virhe ei myöskään ole kovin suuri. Yleisesti ottaen varianssien erisuuruisuus aiheuttaa F-testille enemmän haittaa kuin epänormaalisuus (Ranta ym. 1997, Nissinen 2001). Pienet poikkeamat jommasta kummasta oletuksesta eivät ole yleensä kovin vakavia (Ranta ym. 1997). Mikäli samavarianssisuusoletus ei mennyt läpi, syöntiaineistolle tehtiin kuitenkin $\log(x+1)$ -muunnos, joka auttoi vähentämään varianssien erisuuruisuutta riittävästi.

Aineiston normaalijakautuneisuus oli kuitenkin voimassa miltei kaikissa testeissä ja niilläkin kerroilla, kun havaittiin epänormaalisuutta se oli lievää. Mätimunakokeiden syöntiaineiston varianssit eivät ole kaikissa kokeissa samansuuruiset. *N. integer* -lajin ja *P. flexuosus* -lajin syöntiaineistot rakkolevä- ja sora-alustoilla muunnettiin $\log(x+1)$ -muotoon. Samoin aineisto *P. flexuosus* -lajilla, jossa syöntiaineisto on muunnettu hiileksi, piti muuttaa myös $\log(x+1)$ -muotoon. Lisäksi *P. flexuosus* -lajilla tehdyssä kokeessa, jossa selvitettiin vaihtoehdoisen ravintokohteen vaikutusta mätimunien syöntiin huomattiin, että aineiston samavarianssisuusoletus ei ollut voimassa eivätkä tehdyt muunnokset sitä korjannut. Sen vuoksi testiksi valittiin epäparametrinen testi (Kruskall-Wallis), jolloin ei tarvitse huolehtia varianssien yhtäsuuruudesta. Testi ei kuitenkaan ole yhtä voimakas verrattuna parametrisen F-testiin. Lisäksi toistojen määrä on melko pieni, jotta testi olisi mahdollisimman luotettava (Ranta ym. 1997). Vastakuoriutuneiden poikasten syöntiaineisto täytti samavarianssisuusoletuksen. Aineisto poikkesi normaalijakaumasta niin vähän, ettei se rikkonut oletuksia.

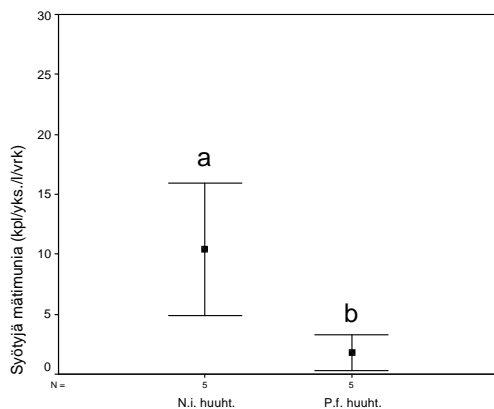
3. TULOKSET

3.1. Mätikokeet

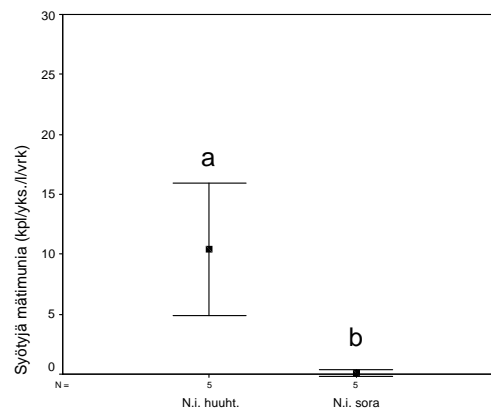
Testattaessa mahdollisia lajien välisiä syöntieroja havaittiin, että *N. integer* syö tilastollisesti merkitsevästi enemmän mätimunia kuin *P. flexuosus*, kun mätimunat ovat huuhtoutuneena vapaasti vedessä (t-testi, $t=3,372$, $n=5$, $p=0,01$) (kuva 2A). *N. integer* -lajilla tehdyssä alustakokeessa laji söi mätimunia tilastollisesti merkitsevästi enemmän mätimunien ollessa huuhtoutuneena vapaasti vedessä kuin sora-alustalla, jolla syönti oli hyvin vähäistä (t-testi, $t=6,777$, $n=5$, $p<0,001$) (kuva 2B). *N. integer* -lajilla tehdyssä kokeessa, jossa sille annettiin mätimunien lisäksi vaihtoehtoisia ravintokohteita (plankton ja vastakuoriutunut silakanpoikanen), laji söi keskimäärin eniten mätimunia, kun joukossa oli poikaslisäys. Planktonlisäys vähentää hieman mätimuniin kohdistuvaa saalistusta. Koe järjestettiin niin, että ravintovaihtoehdot olivat huuhtoutuneena vapaasti vedessä. Erot käsittelyjen välillä eivät kuitenkaan ole tilastollisesti merkitseviä (ANOVA, $F=0,44$, $df=2$, $p=0,649$) (kuva 2C). Poikaslisäys kasvatti keskihajontaa huomattavasti.

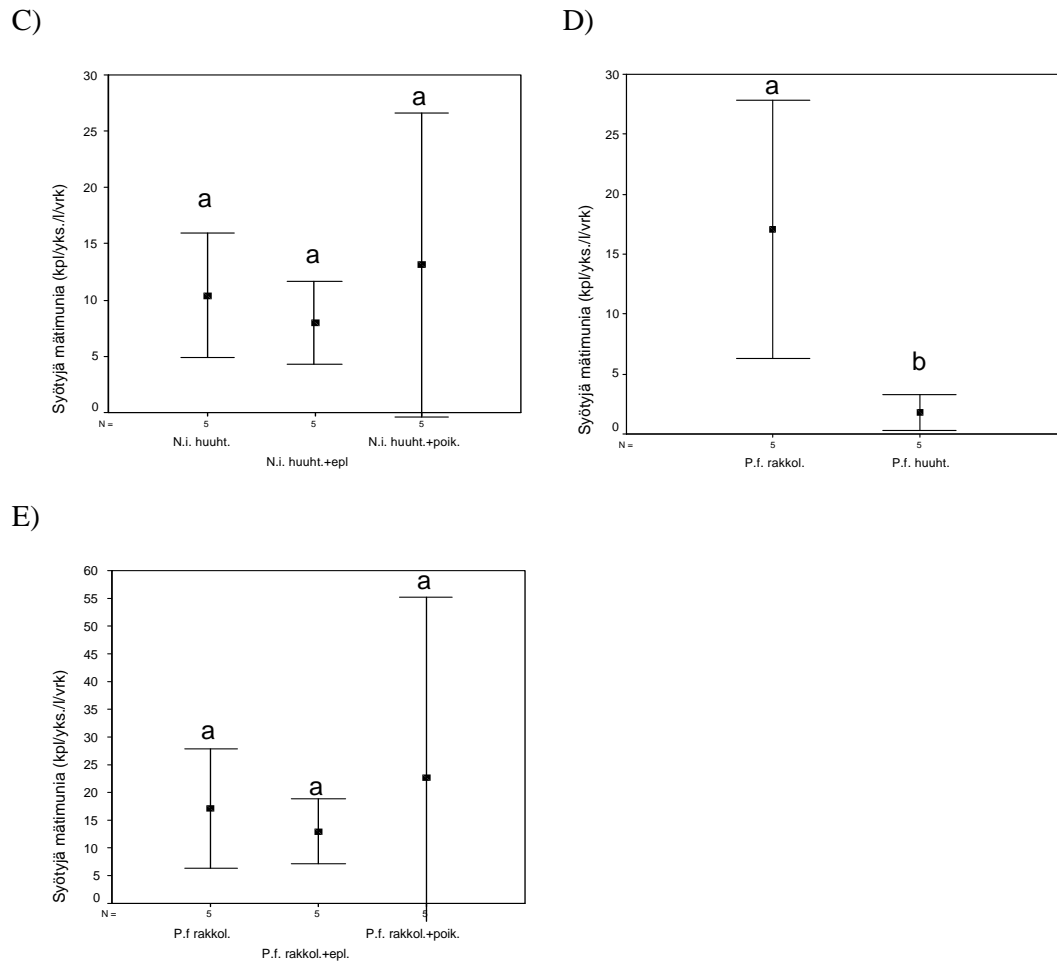
P. flexuosus söi mätimunia tilastollisesti merkitsevästi enemmän rakkolevään kiinnittyneinä kuin huuhtoutuneena vedessä (t-testi, $t=3,898$, $n=5$, $p=0,005$) (kuva 2D). *P. flexuosus* -lajilla tehty koe, jossa selvitettiin vaihtoehtoisen ravintokohteen vaikutusta mätimunien syöntiin, havaittiin sama ilmiö kuin *N. integer* -lajilla. Mätimunia syödään keskimäärin eniten, kun joukossa on poikaslisäys ja samalla hajonta kasvaa. Planktonlisäys vähentää mätimuniin kohdistuvaa saalistusta hieman. Nämä erot eivät kuitenkaan ole tilastollisesti merkitseviä (Kruskall-Wallis, $\chi^2=0,624$, $df=2$, $p=0,732$) (kuva 2E). Kokeessa alustana oli rakkolevä.

A)



B)





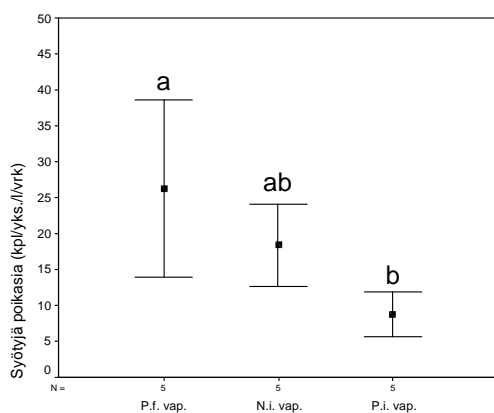
Kuva 2. Silakan (*C. harengus membras*) mätimunilla tehdyt käsittelyt eri alustoilla ja eri halkoisjalkaislajeilla (*N. integer*, *P. flexuosus*). A) Eri lajien syöntimäärät, kun mätimunat ovat huuhtoutuneena veteen. B) *N. integer* -lajin syöntimäärät eri alustoilla ja, C) kun saatavilla on vaihtoehtoinen ravintokohde mädin ollessa huuhtoutuneena veteen. D) *P. flexuosus* -lajin syöntimäärät eri alustoilla ja E) rakkolevällä, kun saatavilla on vaihtoehtoinen ravintokohde. Huom. y-akselin asteikko! Samalla kirjaimella varustetut käsittelyt eivät eroa tilastollisesti toisistaan. Pystyviiva kuvaa keskijointaa ja musta neliö aritmeettista keskiarvoa. Epl. tarkoittaa eläinplanktonia.

3.2. Poikaskokeet

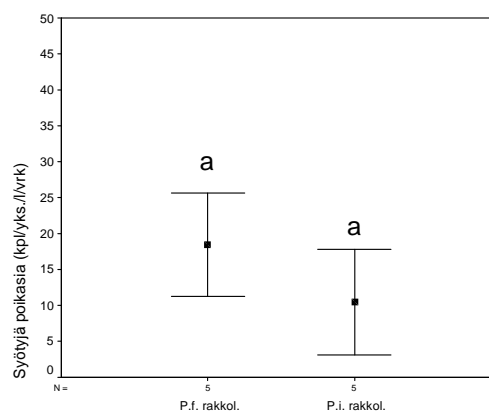
Kokeessa, jossa selvitettiin lajien mahdollisia eroja syöntimäärissä havaittiin *P. flexuosus* -lajin syövän kaikkein eniten poikasia ja *P. inermis* -lajin kaikkein vähiten. Lajien syöntierot olivat myös tilastollisesti merkitseviä (ANOVA, $F=17,500$, $df=2$, $p=0,013$). *N. integer* -lajin syönti ei eronnut tilastollisesti *P. flexuosus* -lajista (TukeyHSD, $p=0,306$), eikä *P. inermis* -lajista (TukeyHSD, $p=0,185$). *Praunus* -lajien syöntimäärät erosivat tilastollisesti toisistaan (TukeyHSD, $p=0,013$). Koe suoritettiin poikasten ollessa vapaana vedessä (kuva 3A). Samoin vertailtaessa *Praunus* -lajien välisiä poikassyöntieroja rakkolevällä havaittiin, että *P. flexuosus* syö enemmän kuin *P. inermis*. Tämä ei kuitenkaan ole tilastollisesti merkitsevää (t-testi, $t=1,716$, $n=5$, $p=0,124$) (kuva 3B). Selvitettäessä *N. integer* -lajilla vaihtoehtoisen ravintokohteen vaikutusta poikassaalistukseen, havaittiin, että kun joukkoon lisättiin silakan mätiä, poikasiin kohdistuva saalistus vähenee

merkitsevästi (ANOVA, $F=15,750$, $df=2$, $p<0,001$). Planktonlisäyksellä ei näyttänyt olevan vaikutusta saalistukseen. Koe suoritettiin poikasten ollessa vapaana vedessä (kuva 3C). Vertailtaessa *N. integer*- ja *P. flexuosus* -lajien eroja poikassaalistuksessa poikasten ollessa vapaasti vedessä, jonne lisättiin planktonia havaittiin, että *P. flexuosus* syö poikasia keskimäärin enemmän kuin *N. integer*. Tämä ei kuitenkaan ole tilastollisesti merkitsevää (t-testi, $t=1,686$, $n=5$, $p=0,130$) (kuva 3D). Rakkolevän läsnäololla ei ollut tilastollista merkitystä *P. flexuosus* -lajin syöntimääriin, vaikka se söikin vapaana vedessä olevia poikasia enemmän (t-testi, $t=-1,230$, $n=5$, $p=0,253$) (kuva 3E). Tarkasteltaessa vaihtoehdoisen ravinnon vaikutusta *P. flexuosus* -lajilla rakkolevän läsnä ollessa havaittiin, ettei planktonlisäys vaikuttanut mitenkään, kun taas mätilisäys vähensi poikasten syöntiä verrattuna vapaan veden käsittelyyn. Tämä ei kuitenkaan ollut aivan tilastollisesti merkitsevää (ANOVA, $F=3,0$, $df=2$, $p=0,088$) (kuva 3F). Eroja ei myöskään havaittu kun *P. flexuosus* -lajilla tehtiin koe ilman rakkolevää ja joukkoon lisättiin plankton (t-testi, $t=0,00$, $n=5$, $p=1,00$) (kuva 3G). Rakkolevä ei myöskään vaikuttanut tilastollisesti merkitsevästi *P. inermis* -lajin kohdalla (t-testi, $t=0,492$, $n=5$, $p=0,636$) (kuva 3H).

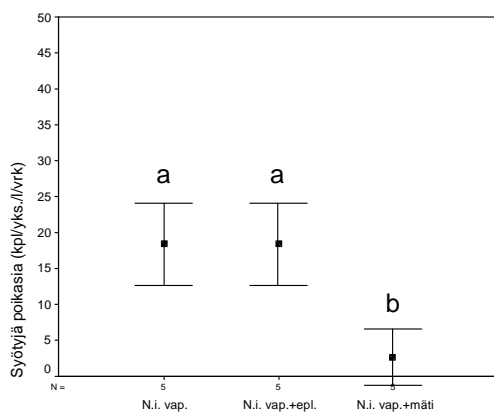
A)



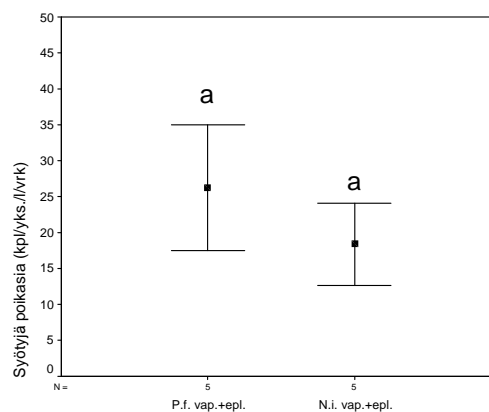
B)

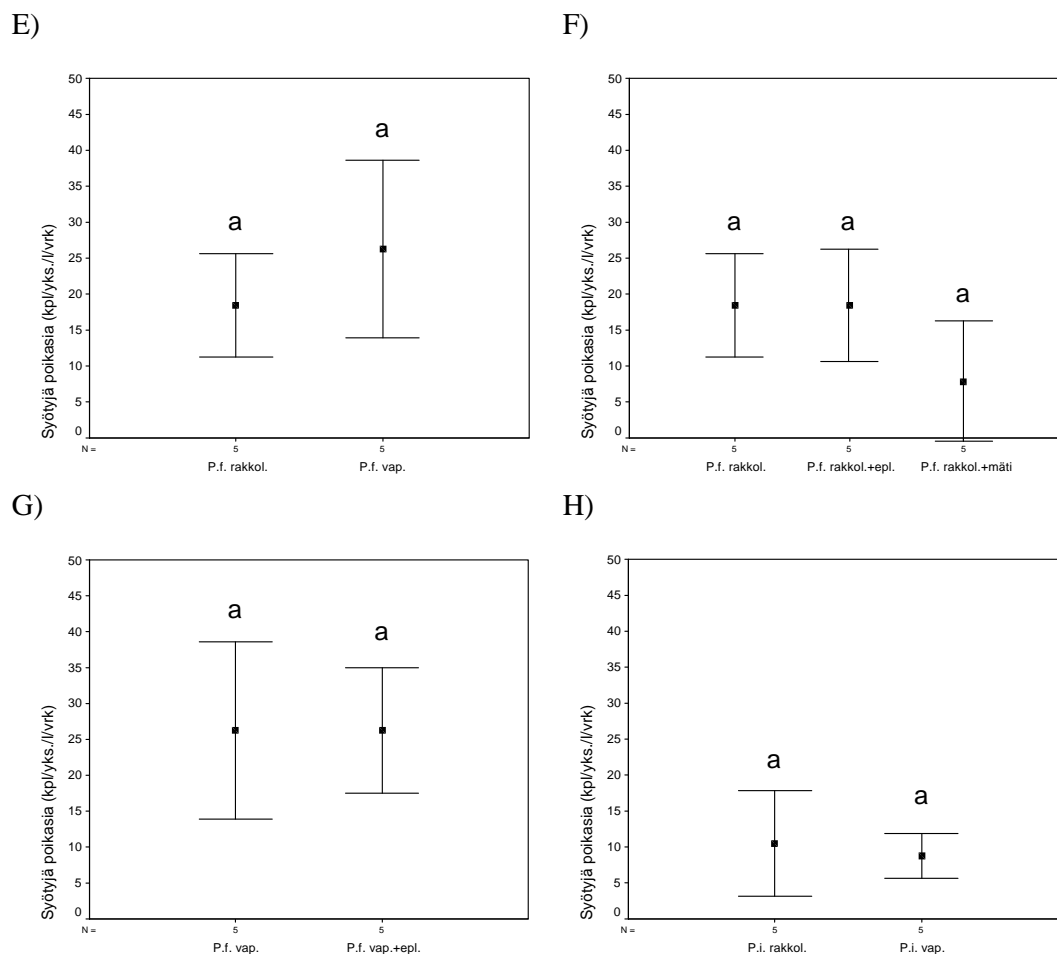


C)



D)

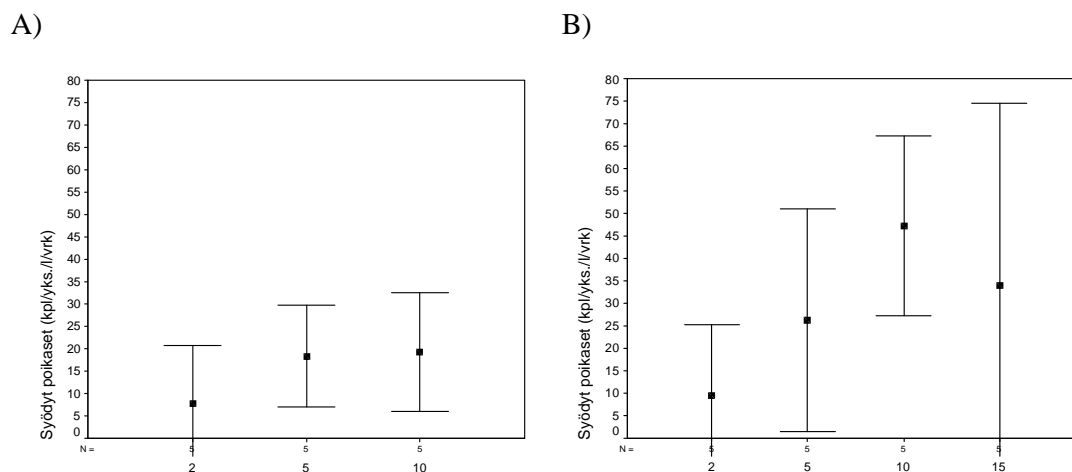




Kuva 3. Silakan (*C. harengus membras*) vastakuoriutuneilla poikasilla tehdyt käsittelyt eri alustoilla ja eri halkoisjalkaislajeilla (*N. integer*, *P. flexuosus*, *P. inermis*). A) Eri lajien syöntimäärät, kun poikaset ovat vapaasti vedessä. B) *Praunus* -lajien syöntimäärät, kun kokeessa on rakkolevää. C) *N. integer* -lajin syöntimäärät, kun seassa on vaihtoehtoinen ravintokohde. D) *P. flexuosus*- ja *N. integer* -lajien syöntimäärät, kun poikaset ovat vapaasti vedessä ja seassa on planktonia. E) *P. flexuosus* -lajin syöntimäärät rakkolevällä ja ilman. F) *P. flexuosus* -lajin syöntimäärät rakkolevällä, kun vaihtoehtoinen ravintokohde on saatavilla ja G) kun poikaset ovat vapaasti vedessä, mutta joukkoon on lisätty planktonia. H) *P. inermis* -lajin syöntimäärät eri alustoilla. Samalla kirjaimella varustetut käsittelyt eivät eroa tilastollisesti toisistaan. Pystyviiva kuvaa keskihajontaa ja musta neliö aritmeettista keskiarvoa. Epl. tarkoittaa eläinplanktonia.

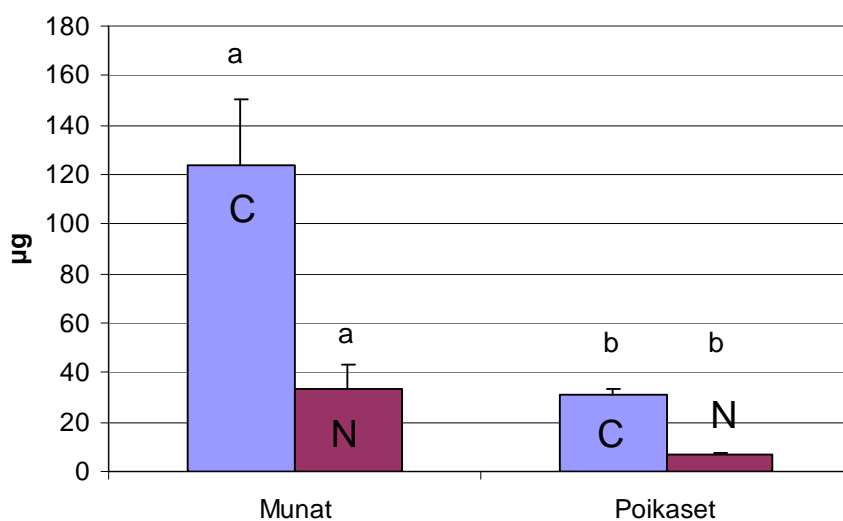
3.3. Syöntitehokkuus sekä hiilen ja typen osuus mätimunissa ja poikasissa

Syöntitehokkuuden muutosta suhteessa saalistihyteen selvitettiin *P. flexuosus*- ja *N. integer* -lajeilla. *P. flexuosus* näyttäisi olevan tehokkaampi saalistaja kuin *N. integer*, jolla syötyjen poikasten määrä ei kasva, kun poikastiheys on 5 poikasta tai enemmän litrassa. Tällöin lajin yhden yksilön maksimisyöntitehokkuus on noin 18 poikasta/l/vrk. *P. flexuosus* sen sijaan näyttäisi saavuttavan maksimi syöntitehokkuuden kun poikastiheys on 10 poikasta litrassa, jolloin yksi yksilö pystyisi syömään noin 47 poikasta/l/vrk (kuva 4).

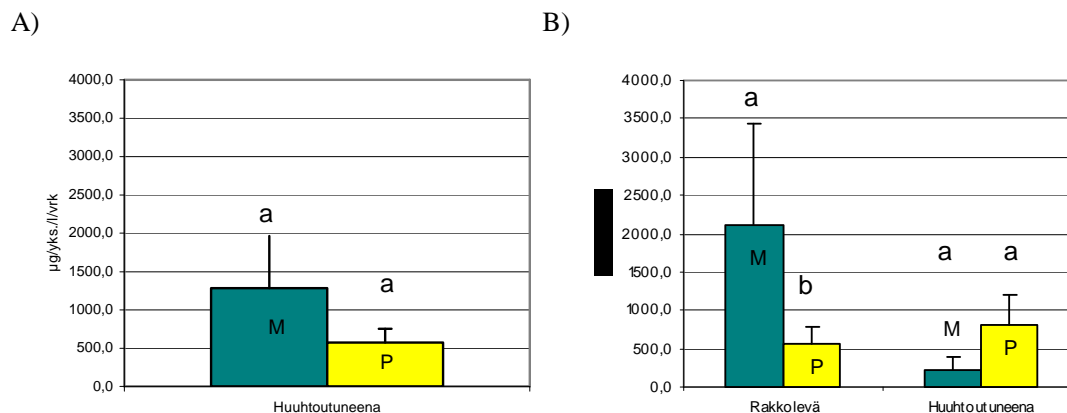


Kuva 4. Kahden eri halkoisjalkaisäyriäislajin (Mysidacea) syöntimäärät eri silakanpoikastiheyksillä (poikasta/litra). A) *N. integer* B) *P. flexuosus*.

Tarkasteltaessa hiilen (C) ja typen (N) osuutta mätimunissa ja poikasissa havaitaan, että mätimunat sisältävät tilastollisesti merkitsevästi enemmän hiiltä (t-testi, $t=10,658$, $n=10$, $p<0,001$) sekä typpeä (t-testi, $t=8,868$, $n=10$, $p<0,001$) verrattuna vastakuoriutuneisiin poikasiin (kuva 5). C:N-suhde mätimunilla on 3,7:1 ja poikasilla 4,6:1. Muutettaessa syödyt mätimunat ja poikaset hiileksi, huomaamme, että hiilen saanti syödyistä mätimunista on tilastollisesti merkitsevästi korkeampi kuin syödyistä poikasista *P. flexuosus* -lajilla rakkolevän ollessa läsnä (t-testi, $t=-2,358$, $n=5$, $p=0,046$), mutta ei ilman rakkolevää (t-testi, $t=1,780$, $n=5$, $p=0,113$) (kuva 6B). *N. integer* saa hiiltä myös enemmän mätimunista kuin poikasista, mutta ero ei ollut tilastollisesti merkitsevää (t-testi, $t=-1,610$, $n=5$, $p=0,146$) (kuva 6A).



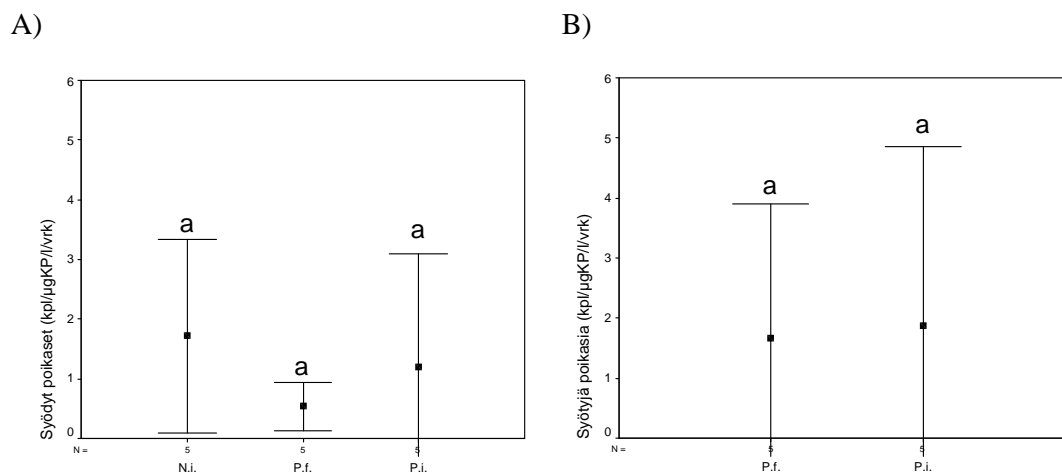
Kuva 5. Silakan mätimunien ja poikasten hiili(C)- ja typpimäärät(N) (µg/mätimuna tai poikanen). Samalla kirjaimella varustetut havainnot eivät eroa tilastollisesti toisistaan. Huom. Tarkastele hiiltä(C) ja typpeä(N) erikseen.



Kuva 6. Syödyt mätimunat(M) ja poikaset(P) muunnettuna hiileksi ($\mu\text{gC}/\text{yks.}/\text{l}/\text{vrk}$). A) *N. integer* B) *P. flexuosus*. Samalla kirjaimella varustetut havainnot eivät eroa tilastollisesti toisistaan. Huom. Tarkastele rakkolevä- ja huuhtoutuneena-kokeita erikseen.

3.4. Halkoisjalkaisten koon vaikutus syöntimääriin

Tarkasteltaessa syöntimääriä, kun ne olivat suhteutettu halkoisjalkaisten kuivapainoon havaittiin, että *N. integer* syö kuivapainoonsa nähden eniten ja *P. flexuosus* vähiten. Määrät eivät kuitenkaan eroa tilastollisesti toisistaan poikasten ollessa vapaana vedessä (ANOVA, $F=0,817$, $df=2$, $p=0,465$) eivätkä myöskään *Praunus* -lajeilla silloin, kun rakkolevä on läsnä (*P. inermis* vs. *P. flexuosus*, t-testi, $t=-0,132$, $n=5$, $p=0,898$) (kuva 7).



Kuva 7. Halkoisjalkaisten syöntimäärät, kun syödyt poikaset on suhteutettu halkoisjalkaisten kuivapainoon (KP). A) Koe on suoritettu poikasten ollessa vapaana vedessä. B) Koe suoritettiin rakkolevän ollessa läsnä. Samalla kirjaimella varustetut käsitellyt eivät eroa tilastollisesti toisistaan.

3.5. Mahat ja videointi

Halkoisjalkaisten mahoista löytyi hyvin vähän mitään selvästi tunnistettavaa materiaalia. Kokeesta riippumatta *P. flexuosus* -lajilla havaittiin joitakin levärihmoja yms. kasvinosia. Toisinaan löytyi kappale eläinplanktonia. Mätimunakokeiden jälkeen minkään

lajin mahoista ei löytynyt mätimunia tai niiden osia. Mahoissa oli jonkinlaista ”massaa”, mutta sen määrittäminen mikroskoopilla joksikin tietyksi saaliskohteeksi oli mahdotonta.

Videoinnissa havaittiin halkoisjalkaisten syövä mielusti silakanpoikasia. Usein halkoisjalkaiset kuitenkin ikään kuin riippuvat paikallaan akvaarion seinillä, sen sijaan, että ne olisivat uineet jatkuvasti. Silakanpoikasen osuessa tällaiseen halkoisjalkaiseen, yritti se heti ottaa poikasen kiinni. Samanlaisia reaktioita ja aktivoitumista saalistukseen nähtiin myös silloin, kun akvaariossa olleet plankterit törmäsivät halkoisjalkaisiin. Tällöin ne alkoivat haroa tuntosarvillaan pohjaa ja ympäröivää vettä. Usein ne kuitenkin löysivät pohjalta mätimunaa ja alkoivat syödä sitä.

4. TULOSTEN TARKASTELU

Tässä tutkimuksessa havaittiin, että rantavyöhykkeen halkoisjalkaislajeista *N. integer* ja *P. flexuosus* voivat käyttää ravintonaan silakan mätimunia ja poikasia. Myös *P. inermis* saalisti poikasia, ja voidaan olettaa, että se saalistaisi tilaisuuden tullen myös silakan mätimunia. Tästä ei kuitenkaan ole todisteita tämän tutkimuksen perusteella, koska laji ei ollut mätimunakokeissa mukana. Pienen kokonsa ja vähälukuisuutensa vuoksi sen vaikutus lienee kuitenkin vähäinen. Halkoisjalkaislajeilla voi siis olla jonkinasteista vaikutusta silakan varhaiskehityksen aikaiseen selviytymiseen. Vaikutuksen merkittävyyttä on kuitenkin vaikea yleistää luonnonoloihin.

4.1. Vaikutus mätimuniin

Eri alustoilla on merkitystä syötyjen mätimunien määriin. Yllättävää on, että pienempikokoinen *N. integer* söi huuhtoutuneita mätimunia enemmän kuin suurempikokoinen *P. flexuosus*. Suurimpana syynä tähän on *P. flexuosus* –lajin käytös. Sen havaittiin käyttäytyvän erikoisesti kun lähettyvillä ei ole suojakasvillisuutta. Tällaisessa luonnottomassa tilanteessa ne ilmeisesti etsivät suojaa toisistaan, sillä niiden havaittiin takertuvan kiinni toisiinsa ja samalla yrittävän päästä eroon jo takertuneista lajitovereistaan. Tällöin muodostui muutaman yksilön kokoisia kasoja. Kun veteen lisättiin rakkolevää, ne piiloutuivat sen sekaan ja jättivät lajitoverinsa rauhaan. Tällöin myös mätimunien syönti lisääntyi selvästi ja laji söi enemmän kuin *N. integer* huuhtoutuneita mätimunia. *P. flexuosus* -lajin aika kului siis suojaa etsiessä ja toisiaan karkoteltaessa ja mätimunat jäivät täysin rauhaan.

N. integer –lajilla mätimunien saalistus vähenee olemattomiin soralla. Mätimunien painuminen sorassa oleviin koloihin aiheuttaa sen, että ne ovat halkoisjalkaisten saavuttamattomissa. Tällöin silakan kutiessa sorapohjalle, saattaa mäti välttyä halkoisjalkaisten saalistukselta. Haittana saattaa kuitenkin olla mätimunien hautautuminen liian syvälle, jolloin ne saattavat tuhoutua. Erotan koeoloista, rantavyöhykkeessä käy kuitenkin miltei aina jonkinlaisia aallokon aiheuttamia veden virtauksia, jotka voivat huuhtoa mätimunia soran seasta jälleen saalistettaviksi.

Hyvin merkittävää on, että eläinplankton- ja silakanpoikaslisäys ei hillinnyt mätimunasaalistusta juuri lainkaan. Mätimunien täytyy olla hyvä ravintovaihtoehto, koska luonnossa ainakin eläinplanktonia on jatkuvasti halkoisjalkaisten saatavilla. Eläinplanktonissa esiintyvät hankajalkaiset (Copepoda) saattavat olla hiukan vaikeampia saada kiinni niiden nopeiden ”hyppyjen” ansiosta, mutta rataseläimet (Rotatoria) ja vesikirput (Cladocera) ovat hitaampia ja helppoja saaliita (Greene 1986). Eläinplankton saattaa jäädä rauhaan senkin vuoksi, koska suurempikokoisen mätimunaa syömiseen kuluu enemmän aikaa, joka on pois muulta saalistukselta. On siis melko loogista, että

halkoisjalkaiset saalistaisivat mieluiten hitaampia ja jo kokonsa puolesta energia-arvoltaan parempia mätimunia kuin pientä eläinplanktonia. Mätimunia ei tarvitse edes saalistaa juuri ollenkaan. Usein nähtiin, kuinka halkoisjalkainen kuljetti mukanaan muutaman mätimunun rypästä jaloissaan, jolloin sen ei tarvitse etsiä muuta syötävää pitkään aikaan. Mätimunun käsittelyssä voi olla kuitenkin ongelmia. Mätimunun kuori saattaa olla liian kova tai muuten vaikea puhkaista. Mätimunassa huomattiinkin usein pelkkä reikä. Ikään kuin halkoisjalkaiset olisivat järsineet reiän mätimunun kylkeen ja imaisseet sisällön suuhunsa.

Mielenkiintoista oli mätimunien syöntimäärän keskihajonnan kasvu molemmilla lajeilla, kun mätimunien joukkoon lisättiin poikasia. Saalistusta on siis ollut välillä enemmänkin. Tuloksen syitä on hiukan vaikea päätellä, mutta silakanpoikaset ovat voineet aktivoida halkoisjalkaisia saalistukseen uimisesta aiheuttamallaan veden liikkeillä tai suoranaissilla törmäyksillä halkoisjalkaisiin. Näille päätelmille saatiin tukea, kun tilannetta seurattiin videolta. Poikasten liikkeiden aiheuttaman aktivoitumisen seurauksena tapahtuva saalistus saattaisi myös johtaa siihen, että pakenemattomuutensa ja suuremman määränsä vuoksi mätimunia löytyisi myös helpommin ja useammin, jolloin poikaset ja plankton jäisivät rauhaan. Nämä seikat voivat osaltaan selittää myös poikasten syönnin vähentymistä kun mätimunat ja poikaset ovat yhtä aikaa ravintokohteina. Seuratessani halkoisjalkaisia koeakvaarioissa, osalla yksilöistä esiintyi eräänlaista passiivisuutta, jolloin ne ovat jähmettyneinä yhteen paikkaan ja ikään kuin heräävät vasta jonkin ärsykkeen vaikutuksesta. Muutaman kerran näin kuinka akvaarion seinustalla 'riippuva' halkoisjalkainen aktivoitui liikkumaan ja saalistamaan vasta kun silakanpoikanen osui siihen. Olen havainnut samanlaista passiivisuutta myös vankeudessa elävillä hyönteisillä. Passiivisuus häviää jonkin ajan kuluttua ja eläimet alkavat toimia kuin vapaudessa. Mikäli tällainen passiivisuus kestää koko kokeen ja vaihtelee vielä kokeiden välillä, niin hajontaa syntyy väistämättä.

Toisaalta passiivisuus voi halkoisjalkaisilla olla myös luontaista saalistuskäyttäytymistä. Osa vesieliöistä on väijyviä petoja, jolloin saalistus tapahtuu paikalta hyökäten saaliin kimppuun ja osa on jatkuvasti liikkeellä saalista etsiessään (Greene 1986). Viitasalo ym. (1998) havaitsivat kokeessaan erään *N. integer* -yksilön tehneen yllätyshyökkäyksen saalista kohti, vaikka *N. integer* -yksilöt liikkuvatkin enemmän jatkuvasti liikkuvina parvina. *Praunus* -lajit lienevät kuitenkin enemmässä määrin väijyviä petoja kasvillisuuden lomassa piileksiessään. Tällainen saalistustekniikka saattaisi selittää tuloksien hajontaa. Mikäli mikään ei aiheuta riittävää saalistusärsykettä, halkoisjalkaiset vain 'riippuvat' koeakvaarion seinillä ja rakkolevässä odottaen sopivan saaliin ilmaantumista.

4.2. Vaikutus poikasiin

Vastakuoriutuneiden silakanpoikasten käyttäytyminen on hyvin kaavamaisista. Ne uivat suoraan ylös pintaan (valohakuisuus) ja vajoavat sitten hitaasti, liikkumattomina pää edellä alas. Ne eivät näytä reagoivan mihinkään, ennen kuin jokin osuu niihin tai kun ne ovat vajonneet riittävästi. Tällöin ne uivat jälleen pystysuoraan ylöspäin. Tämän perusteella niiden luulisi olevan helppoja saaliita. Lisäksi ne näyttävät olevan saalistajille helppoja käsitellä, sillä havaintojen perusteella (mm. videokuvauks), ne eivät halkoisjalkaisilta karkaa kiinnioton jälkeen.

Suurikokoisin *P. flexuosus* näytti olevan tehokkaampi saalistamaan silakanpoikasia kuin pienikokoisin *P. inermis*. *N. integer* on kooltaan samoin kuin syöntimäärältään ja –tehokkuudeltaan näiden välistä. Erot näyttäisivät johtuvan nimenomaan lajien kokoeroista. Eroja voivat aiheuttaa myös elinympäristö tai lajien muut ominaisuudet, kuten suurempi

aggressiivisuus, ravinnon nopeampi hyödyntäminen tai korkeampi aineenvaihdunta, mutta kokeiden perusteella niistä ei saatu viitteitä.

Mätimunien lisäys poikasten sekaan aiheutti mielenkiintoisen tuloksen. Poikassaalistus väheni ja molemmat lajit (*N. integer*, *P. flexuosus*) siirtyivät saalistamaan mätimunia. Eläinplanktonin lisäyksen vaikutus jää puolestaan olemattomaksi. Tulos on siis looginen mätimunakokeiden kanssa. Se, että *P. flexuosus* -lajin tuloserot eivät ole tilastollisesti merkitseviä, vaikka trendi on sama, voi johtua monestakin syystä. Laji saattaa käyttäytyä hieman muita lajeja petomaisemmin, jolloin se, verrattuna muihin lajeihin, valitsisi useammin poikasen saaliikseen kuin mätimunaa. Se syö eniten poikasia ja sen partioimiskäyttäytyminen antaisi viitteitä myös petomaisesta käytöksestä. Toisaalta, jos toistojen määrä olisi ollut suurempi, niin testikin olisi antanut helpommin merkitseviä tuloksia.

Syy poikassaalistuksen vähenemiseen saattaa johtua ravintokohteiden ravintoarvoista. On havaittu melko yleisesti, että matala hiilen ja typen suhde kertoisi paremmasta ravinnon laadusta (Kjørboe 1989, Urabe & Watanabe 1992, Lindley ym. 1997, Lehtiniemi ym. 2002). Uraben ja Watanaben (1992) mukaan monissa vesiekosysteemeissä perustuotantoa rajoittaa liuenneen epäorgaanisen fosforin (P) tai typen määrä. Joten ravinnon korkeampi typpipitoisuus voisi myös olla hyvän laadun takeena ravinnossa. Jos tuotanto tai kasvu on typpirajoitteista, hiilen ja typen mittaaminen mätimunista ja poikasista antaa lisätietoa niiden ravintoarvosta. Täten mätimunien syönnin kasvua voidaan selittää sillä, että mätimunien pienemmän C:N -suhteen perusteella ne näyttäisivät olevan parempaa ravintoa kuin poikaset. Mätimunissa on myös kokonaisuudessaan selvästi enemmän hiiltä ja typpeä kuin poikasissa. Syynä eroon on varmasti poikasen kuoriutumisen aikana tapahtuva mätimunaa kuoren hylkääminen. Samaa aihetta, mutta eri näkökohdasta, tutki myös Anderson (1992). Hän mallinsi C:N -suhdetta meressä esiintyvän eläinplanktonin avulla ja havaitsi, että niiden metaboliaa rajoittaisi ennemminkin hiili. Kun syödyt mätimunat ja poikaset muutetaan hiileksi huomataan, että kokeessa käytetyt halkoisjalkaiset ovat saaneet mätimunista enemmän hiiltä kuin poikasista, vaikka mätimunia syötiin lukumääräisesti paljon vähemmän. Mätimunat ovat siis sekä ravintoarvoltaan että saalistukseen käytetyn energian kannalta edullisempaa ravintoa halkoisjalkaisille kuin poikaset. Poikkeuksen aiheuttaa *P. flexuosus* -lajin tulos, jossa sillä ei ollut rakkolevää akvaariossa (mätimunat huuhtoutuneena). Syy johtuu lajin epänormaalista käyttäytymisestä ilman suojaa ollessaan.

On mielenkiintoista huomata, että *P. flexuosus* syö silakanpoikasia, mutta ei mätimunia ollessaan ilman rakkolevää tuomaa suojaa. Syynä lienee sama asia kuin mätimunakokeissa. Silakanpoikasten törmäily *P. flexuosus* -lajin yksilöihin ja uiminen aiheuttaa liikkeitä ja värähtelyjä veteen, jotka saattavat herättää lajin saalistusvietin ja aiheuttaa näin hyökkäyksen. Vaikka tulos ei olekaan tilastollisesti merkitsevä, *P. flexuosus* syö poikasia enemmän ilman rakkolevää kuin sen kanssa. Kenties rakkolevä toimii riittävän suojan lisäksi myös pienenä saalistusesteenä ja näin aiheuttaisi eroa tuloksiin. Rakkolevää on luonnossa paikoin hyvin tiheinä kasvustoina. Tällöin rakkolevää takana uiva poikanen ei näy, eikä aiheuta niin paljon häiriötä vesimassaan, kuin jos saalistajan ja saaliin välissä ei olisi mitään estettä. Ainakin häiriön paikallistaminen sen lähettäjään on vaikeampaa, kun välissä on kasvillisuutta.

Osa poikasista välttää halkoisjalkaisten saalistuksen, mutta pienessä akvaariossa ne eivät pääse pakoon saalistajiaan. On siis mahdollista, että akvaariossa toistuva hyökkäysten määrä kasvaa poikasta kohden verrattuna luonnonoloihin. Näin ne saattavat joutua

saalistuksen kohteeksi helpommin ja joka tapauksessa jatkuva saalistuksen välttely on kuluttavaa pienille poikasille ja saaliiksijäämisriski kasvaa.

Vastakuoriutuneen silakanpoikasen pakoreaktio on huono ja sen kehittyminen vaatii poikasen varttumista. Fuiman (1993) tutki sillin (*C. harengus harengus*) poikasen pakoreaktiota. Hän havaitsi, että pakoreaktio vakiintuu sillin poikasen ollessa yli 27 mm pitkä, eli tätä pidempänä miltei kaikki yksilöt reagoivat samalla nopeudella tiettyyn ärsytykseen eikä reaktionopeus enää kasva kalan kasvaessa. Pakoreaktio on varmasti riippuvainen myös ärsykkeen lähettäjän ominaisuuksista. Näitä ovat esim. näkyvyys, koko, liike ja sitä kautta ärsykkeen lähettäjän aiheuttamat veden liikkeet ja niiden voimakkuus. Toisaalta poikasen kasvaessa sen näkyvyys ja sen aiheuttamat veden liikkeet kasvavat, jolloin se on itsekkin helpommin saalistajan havaittavissa. Omien havaintojeni mukaan halkoisjalkaiset eivät ole mitään huippusaalistajia. Ne tekevät lyhyen saalistusyrytyksen, kun saalis törmää tai halkoisjalkainen itse törmää mahdolliseen saaliiseen. Pakoreaktioltaan täysin kehittynyt silakanpoikanen pakenee saalistavaa halkoisjalkaista riittävän ajoissa. Kokeiden suurimmat poikaset olivat 9 mm pituisia. Tuon mittainen poikanen oli yhtä helppo saalis kuin pienemmätkin, vaikka sen uintitapa muistuttikin jo enemmän aikuisen silakan vaakasuuntaista uintia, kuin vastakuoriutuneen ylösalas uintia.

4.3. Optimaalinen saalistusteoria

Edellä mainituista tuloksista johtuen herää epäily, että halkoisjalkaiset kykenisivät optimoimaan saaliskohteensa ja valitsisivat ravintokohteista energiataloudellisesti parhaimman. Optimaalisen saalistusteorian (optimal foraging theory) mukaan saalistaja valitsee sellaisen saaliin, josta se saa eniten energiaa ja, jonka etsimiseen ja käsittelyyn kuluu vähiten aikaa (MacArthur & Pianka 1966, Hughes 1980, Krebs 2001). Mitä enemmän saalistaja saa saaliistaan energiaa, sitä enemmän se voi käyttää energiaa muuhunkin kuin elintoimintojensa ylläpitämiseen, kuten reviirin puolustamiseen, lisääntymiseen ja liikkumiseen. Saalistajat jaetaan yleensä kahteen luokkaan. Toiset pyrkivät saamaan tietyissä ajassa mahdollisimman paljon energiaa (energy-maximizers), ja toiset pyrkivät saamaan tietyn määrän energiaa mahdollisimman lyhyessä ajassa (time-minimizers). Oletetaan, että saalistaja valitsee saaliin, josta se saa eniten energiaa. Oletetaan myös, että saalistaja ei kykene käsittelemään kuin yhden saaliin kerrallaan ja, että saaliit kohdataan peräkkäin. Tällöin voidaan käyttää saaliin suosituimmuskaavaa: Saalis on suositumpi mitä suurempi on siitä saadun energian (E) ja siihen kuluneen käsittelyn ajan (k) suhde.

$$\text{Suosituimmuus} = E/k$$

Tilanne kuitenkin muuttuu, kun valittavana on kaksi saalista. Tällöin saalistaja voi valita suuremman saaliin, josta se saa suuremman energiamäärän E_1 ja, jonka käsittelyaika on k_1 , tai se voi valita pienempikokoisen saaliin, josta se saa pienemmän energiamäärän E_2 ja jonka käsittelyaika on k_2 . Jos saalistaja pyrkii saamaan mahdollisimman paljon energiaa, on saalis 1 suositumpi (Krebs 2001).

$$E_1/k_1 > E_2/k_2$$

Kun saalistaja kohtaa potentiaalisen saaliin sen on päätettävä syökö vai hylkääkö se saaliin. Sen tulisi käyttäytyä seuraavasti:

1. Kun saalistaja kohtaa saaliin 1, sen tulisi syödä se, koska se on energiataseen kannalta paras vaihtoehto.
2. Kun se kohtaa saaliin 2, sen tulisi syödä se, jos siitä saa enemmän energiaa kuin mitä kuluisi energiaa sen hylkäämisestä siihen, kun se löytää paremman saaliin 1.

Jos keskimääräinen saaliin 1 etsimiseen kulunut aika on S_1 , voidaan saaliin 2 suosituimmuus esittää seuraavasti (Krebs 2001):

$$E_2/k_2 > E_1/(S_1 + k_1), \text{ josta saaliin 1 etsintäaika } S_1 > ((E_1 * k_2) / E_2) - k_1.$$

Pitää huomata, että saalistaja erikoistuu saaliiseen 1 vain, jos sen etsimiseen kulunut aika on suhteellisen lyhyt. Saalistaja joka saalistaa optimaalisesti tässä kahden saalisvaihtoehdon mallissa saalista 1, vaihtaa optimaalisen saalistustapansa generalismiksi, eli saalistaa molempia saalisvaihtoehtoja, kun saaliin 1 etsimiseen kulunut aika kasvaa riittävästi. Luonnossa saalistaja ryhtyy saalistamaan molempia saalisvaihtoehtoja kun saaliin 1 runsaus pienenee riittävästi (Krebs 2001).

Halkoisjalkaisista on vaikea päätellä pyrkivätkö ne saamaan mahdollisimman paljon energiaa tietyssä ajassa, vai pyrkivätkö ne saamaan tietyn energiamäärän mahdollisimman lyhyessä ajassa. Joka tapauksessa ne saavat mätimunista enemmän energiaa kuin poikasista. Mätimunat ovat myös helpompia löytää ja saada kiinni. Mätimunien käsittelyaika lienee kuitenkin suurempi kuin poikasten. Niillä näyttäisi toteutuvan ravinnon optimointi, siten, että kun mätimunien energiamäärä on E_m ja käsittelyaika k_m ja poikasen energiamäärä on E_p ja käsittelyaika k_p . Saaliin suosituimmuudeksi saadaan siis mätimuna:

$$E_m/k_m > E_p/k_p, \text{ ja myös } E_p/k_p > E_m/(S_m + k_m).$$

Kohdatessa silakanpoikasen halkoisjalkainen tuskin hylkää sitä huonon ravintoarvon perusteella. Optimoinnin ilmeneminen mätimunilla johtuu ennemminkin mätimunien runsaammasta määrästä, helposta löytämisestä ja vaivattomasta kiinniotosta, kuin paremmasta ravintoarvosta. Halkoisjalkaisten saaliin optimoinnin tapahtumisesta on viitteitä Vihervalon ja Viitasalon (2001b) tutkimuksissa, jossa he havaitsivat, että *M. mixta* valitsee vesikirpun ja hankajalkaisen väliltä hankajalkaisen. Saaliin valintaan vaikutti halkoisjalkaisen sekä sen saaliin koko, saaliin esiintymistiheys sekä saaliin veteen aiheuttamat veden liikkeet. Pientä saalista syötiin, kun halkoisjalkainen oli pieni ja runsainta syötiin aina eniten. Lisäksi suuremmat saaliista veteen aiheutuneet veden liikkeet lisäsivät saaliiksijoutumisriskiä. Edellä mainittujen havaintojen perusteella halkoisjalkaiset toimisivat niin, että sitä saalistetaan mitä on eniten tarjolla. Ja, jos erikoistumista mätimuniin esiintyy, tapahtuisi se juuri niiden suuremman runsauden perusteella.

4.4. Arvio halkoisjalkaisten kokonaisvaikutuksesta silakan nuoruusvaiheisiin

Eteläisellä Itämerellä silakat kerääntyvät vain tietyille muutamille kutualueille. Suomen rannikolla kutualueita on kuitenkin lähes kaikkialla. Kutuun soveltuvia alueita on runsaasti mm. Saaristomerellä, Suomenlahdella ja Selkämerellä. Perämerellä puolestaan sopivia salmia ja vedenalaisia rinteitä on vähän (Parmanne & Sjöblom 1986, Koli 1990). On todettu, että silakan eri populaatiot kutevat hieman eri aikoihin (Rajasilta & Ranta-aho 1981, Parmanne & Sjöblom 1986), joten on hyvin todennäköistä, että halkoisjalkaisille on samaan aikaan tarjolla sekä mätimunia että poikasiasia. Rajasilta ym. (1986) havaitsivat, että

pienet silakat kutevat ensin ja niiden perässä suuremmat yksilöt. Silakan kutuaikaa, jolloin rantavyöhykkeen vesimassassa on mätiä, poikasja ja halkoisjalkaisia, on touko-kesäkuu.

Luonnossa voi silakan kudun aikaan olla mätimunia tarjolla ylen määrin. Vahterin ja Vuorisen (2001) mukaan juuri kudettua silakan mätiä on Pohjois-Airistolla, joka on silakan tärkeimpiä kutualueita Saaristomerellä, 400 mätimunaa kasvigrammaa kohden. Samoin Rajasilta ja Ranta-aho (1981) havaitsivat Pohjois-Airistolla silakan mätiä olevan jopa 14 824 mätimunaa/m³. Kokeissakaan mätimunien määrää ei ollut rajoitettu, vaan niitä oli myös ylen määrin tarjolla (250 000 mätimunaa/m³).

Arvioimme kokeellisesti, että *P. flexuosus* syö rakkolevällä olleita mätimunia keskimäärin noin 17 kpl/yksilö/l/vrk ja *N. integer* noin 10 kpl/yksilö/l/vrk mädin ollessa huuhtoutuneena. Kun oletetaan, että *N. integer* –tiheys on esim. 200 yks./m³ syövät ne silloin 2000 mätimunaa/m³/vrk. Joka tarkoittaa, että pelkästään ne syövät kuukaudessa jopa 60 000 mätimunaa. *N. integer* –yksilöitä voi paikoin esiintyä vielä paljon enemmän. Irvine ym. (1993) havaitsivat Iso-Britannian Norfolkissa sijaitsevassa murtovesijärvessä, jossa on melko samanlaiset olosuhteet kuin Itämeressä (Lehtiniemi 2007, suullinen tiedonanto), *N. integer* –lajin yksilöitä noin 1400/m², ja Søndergaard ym. (2000) noin 1500 yksilöä/m². *Praunus* –lajien yksilötiheydet ovat paljon alhaisemmat ja esiintyminen paikoittaisempaa, mutta *P. flexuosus* on puolestaan tehokkaampi saalistaja kuin *N. integer*. Lisäksi se saalistaa sellaisia kehittyviä mätimunia, jotka ovat kiinnittyneinä alustaan. Näin ollen saalistusvaikutus voi olla hyvinkin merkittävä silakan kuoriutuvien poikasten kannalta. Jos *Praunus* –lajien tiheys rakkoleväkasvustossa on 20 yks./m³, tällöin ne voisivat syödä kuukaudessa noin 8700 mätimunaa. Teoreettisesti halkoisjalkaiset voisivat siis syödä koko oleskelualueellaan olevan silakan mädin. Niin ei kuitenkaan käy, koska mitä vähemmäksi mädin määrä laskee, sitä pienempi on halkoisjalkaisen ja mätimunan kohtaamistodennäköisyys. Ja, kun jokin saalis vähenee riittävästi vaihtavat halkoisjalkaiset saaliskohdettaan runsaampaan vaihtoehtoon (Rudstam ym. 1992, Viherluoto & Viitasalo 2001b). Tällöin mätimunien syönti muuttuu satunnaisemmaksi ja loppuu lopulta kokonaan ja selvinneet mätimunat jäävät kehittymään poikasiksi.

Saalistuksesta, huuhtoutumisesta ja muusta tuhosta selvinneistä silakan mätimunista kehittyi noin viikossa läpikuultavia poikasja (Sjöblom & Parmanne 1978, Hudd 1982, Koli 1990). Tulosten perusteella halkoisjalkaiset syövät poikasja lukumääräisesti enemmän kuin mätimunia, jos muuta ravintoa ei ole tarjolla. *P. flexuosus* –yksilö kykenee syömään keskimäärin noin 48 kpl/vrk, jos poikastiheys on 10kpl/l ja *N. integer* –yksilö noin 18 kpl/vrk, jos poikastiheys on 5 kpl/l. Suuremmissa tiheyksissä syöntitehokkuus ei enää kasva kummallakaan lajilla. Jos verrataan poikastiheyksiä mätimunamääriin, niin em. poikastiheydet voivat olla hetkittäin aivan realistisia, jolloin *N. integer* –yksilöt kykenisivät syömään tasaisella tahdilla jopa 108 000, ja *P. flexuosus* –yksilöt n. 29 000 silakanpoikasta kuukaudessa. Jos em. lukuja ja halkoisjalkaisten määriä ajatellaan luonnonoloihin, niin silakoiden kuuluisi olla huomattavasti paljon harvinaisempia jo pelkästään halkoisjalkaisten takia, kuin mitä ne nykyään ovat. Luonnonolojen poikastiheyksiä on kuitenkin vaikea arvioida, mutta varmasti niitä on ajoittain ja paikallisesti runsaasti. Tiheydet muuttuvat alati poikasten kuoriutuessa, kasvaessa ja liikkeessa. Mikäli poikasja on aivan sakeanaan, eivät halkoisjalkaiset ehdi millään syödä kaikkia, vaan osa selviytyy väkisin. Kun halkoisjalkaiset tulevat kylläisiksi, selviytyvät mahdollisesti kaikki jäljelle jääneet poikasjet. Myös suuri poikastiheys voi aiheuttaa valinnan vaikeutta halkoisjalkaisille. Poikasjet liikkuvat joko itse tai ajautuvat veden virtausten mukana pois halkoisjalkaisten ulottuvilta melko nopeasti. Vaikka Urho ja Hildén (1990) havaitsivatkin, että sellaiset silakanpoikasjet, jotka kuoriutuvat kauempana rannasta, liikkuvat rannempana oleviin lämpimämpiin vesiin saavuttaakseen paremman kasvun. Näin ne olisivat jälleen

halkoisjalkaisten saavutettavissa. Mutta tällöin ne voivat olla kuitenkin jo liian kookkaita ja nopeita halkoisjalkaisten saaliiksi.

Paradis ym. (1996) totesi tutkimuksessaan, että riippumatta saalistajasta, kalanpoikanen on helpointa saalista, kun sen pituus on 10% saalistajan pituudesta. Halkoisjalkaisille alle 2 mm pituinen saalis olisi siis optimaalinen, eli juuri silakan mätimunaa kokoinen. Kokeiden perusteella halkoisjalkaiset valitsevatkin mätimunien ja poikasten väliltä ennemmin mätimunaa. Vastakuoriutunut poikanen jää helposti rauhaan tilanteessa, jossa poikasten lisäksi myös mätimunia on tarjolla. Poikasen muista ominaisuuksista läpikuultavuus ja täten vaikeampi havaittavuus lisäävät myös sen selviytymistodennäköisyyttä.

Laboratorioissa saatujen tulosten yleistämisessä vesiekosysteemiin tulee noudattaa tiettyä varovaisuutta. Saalislajin ja saalistajan käyttäytyminen ja biologia on tiedettävä tarkasti, jotta voidaan tehdä järkeviä johtopäätöksiä. Laboratoriossa tehdyissä kokeissa on usein hyvin tarkkaan rajatut olosuhteet. Lämpötila asetetaan vakioksi tai sitä voidaan muuttaa, mutta sen satunnainen muuttuminen on poistettu. Valaistus on säädetty myös vakioksi. Tässäkin tutkimuksessa kokeet suoritettiin tasaisessa valossa. On muistettava, että rannan halkoisjalkaiset saattavat saalistaa myös hämärässä kesäyössä, vaikka se onkin vähäistä, koska ne saalistavat enemmän näköaistiin perustuen (Lehtiniemi 2006, suullinen tiedonanto). Usein myös veden liikkeet (turbulenssi) on poistettu havainnoinnin parantamiseksi. Monet selkärangattomat myös vaeltavat vesimassassa vuorokauden mukaan joko vertikaalisesti tai horisontaalisesti. Lähellä olevat saalistajat voivat rajoittaa halkoisjalkaisten liikkumista, jolloin ne eivät kenties pääse ollenkaan käsiksi silakan jälkikasvuun. Lindén ym. (2003) havaitsivat kokeessaan, että ahvenen (*Perca fluviatilis*) läsnäolo vähensi *N. integer* – ja *P. flexuosus* –lajin ravinnonhakua. *N. integer* vähensi uintiaan ja *P. flexuosus* piiloutui entistä enemmän kasvillisuuden joukkoon. Reaktio aiheuttivat kuitenkin ahvenesta veteen erittyvät kemialliset ja visuaaliset ärsykkeet yhdessä. Ruoanhakua ei vähentänyt vain toisen ärsykkeen esiintyminen.

Luonnossa vesi liikkuu jonkin verran koko ajan, jolloin ympäristössä on muitakin häiriön aiheuttajia kuin vain silakanpoikanen. Akvaariossa ei ole mitään estettä saalistukselle, joten se voi antaa jopa täysin väärää tietoa halkoisjalkaisten saalistuksessa. Näissä kokeissa pyrittiin kuitenkin ottamaan kaikki oleellinen huomioon ja mielestäni siinä onnistuttiin. Täten uskon, että kokeiden tuloksia voidaan pitää vähintään suuntaa antavina. Kuitenkin olisi hyvä, että silakan ja halkoisjalkaisten vuorovaikutuksia voitaisiin havainnoida luonnon olosuhteissa ja vahvistaa näin koeoloissa tehtyjä havaintoja.

Rinnakkaisten kokeiden toteuttaminen pitkähköllä aikajaksolla voi lisätä kokeiden ja rinnakkaisten välistä vaihtelua. Lämpötila, valaistus ja liikkeet kaikkien kokeiden aikana olivat periaatteessa samanlaiset. Tuloksissa ei ole nähtävissä koejärjestelyn aiheuttamaa merkittävää häiriötä ja tulokset näyttävät tukevan toisiaan. Täten puutteet satunnaistamisessa eivät ole merkittävästi aiheuttaneet harhaa tai virheitä tuloksiin.

Silakanpoikasen ja halkoisjalkaisten kohtaamistodennäköisyyden arviointi on vaikeampaa kuin mätimunien kohdalla. Kohtaamistodennäköisyyteen vaikuttavat monet asiat. Edellä mainittujen lisäksi muun muassa saaliin ja saalistajan uintivauhti, saalistiheys ja molempien esiintymisalueet. Poikasia varmasti on niillä kutualueilla missä *N. integer* -parvet liikkuvat ja halkoisjalkaiset ja silakanpoikaset varmasti kohtaavat. Eri asia on tulevatko poikaset huomatuiksi ja syödyiksi, kun tarjolla on muuta ruokaa. Uskon, että halkoisjalkaisten ja silakanpoikasten väliset saalistukseen johtavat kohtaamiset jäävät melko satunnaisiksi. Halkoisjalkainen kyllä syö poikasen siihen törmätessään, mutta havaintojeni perusteella en usko, että halkoisjalkaiset erikoistuisivat saalistamaan

yksinomaan silakanpoikasia. Tämän kysymyksen ratkaisuun tarvittaisiin luonnossa tehtyjä havaintoja. Saalistuksen onnistumiseen vaikuttaa koon lisäksi myös poikasen kyky välttää saalistajia muilla keinoin. Poikanen voi paeta, olla huomaamaton tai parveutua. Gallego ja Heath (1994) tutkivat parveutumista sillillä, jolloin he havaitsivat, että poikanen parveutuu hyvin vasta ollessaan yli 55 mm pitkä. Silakanpoikanen on tuon kokoisena jo varmasti halkoisjalkaisten ulottumattomissa, joten ainakaan parveutuminen ei liene varteen otettava este saalistukselle. Sitä vaihetta, jolloin silakanpoikanen kykenee pakenemaan halkoisjalkaiselta, kun ne kohtaavat, on vaikea arvioida, koska poikaskasvatus epäonnistui eikä tarpeeksi suuria poikasia saatu kokeisiin.

Todennäköisesti halkoisjalkaisilla on paikallisesti merkitystä silakan nuoruusvaiheiden selviytymiseen. Saalistuspaine lienee korkeimmillaan mätiasteella. Varsinkin silloin, kun *N. integer* -lajin suuret, tiheät satojen, jopa tuhansien yksilöiden parvet liikkuvat silakan kutupaikalla, jolloin ne voivat syödä paljon mätiä. Siitä huolimatta on vaikea arvioida vaikutusta silakan selviytymiseen, sillä huuhtoutuneiden mätimunien syönti ei vähennä kuoriutuvien poikasten määrää. Kun suuri osa syödystä silakan mädistä saattaa olla huuhtoutunutta, todennäköisyys sellaisen mätimunän ja halkoisjalkaisen kohtaamiseen on siis suuri verrattuna kehittyvään mätimunaan. Kokeiden perusteella jäi epäselväksi valikoivatko halkoisjalkaiset kuolleiden ja elävien mätimunien väliltä, mutta, jos huuhtoutunutta mätiä syötäisiin eniten, jäisivät poikaset ja elävät mätimunat kehittymään edelleen. *Praunus* -lajien kokonaisvaikutus saattaa olla suurempikin kuin *N. integer* -lajin, koska ne keskittyvät saalistamaan kasvillisuuteen kiinnittyneitä, kehittyviä mätimunia. Lisäksi ainakin *P. flexuosus* voi käyttäytyä hyvinkin petomaisesti, jolloin se voi myös saalistaa vastakuoriutuneita poikasia. Halkoisjalkaisten poikasiin kohdistama saalistus lienee kuitenkin muniin verrattuna satunnaista, jolloin myös vaikutus jää vähäisemmäksi.

KIITOKSET

Suurimmat kiitokset kuuluvat ohjaajalleni Maijulle. Ilman hänen opastusta sekä ehdotusten ja vinkkien antamistaan tämä työ ei olisi valmistunut. ”Pyörätuolin” kokaisen kiitoksen työpanoksestaan ansaitsee myös Janne Lindeberg. Emosilakoiden pyynti olisi ollut vaikeaa ilman hänen paria oivallustaan: silakoita litkataan Prediumin laiturilta. Lisäksi hänen huolella hautomastaan silakan mädistä kuoriutui riittävästi poikasia kokeisiin, joka edesauttoi työni etenemistä merkittävästi. Aika ”Minskissä” oli kivvaa ja ajoittain melko mielenköyhää, mutta köyhyydessäänkin erittäin rikasta. Kiitokset myös kaikille muille, jotka auttoivat minua tämän työn puitteissa. Kiitän myös Walter ja Andrée de Nottbeckin säätiötä antamastaan stipendistä.

KIRJALLISUUS

- Anderson T.R. 1992. Modelling the influence of food C:N ratio, and respiration on growth and nitrogen excretion in marine zooplankton and bacteria. *J. Plankton Res.* 14: 1645-1671.
- Aneer G. 1980. Estimates of feeding pressure on pelagic and benthic organisms by Baltic herring (*Clupea harengus* V. *Membras* L.). *Ophelia, Suppl.* 1: 265-275.
- Aneer G. 1989. Herring (*Clupea harengus* L.) spawning and spawning ground characteristics in the Baltic Sea. *Fish. Res.* 8: 169-195.
- Anon. Lammi, J. 1996-2005. Auringon nousu- ja laskuajat V 1.96FI. Auringon nousu- ja laskuajat, hämärän alkamis- ja päättymisajat sekä päivänpituus – www-tiedote 17.02.2005, <http://www.kemi.fi/kk021498/aurinko.html>, sivuilla käyty 25.11.2005.

- Anon. 2004. RKTL – Ammattikalastus merellä. http://www.rktl.fi/tilastot/kalastustilastot/ammattikalastus_merella/, sivuilla käyty 3.5.2006.
- Anon. 2005. MMM > Luonnonvarat, vesivarat ja maanmittaus > Luonnonvaramittarit. http://www.mmm.fi/mittarit/kalatalous/kalakantojen_tila.html, sivuilla käyty 3.5.2006.
- Arndt E.A., Jansen W. 1986. *Neomysis integer* (Leach) in the chain of boddens south of Darss/Zingst (western Baltic)- ecophysiology and population dynamics. *Ophelia, Suppl.* 4: 1-15.
- Axenrot T. & Hansson S. 2003. Predicting herring recruitment from young-of-the-year densities, spawning stock biomass and climate. *Limnol. Oceanogr.* 48(4): 1716-1720.
- Bailey K.M., Brodeur R.D., Merati N. & Yoklavich M.M. 1993. Predation on walleye pollock (*Theragra chalcogramma*) eggs and yolk-sac larvae by pelagic crustacean invertebrates in the western Gulf of Alaska. *Fish. Oceanogr.* 2: 1, 30-39.
- Bonsdorff E., Blomqvist E.A., Mattila J. & Norkko A. 1996. Long-term changes and coastal eutrophication. Examples from the Ålands Islands and the Archipelago Sea, northern Baltic Sea. *Oceanol. Acta* 20: 321-329.
- Bonsdorff E., Blomqvist E.A., Mattila J. & Norkko A. 1997. Coastal eutrophication: causes, consequences and perspectives in the Archipelago areas of the northern Baltic Sea. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 44: 63-72.
- Bowers J.A. & Vanderbloeg H.A. 1982. *In situ* predatory behaviour of *Mysis relicta* in Lake Michigan. *Hydrobiologia* 93: 121-131.
- Cardinale M. & Arrhenius F. 2000. Decreasing weight-at-age of Atlantic herring (*Clupea harengus*) from the Baltic Sea between 1986 and 1996: a statistical analysis. *ICES J. Mar. Sci.* 57: 882-893.
- Flinkman J., Aro E., Vuorinen I. & Viitasalo M. 1998. Changes in northern Baltic zooplankton and herring nutrition from 1980s to 1990s: top-down and bottom-up processes at work. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 165: 127-136.
- Fuiman L.A. 1993. Development of predation evasion in Atlantic herring, *Clupea harengus* L. *Anim. Behav.* 45: 1101-1116.
- Gallego A. & Heath M.R. 1994. Vulnerability of late larval and early juvenile Atlantic herring, *Clupea harengus*, to predation by whiting, *Merlangius merlangus*. *J. Fish. Biol.* 45: 589-595.
- Gorokhova, E., 1999. *Mysid growth, stable isotope fractionation, and energetics: implications for foodweb studies*. Ph.D. thesis. Stockholm University.
- Greene C.H. 1986. Patterns of prey selection: implications of predator foraging tactics. *Am. Nat.* 128: 824-839.
- Hakala T., Viitasalo M., Rita H., Aro E., Flinkman J. & Vuorinen I. 2003. Temporal and spatial variation in the growth rates of Baltic herring (*Clupea harengus membras* L.) larvae during summer. *Mar. Biol.* 142: 25-33.
- Houde E.D. 1994. Differences between marine and freshwater fish larvae-implications for recruitment. *J. Mar. Sci.* 51: 91-97.
- Hudd R. 1982. Feeding on Baltic herring larvae (*Clupea harengus* L.) in the Gulf of Finland. *Finnish Fish. Res.* 4: 27-34.
- Hughes R.N. 1980. Optimal foraging theory in the marine context. *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.* 18: 423-481.
- Irvine K., Moss B., Bales M. & Snook D. 1993. The changing ecosystem of a shallow, brackish lake, Hickling Broad, Norfolk, U.K. I. Trophic relationships with special reference to the role of *Neomysis integer*. *Freshwat. Biol.* 29: 119-139.

- Kjørboe T. 1989. Phytoplankton growth rate and nitrogen content: implications for feeding and fecundity in a herbivorous copepod. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 55: 229-234.
- Koli L. 1990. *Suomen kalat*. WSOY, Porvoo, 357 s.
- Kotta, I. & Kotta, J. 1999. Distribution and migration of mysids in the gulf of Riga (Northern Baltic). *Proc. Estonian Acad. Sci. Biol. Ecol.* 48: 284-295.
- Krebs, C.J. 2001. *Ecology*. Benjamin Cummings. San Fransisco, California, 695 s.
- Köhn, J. 1992: Mysidacea of the Baltic Sea-State of the art. Teoksessa: Köhn, J., Jones, M.B. & Moffat A. (toim.). *Taxonomy, Biology and Ecology of (Baltic) mysids (Mysidacea: Crustacea)*. International Expert Conference, September 1991, Hiddensee, Germany 126s.
- Lehtiniemi M, Viitasalo M & Kuosa H. 2002. Diet composition influences the growth of the pelagic mysid shrimp, *Mysis mixta* (Mysidacea). *Boreal Env. Res.* 7: 121-128.
- Lindén E., Lehtiniemi M. & Viitasalo M. 2003. Predator avoidance behaviour of Baltic littoral mysids *Neomysis integer* and *Praunus flexuosus*. *Mar. Biol.* 143: 845-850.
- Lindley J.A., John A.W.G. & Robins D.B. 1997. Dry weight, carbon and nitrogen content of some calanoid copepods from the seas around southern Britain in winter. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 77: 249-252.
- Lindström M. 2000. Eye function of Mysidacea (Crustacea) in the northern Baltic Sea. *J. Exp. Mar Biol. Ecol.* 246: 85-101.
- Mauchline J. 1971a. The biology of *Neomysis integer* (Crustacea, Mysidacea). *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 51: 347-354.
- Mauchline J. 1971b. The biology of *Praunus flexuosus* and *P. neglectus* (Crustacea, Mysidacea). *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 51: 641-652.
- MacArthur R.H. & Pianka E.R. 1966. On optimal use of a patchy environment. *Am. Nat.* 100: 603-609.
- McLusky D.S. 1979. Some effects of salinity and temperature on the osmotic and ionic regulation of *Praunus flexuosus* (Crustacea, Mysidacea) from Isefjord. *Ophelia*. 18(2): 191-203.
- Nissinen, K. 2001. *Tilastolliset koeasetelmat ja varianssianalyysi (TIL C71)*. Jyväskylän yliopisto. Tilastotieteen laitos, 104 s.
- Oulasvirta P., Rissanen J. & Parmanne R. 1985. Spawning of Baltic herring (*Clupea harengus* L.) on the western part of Gulf of Finland. *Finnish Fish. Res.* 5: 41-54.
- Paradis A.R., Pepin P. & Brown J.A. 1996. Vulnerability of fish eggs and larvae to predation: review of the influence of the relative size of prey and predator. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 53: 1226-1235.
- Parmanne R. & Sjöblom V. 1986. Silakka. Teoksessa: Huhta V. (toim.) *3 Suomen Eläimet*. Amerlyhtymä Oy Weilin-Göösin kirjapaino, Espoo, 82-94.
- Ranta E., Rita H. & Kouki J. 1997. *Biometria. Tilastotiedettä ekologeille*. Yliopistopaino, Helsinki, 569 s.
- Rajasilta M., Kääriä J., Eklund J. & Ranta-aho K. 1986. Reproduction of the Baltic herring (*Clupea harengus membras* L.) in the sea area of Turku, SW Finland. *Ophelia, Suppl.* 4: 339-343.
- Rajasilta M. & Ranta-aho K. 1981. Alustavia tuloksia silakan määrittämisestä, mäsien esiintymissyvyydestä ja kehityksestä pohjoisella Airistolla. *Suomen kalastuslehti.* 8: 232-234.
- Rudstam L.G. & Hansson S. 1990. On the ecology of *Mysis mixta* (Crustacea, Mysidacea) in a coastal area of the northern Baltic proper. *Ann. Zool. Fennici* 27: 259-263.

- Rudstam L.G., Hansson S., Johansson S. & Larsson U. 1992. Dynamics of planktivory in a coastal area of the northern Baltic Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 80: 159-173.
- Rudstam L.G., Hansson S. & Larsson U. 1986. Abundance, Species composition and production of mysid shrimps in a coastal area of the northern Baltic proper. *Ophelia, Suppl.* 4: 225-238.
- Sjöblom V. & Parmanne R. 1978. The vertical distribution of Baltic herring larvae (*Clupea harengus* L.) in the Gulf of Finland. *Finnish Fish. Res.* 2: 5-18.
- Solomon M.E. 1949. The natural control of animal populations. *J. Anim. Ecol.* 18:1-35.
- Søndergaard M., Jeppesen E. & Aaser H.F. 2000. *Neomysis integer* in a shallow hypertrophic brackish lake: distribution and predation by three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus*). *Hydrobiologia.* 428: 151-159.
- Särkkä J. 1986. Halkoisjalkaiset. Teoksessa: Huhta V. (toim.) *5 Suomen Eläimet*. Amer-yhtymä Oy Weilin-Göösön kirjapaino, Espoo, 50-52.
- Urabe J. & Watanabe Y. 1992. Possibility of N or P limitation for planktonic cladocerans: An experimental test. *Limnol. Oceanogr.* 37(2): 244-251.
- Urho L. & Hildén M. 1990. Distribution patterns of Baltic herring larvae, *Clupea harengus* L., in the coastal waters of Helsinki, Finland. *J. Plankton Res.* 12: 41-54.
- Vahteri P. & Vuorinen I. 2001. Kalat. Silakan lisääntyminen vaarassa Pohjois-Airistolla. *Vesitalous* 3: 37-38.
- Viherluoto M. 2001. *Food selection and feeding behaviour of Baltic Sea mysid shrimps*. Walter and André De Nottbeck Foundation Scientific Reports No.23: 1-35.
- Viherluoto M. & Viitasalo M. 2001a. Effect of light on the feeding rates of pelagic and littoral mysid shrimps: a trade-off between feeding success and predation avoidance. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 261/2: 237-244.
- Viherluoto M. & Viitasalo M. 2001b. Temporal variability in functional responses and prey selectivity of the pelagic mysid, *Mysis mixta*, in natural prey assemblages. *Mar. Biol.* 138: 575-583.
- Viitasalo M., Kjørboe T., Flinkman J., Pedersen L.W. & Visser A.W. 1998. Predation vulnerability of planktonic copepods: consequences of predator foraging strategies and prey sensory abilities. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 175: 129-142.
- Viitasalo M., Vuorinen, I. & Saesmaa, S. 1995. Mesozooplankton dynamics in the northern Baltic Sea: implications of variations in hydrography and climate. *J. Plankton Res.* 17: 1857-1878.
- Williams D.D. & Hamm T. 2000. Insect community organisation in estuaries: the role of the physical environment. *Ecography* 25: 372-384.