
RKTL:n työraportteja 8/2013

Merikutuisen siian ja muikun poikastuotantoalueet

Lari Veneranta, Richard Hudd ja Jarno Vanhatalo



Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitos, Vaasa
2013



Julkaisija:
Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitos
Helsinki 2013

ISBN 978-951-776-960-0 (Verkkójulkaisu)

ISSN 1799-4756 (Verkkójulkaisu)

RKTL 2013

Kuvailulehti

Tekijät Lari Veneranta, Richard Hudd ja Jarno Vanhatalo			
Nimeke Merikutuisen siian ja muikun poikasalueet Pohjanlahdella			
Vuosi 2013	Sivumäärä 40	ISBN 978-951-776-960-0	ISSN ISSN 1799-4756 (PDF)
Yksikkö/tutkimusohjelma Tutkimus- ja asiantuntijapalvelut			
Hyväksynyt Nina Peuhkuri, Tutkimus- ja asiantuntijapalvelut, Elinympäristöt ja monimuotoisuus -tutkimusalue			
Tiivistelmä <p>Merikutuisen siian ja muikun poikasalueiden laajuutta Pohjanlahdella selvitettiin Norrsik ja Intersik -hankkeiden yhteydessä vuosina 2009–2011. Näytteenotoissa kerättiin aineistoa yhteensä 646 näytteenottopisteestä. Intersik -hankkeessa näytteet kerättiin eteläiseltä Perämereltä, Merenkurkusta ja Selkämereltä. Norrsik -hankkeessa toiminta kohdentui pohjoiselle Perämerelle, pääasiassa Ruotsin puoleiselle rannikolle. Näytteenotto ja tutkimus keskittyi siten merikutuisen siian ja muikun pääasialliselle nykyiselle esiintymisalueelle.</p> <p>Siian- ja muikunpoikasten esiintymistietoa käytettiin paikkatietoon ja matemaattiseen mallintamiseen perustuvan poikasaluemallin rakentamisessa. Mallissa käytetään paikkatietolaskennalla (GIS) karttatasoiksi muunnettuja elinympäristömuuttujia yhdistettynä tilastolliseen malliin poikasten esiintymistodennäköisyyden määrittämiseksi. Mallinnuksen perusteella tärkeimmät siian ja muikun poikasalueita määrittävät muuttujat ovat syvyys, rantavyöhykkeen profiili, etäisyys hiekkarantoihin ja jäätalven pituus. Merikutuisen siian poikasia saatiin monentyyppisiltä matalilta alueilta, mutta suurimmat poikastiheydet havaittiin matalilla hiekkarannoilla. Suolapitoisuus rajoittaa muikun poikastuotannon pääosin Perämeren pohjoisimpiin osiin. Aiempiin, 1990-luvulla kerättyihin aineistoihin verrattuna siian lisääntymisalueiden laajuudessa tai poikasmäärissä ei ole Perämeren alueella tapahtunut muutoksia. Sen sijaan erityisesti Selkämerellä Suomen rannikkoalueella siianpoikasten esiintymisalueet sekä poikasmäärät ovat supistuneet huomattavasti. Tarkat syyt muutoksen taustalla ovat vielä epäselvät, mutta todennäköisimmin ne liittyvät Itämeren rehevöitymiseen ja ilmastossa tapahtuviin muutoksiin. Tässä tutkimuksessa tuotettuja poikasaluekarttoja voidaan hyödyntää esimerkiksi rannikkoalueiden käytön suunnittelussa sekä ympäristönsuojelun ja -seurannan kohdentamisessa.</p>			
Asiasanat siika, muikku, poikanen, mallinnus, Itämeri, Pohjanlahti, Perämeri, rehevöityminen, ilmastonmuutos, mallinnus			
Julkaisun verkko-osoite http://www.rktl.fi/www/uploads/pdf/uudet%20julkaisut/tyoraportit/poikasalueet.pdf			
Yhteydenotot Richard Hudd, richard.hudd@rktl.fi			
Muita tietoja Siian ja muikun poikasalueet kartoitettiin ja mallinnettiin kahdessa samanaikaisessa hankkeessa, Norrbottenin läänin ja Piitimen kunnan rahoittamassa Norrsikissa sekä EU:n Interreg Botnia-Atlantica (304-9030-2008 BA 68748) -ohjelman ja Pohjanmaan liiton rahoittamassa Intersik -hankkeessa.			

Sisällys

Kuvailulehti	3
1. Esipuhe	5
2. Pohjanlahden merikuttiset siikakalat	5
2.1. Siian ja muikun elinympäristövaatimukset	6
2.2. Tutkimustietoa tarvitaan	8
3. Näytteenottoa Perämerellä, Merenkurkussa ja Selkämerellä	8
3.1. Tutkimusalueen kuvaus	8
3.2. Näytteenottoaikat	9
3.3. Pyyntimenetelmät ja näytteenotto	10
4. Paikkatietoaineistot ja mallintaminen	13
4.1. Paikkatietoaineistojen valmistelu	13
4.2. Esiintymistodennäköisyysmalli siian- ja muikunpoikasille	15
4.3. Pohjan peitteisyyden vaikutuksen selvittäminen mallintamalla	16
5. Tulokset	17
5.1. Poikasten esiintyminen ja kokojakauma	17
5.2. Näytteenottoaikoilta mitatut taustamuuttujat	18
5.3. Poikasaluemallit	19
5.4. Ympäristömuuttujien vaikutus siian- ja muikunpoikasten esiintymiseen	21
5.4.1. Peitteisyys rehevöitymisen indeksinä ja vaikutus poikasten esiintymiseen	24
5.4.2. Merikutuisten siikakalojen poikasten alueittainen levinneisyys	25
6. Siian ja muikun poikasalueisiin vaikuttavat tekijät Pohjanlahdella	26
6.1. Mallin toimivuus	26
6.2. Matalat ranta-alueet tärkeitä siian ja muikun poikasille	27
6.3. Rehevöityminen muuttaa ranta-alueita	29
6.4. Sedimentaatio voi peittää mätimunat ja kutualueet	30
6.5. Lyhyt jäätälvi voi vaikuttaa mätiin ja poikasiin	32
6.6. Taantuvat kannat	32
6.7. Johtopäätökset	33
Yhteistyökumppanit	34
7. Viitteet	34

1. Esipuhe

Lajien esiintymisaluiden ominaisuuksia mallinnettaessa tulisi mallinnusaineistossa olla mukana lajin koko levinneisyysalueella muuttujissa esiintyvä vaihtelu, jotta esiintymiseen vaikuttavat tekijät saadaan selvitettyä. Näytteenotto tulee myös sijoittaa pääasialliselle esiintymisalueelle, jotta vältetään levinneisyysalueen rajoilla olevien poikkeuksellisten ilmiöiden korostuminen aineistossa. Siian- ja muikun poikasalueiden mallinnukseen tähtäävissä Intersik- ja Norrsik hankkeissa pyrittiin tähän päämäärään. Interreg Botnia-Atlantica -hanke Intersik käynnistyi vuonna 2009, jolloin myös ensimmäiset näytteenotot tehtiin. Intersik -hankkeen keskeisenä osana oli merikutuisen siian poikasalueita kuvaavan karttamallin tuottaminen. Nykyään merikutuisen siian merkittävimmät esiintymisaluet ovat Perämerellä, joten näytteenotto haluttiin ulottaa kattamaan myös pohjoiset rannikkoalueet. Intersik – hankkeen rahoitusohjelma-alue rajoitusten vuoksi Perämeren alueen näytteenottoa varten perustettiin erillinen Norrsik -hanke yhteistyössä Riistan- ja kalantutkimuslaitoksen, Norrbottenin läänihallituksen ja Piitimen kunnan kanssa. Yhteistyön ansiosta maastotyöt molemmissa hankkeissa voitiin aloittaa samanaikaisesti ja aineiston analysointi yhdistää Norrsik- ja Intersik-hankkeiden kesken. Hankkeiden yhteensovittaminen mahdollisti myös näytteenoton ulottamisen merikutuisen siian levinneisyyden painopistealueelle pohjoisella Pohjanlahdella. Samalla voitiin mallintaa myös merikutuisen muikun poikasalueet, koska muikunpoikaset kuoriutuvat yhdenaikaisesti siianpoikasten kanssa. Hankkeissa tuotettu siianpoikasten esiintymisaluita kuvaavan mallin matemaattinen perusta on esitetty Ecological Modelling -julkaisusarjassa (Vanhatalo ym. 2012), ja mallia on tarkasteltu biologiselta kannalta Marine Ecology Progress Series -sarjassa julkaistussa artikkelissa (Veneranta ym. 2013) Tässä raportissa käsitellään mallinnustulokseen vaikuttavat biologiset taustatekijät, joita voidaan soveltaa sellaisenaan koko Pohjanlahden alueella siian poikastuotannon arvioinnissa.

Vielä muutama vuosikymmenen sitten meressä kutevaa siikaa on tiedetty esiintyvän lähes koko Itämeren alueella. Merikutuisen siikakantojen ja poikastuotannon nykyisen sijoittumisen perusteella Perämeren alueen ympäristöstä ja kalataloudesta vastaavilla tahoilla on entistä suurempi rooli elinvoimaisten siikakantojen vaalimisessa. Norrsik -hankkeen raportointia varten julkaisu on kirjoitettu sekä ruotsiksi Hudd ym. (2013) että suomeksi RKT:n työraportteja -sarjassa, jotta raporttia voitaisiin hyödyntää sekä Ruotsin että Suomen rannikkoalueilla. Toivomme, että raportissa julkaistavaa merikutuisia siikakaloja käsittelevää uutta tietoa käytetään Pohjanlahden rannikkoalueiden, siikakantojen ja siiankalastuksen hyväksi rajat ylittävässä yhteistyössä. Merikutuiset siikakalat ja niiden ympäristövaatimuksiin kohdistuva tutkimus vastaa hyvin myös vireillä olevaan EU:n meristrategiadirektiiviin ja sen edellytyksiin.

2. Pohjanlahden merikutuiset siikakalat

Siikojä (*Coregonus lavaretus* (L.)) esiintyy Pohjanlahdella kahta eri lisääntymismuotoa, virtavesiin kudulle nouseva vaellussiika sekä paikallisempia kantoja muodostava merikutuinen siika. Siikamuodot eroavat toisistaan pääasiassa kasvunopeuden, kutualueen ja vaelluskäyttäytymisen perusteella. Vaellussiika on tyypillisesti nopeakasvuinen, kasvaa suurikokoiseksi ja tekee pitkiä syönnösvaelluksia. Merikutuinen siika kutee rannikkoalueella, on usein hidaskasvuinen ja tekee vain lyhyitä vaelluksia (Lehtonen 1981, Lehtonen & Himberg 1992). Valtonen (1970) on kuvannut merikutuisen siian kylmän

veden lajiksi, kun taas vaellussiika näyttää saalistietojen perusteella (RKTL:n kalastusnäyteainestot 1979–2011, julkaisematon) sietävän myös korkeampia lämpötiloja. Pohjanlahdella on myös meressä ja jokisuissa kutevia muikkuja (*Coregonus albula*). Molemmat lajit ovat merkittäviä kohdekaloja sekä kaupalliselle että vapaa-ajan kalastukselle. Saaliiden perusteella kalastus keskittyy nykyään pääasiassa vaellussiikaan, vaikkakin karisiian ja muikun kudunaikainen pyynti on edelleen tärkeää erityisesti Perämerellä. Vielä kolme vuosikymmentä sitten siikasaalis on koostunut lähes tasapuolisesti molemmista muodoista erityisesti Selkämeren alueella (Lehtonen 1981). Siikasaaliit ovat vähentyneet merkittävästi 1980 -luvulta saakka koko Pohjanlahden alueella (Gårdmark 2004, Swedish Board of Fisheries 2010, Urho 2011). Suomen rannikkoalueella on tehty huomattavia velvoiteistutuksia vasta-kuorituruneilla ja kesänvanhoilla poikasilla voimalaitosten ja teollisuuden kalastukselle aiheuttamien haittojen kompensoimiseksi. Viimeisen kymmenen vuoden aikana Pohjanlahden alueelle on istutettu 40–90 miljoonaa vastakuoriutunutta ja 4–8 miljoonaa kesänvanhaa siianpoikasta vuosittain. Istutukset ovat painottuneet vahvasti vaellussiikaan, kun taas vähäisiä määriä karisiikaa on istutettu lähinnä Saaristomerelle sekä Selkämerelle (Urho 2011). Ruotsin rannikkoalueella istutustoimenpiteitä ei ole toteutettu vastaavassa mittakaavassa.

2.1. Siian ja muikun elinympäristövaatimukset

Rannikkoalueen kalojen luontaisen lisääntymisen edellytyksenä ovat riittävän hyväkuntoiset kutu- ja poikasalueet, jotta elinvoimainen kalakanta pysyy yllä. Erityisesti abioottisten tekijöiden, kuten lämpötilan merkitys poikasvaiheessa on suuri, kun taas poikasten määrästä riippuvat tekijät kuten ravinnon määrä vaikuttavat mahdollisesti vasta myöhemmissä vaiheissa (Cowan ym. 2000). Sekä siika että muikku kutevat syksyllä loka-marraskuussa (Lehtonen 1981, Jokikokko ym. 1993, Veneranta ym., painossa). Alkiot kehittyvät talven aikana kutupaikalla, kunnes niistä kuoriutuu poikasja keväällä veden lämmitessä 2–4 °C lämpötilaan tai jäiden lähdettyä (Bidgood, 1974, Rajagopal 1979, Veneranta ym., painossa). Verrattuna esimerkiksi rannikon kevätkutuisiin lajeihin kuten särkikaloihin tai ahvenneen, mäti on pitkään alttiina ympäristövaikutuksille, jotka voivat vaikuttaa kehitykseen ja selviytymiseen (Lahti ym. 1979, Müller 1992, Veneranta ym., painossa). Tarkkaa tutkimustietoa merikutuisen siian ja muikun kutupaikoista ei ole, sillä tiedot kutupaikkatyypeistä ja –syvyyksistä perustuvat pääasiassa kalastajien haastatteluihin (esim. Himberg 1995). Merikutuisten siikakalojen esiintymistä ja poikasbiologiaa on selvitetty Huddin ym. (1988), Leskelän ym. (1991) ja Jokikokkon (1993 ja 1997) tutkimuksissa, mutta esiintymiseen laajassa mittakaavassa vaikuttavia tekijöitä ei ole aiemmin selvitetty.

Aiemmissä tutkimuksissa merikutuisen siian ja muikun poikasja on tavattu rantavyöhykkeessä keväällä heti kuoriutumisen jälkeen. Siianpoikasten on havaittu olevan pääasiassa puhtailla hiekkatai sorapohjilla tai kivipohjilla, joissa on hiekkalaikkuja (Leskelä ym. 1991, Jokikokko 1997). Muikunpoikasja sen sijaan on löytynyt myös pehmeiltä pohjilta (Jokikokko 1997). Muualla toteutettujen tutkimusten perusteella siikakalojen poikasten esiintymisympäristö voi kuitenkin vaihdella vesistön ja kannan ominaisuuksien mukaan. Järvissä poikasja voi esiintyä tasaisesti koko järven alueella (Ponton & Müller 1988) tai niiden esiintyminen voi painottua vahvasti rantavyöhykkeeseen (Wanzenböck & Jagsch 1998, Karjalainen ym. 2002). Poikaset voivat myös vaihtaa esiintymisympäristöä kasvun myötä (Hudd ym. 1988, Sarvala ym. 1988, 1994). Syyksi poikasten esiintymisen painottumiseen rantaviivan läheisyyteen on tutkimuksissa ehdotettu kutualueiden sijoittumista poikasalueiden välittömään lä-

heisyyteen (Ponton & Müller 1988, Sarvala ym. 1994). Järvissä luonnonolosuhteet poikkeavat kuitenkin merialueesta, jossa esimerkiksi lämpötilassa on suurempia vaihteluita ranta-alueiden ja ulapan välillä. Normaalin jäätalven jälkeisinä keväinä Pohjanlahdella on tyypillistä, että ulkoalueilla on vielä runsaasti ajelehtivaa jäätä, kun ranta-alueet ovat jo täysin sulaneet. Poikasten esiintymiseen saattaa vaikuttaa myös ravinnon saatavuus. Järvissä on havaittu, että siikakalojen kuoriutumisen ajoittuu hankajalkaisten (Copepoda) esiintymishuipun kanssa samaan hetkeen (Freeberg ym. 1990, Simm & Ojaveer 2000). Pohjanlahdella merikutuisen siianpoikasten on havaittu syövän matalissa vesissä pääasiassa hankajalkaisia (Harpacticoida) (Hudd ym. 1992).

Itämerelle ovat tyypillisiä voimakkaat alueelliset vaihtelut jokivaluman määrässä, rannikkoalueiden tyypissä, ilmastossa sekä ihmistoiminnan vaikutuksissa (Voipio 1981 ja Andersen ym. 2011). Suolapitoisuuden vaihtelu on yksi keskeisimmistä eliöstöä muokkaavista tekijöistä myös Pohjanlahdella. Itämeren muikun tärkeimpien lisääntymisalueiden on arveltu sijoittuvan Ruotsin rannikolle pohjoiselle Perämerelle (Enderlein 1989, Lehtonen & Jokikokko 1995, Thoresson ym. 2002), koska muikun levinneisyysaluetta rajoittaa eniten suolapitoisuus (Jäger ym. 1981). Perämeren pohjukan lisäksi muikkukantoja on yksittäisillä jokisualueilla Selkämerellä ja Perämerellä, joissa suolapitoisuus on runsaan jokivaluman vuoksi alhainen. Vaikka siika esiintyy levinneisyysalueellaan pääasiassa makeissa vesissä, Pohjanlahden suolapitoisuuden ei arvella rajoittavan sen lisääntymistä tai levinneisyyttä. Jägerin (1981) havaintojen perusteella siianpoikaset kykenivät kuoriutumaan aina 10,2 ‰ suolapitoisuuksissa asti, vaikkakin Albertin ym. (2004) tutkimuksissa havaittiin, että makean veden siikakannalla onnistuneen alkionkehityksen suolapitoisuusraja oli 4.8 ‰. Voidaankin olettaa, että siikakantojen välillä on eroja sopeutumisessa erilaisiin suolapitoisuuksiin.

Ympäristön ja ilmaston muutokset vaikuttavat myös Pohjanlahden alueeseen. Vaikka varsin yleisesti ajatellaan Pohjanlahden olevan Itämeren alueista vähiten altistunut rehevöitymiselle (Bernes 1988, Håkansson ym. 1996, Lundberg ym. 2009), ovat ravinnemäärät avomerellä kaksinkertaistuneet viimeisen kuluneen 30 vuoden jakson aikana (HELCOM 1996, 2002, Fleming-Lehtinen ym. 2008). Rannikkoalueilla rehevöitymisen seuraukset ovat vielä selvemmin havaittavissa kuin avomerellä (Lundberg ym. 2005, Lundberg ym. 2009). Pohjanlahden suomenpuoleiset rannikkoalueet ovat mataluuden ja ravinteikkaan jokivaluman vuoksi alttiimpia rehevöitymiselle kuin Ruotsin rannikko. Ruotsissa rehevöitymisen merkkejä ei olekaan yhtä selvästi havaittavissa (HELCOM 1996, Håkansson ym. 1996, HELCOM 2009). Rehevöitymisellä on monia eri vaikutuksia rantaekosysteemiin, kuten levien ja kasvillisuuden määrän sekä kasvun lisääntyminen ja sitä myöden myös kasvava orgaanisen aineksen sedimentaatio (esim. Isaksson & Pihl 1992, Eriksson ym. 1998 ja Berglund ym. 2003). Järvissä tehdyissä tutkimuksissa on osoitettu rehevöitymisen olevan keskeinen siian ja muikun menestymiseen vaikuttava tekijä (esim. Nümann 1970, Hartmann 1977, Müller 1992). Aiemmin esimerkiksi Leskelä ym. (2004) ehdottivat tutkimuksessaan, että rehevöityminen ja eteläisen Pohjanlahden korkeampi lämpötila selittävät Pohjanlahden siikakantojen heikon tilan.

Pohjanlahdella jääolosuhteet vaihtelevat vuosittain. Kylminä talvina lähes koko meri saattaa jäätyä, kun taas lämpiminä vuosina se säilyy täysin jäättömänä. Normaalisti jäätalven pituus vaihtelee kuitenkin 4-7 kuukauden välillä (Seinä & Peltola 1991, Haapala & Leppäranta 1997). Jevrejevan ym. (2004) ja Jaaguksen (2006) mukaan viime vuosikymmenten aikana jäätalven pituudessa on tapahtunut muutos ja jään lähteminen keväällä tapahtuu aiemmin kuin ennen. Normaaleina talvina jään lähtö tapahtuu noin kuukauden mittaisen jakson aikana Pohjanlahdella etelästä pohjoiseen edetessä. Jääpeitteen muodostumisella on ehdotettu olevan merkitystä siikakalojen mädin selviämiseksi. Free-

bergin ym.(1991) ja Brownin ym. (1993) mukaan jääpeite vähentää aallokon ja virtausten vaikutusta mätimuniin ja siten parantaa munien selviytymismahdollisuuksia talven kehitysmajakson aikana.

2.2. Tutkimustietoa tarvitaan

Tässä tutkimuksessa on pyritty yhdistämään laajassa mittakaavassa tapahtuneet ympäristömuutokset merikutuisten siikakalojen poikasten esiintymiseen. Siikakalojen poikasten ja mädin tiedetään olevan varhaisvaiheen kehityksen osalta erityisen alttiita rehevöitymisen ja ilmastonmuutoksen seurauksille. Poikasaluemallinnuksessa ja karttatiedon tuottamisessa elinympäristöjen ja elinympäristövaatimusten selvittämiseksi abioottiset ja biologiset tekijät tulee kuitenkin pystyä yhdistämään sopivassa mittakaavassa (Austin 2007). Suurin osa tähänastisesta ympäristötutkimuksesta Pohjanlahdella on kohdistunut avomerelle (esim. HELCOM 1996, 2009, Fleming-Lehtinen ym. 2008) tai ainakin rantavyöhykkeen ja matalien alueiden ulkopuolelle (Bonsdorff 2006, Lundberg ym. 2009) ja siten ajankäytön ja alueellisesti tarkkaa perustietoa Pohjanlahdesta on varsin vähän saatavilla, erityisesti suhteutettuna ihmistoiminnan aiheuttamaan ympäristökuormitukseen.

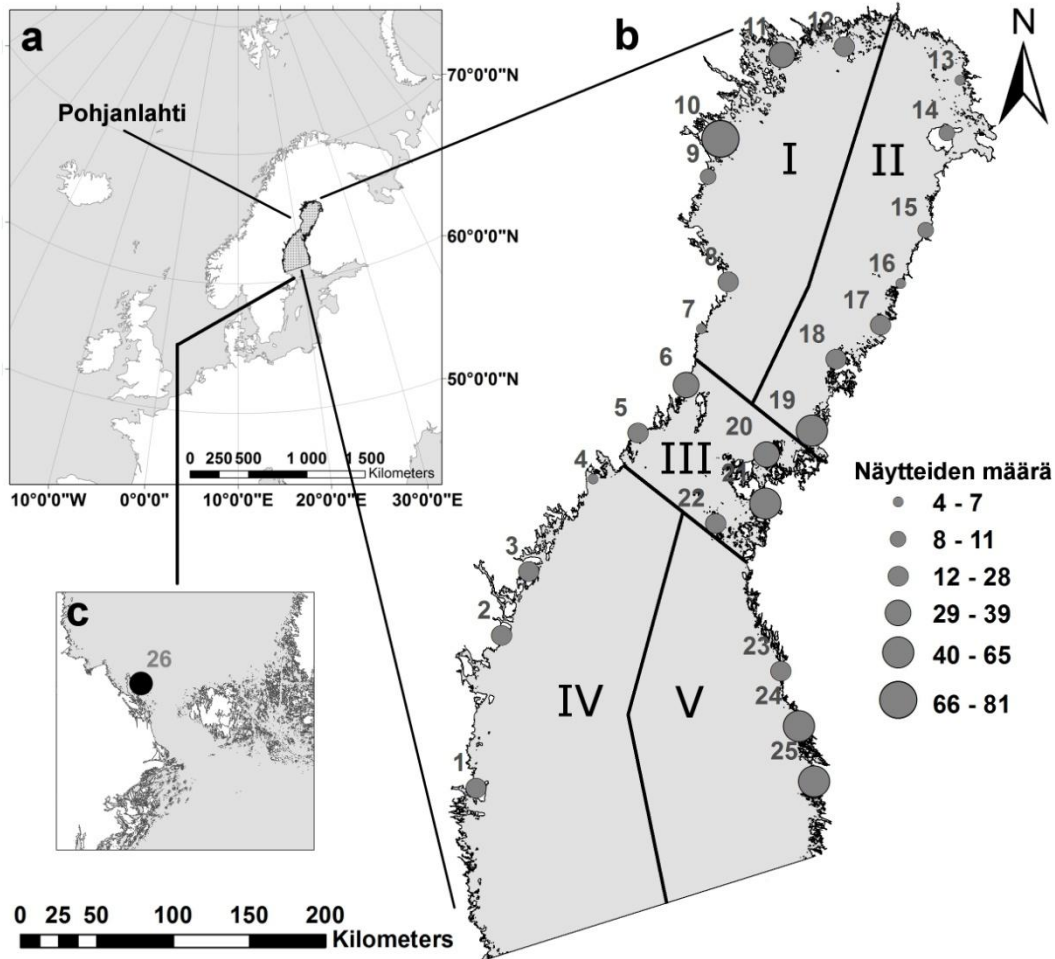
Heikentyvien siikasaaliiden, ympäristössä tapahtuvien muutosten ja luontoon kohdistuvien käyttöpaineiden vuoksi merikutuisen siian ja muikun lisääntymiseen ja poikasalueisiin liittyvälle tiedolle on kasvava tarve. Tutkimuksen päämääränä on ensisijaisesti määrittää siian ja muikun poikasalueita kuvaavat maantieteelliset muuttujat laajassa mittakaavassa sekä luoda maantieteellinen karttamalli, jota voidaan käyttää rannikkoalueiden käytön suunnittelussa ja suuntaviivoina, jos tarkempia alueellisia poikasselvityksiä tehdään. Lisäksi arvioidaan mahdollisuuksia käyttää merikutuisen siian ja muikun poikasalueita Pohjanlahden rannikkovesien laadun arvioinnissa.

3. Näytteenottoa Perämerellä, Merenkurkussa ja Selkämerellä

3.1. Tutkimusalueen kuvaus

Lähes koko Pohjanlahden kattavan tutkimusalueen koko on noin 600 x 120 km. Alue jaettiin viiteen maantieteelliseen vyöhykkeeseen merialuiden ja maantieteellisten erojen perusteella (Kuva 1). Perämeren länsirannalla, Ruotsin rannikkoalueella (alue I) on tyypillisesti avoimia kivikko- tai hiekkarantoja ja erityisesti pohjoisosissa syvän veden halkoma harvasaarinen saaristo. Perämeren itäosissa Suomen rannikkoalueella (alue II) rannat ovat avoimet ja muodostuvat pääasiassa hiekasta lukuun ottamatta muutamia pienehköjä saaristoalueita. Merenkurkku (alue III) on rikkonainen saaristoalue, jossa on laajoja matalikkoalueita ja lukuisa määrä pieniä saaria Suomen puoleisella rannikkoalueella. Selkämeren länsirannikko (alue IV) on vuonomaisten lahtien luonnehtima. Saaristovyöhyke on kapea, vedet syvät ja rannikko on altis tuulelle. Monin paikoin kallioista rantamaa kiertää kapea hiekkainen rantavyöhyke. Selkämeren itäpuolinen Suomen rannikkoalue (V) on huomattavasti matalampi ja rikkonaisempi vesiltään kuin alue IV. Tällä alueella on sekä rikkonaisia avoimia matalia rantoja että rikkonaisia saaristoaluetta. Erityisesti Perämeren alueella rannat ovat erittäin avoimia. Saaristoalueiden uloimmat osat ovat alttiita tuulelle ja aallokelle, kun taas väli- ja sisäsaariston alueet ovat suojai-

sia. Tutkimusalueen pohjoisimmissa osissa vesi on lähes makeaa ja suolapitoisuus kasvaa asteittain etelään päin siirryttäessä 6-7 ‰ tasoon (Håkansson ym. 1996, Pitkanen 2001, HELCOM 2002). Tyypillistä Pohjanlahden alueelle ovat myös voimakkaat vuotuiset vedenpinnan korkeuden vaihtelut, jotka johtuvat ilmanpaineen ja virtausolojen muutoksista (Jerling 1999). Ympäristömuutosten ja poikasten esiintymisen vertailun vuoksi tarkasteluun otettiin mukaan myös varsinaisen tutkimusalueen eteläpuolinen vertailualue, joka sijaitsee Öregrundin saaristossa Selkämeren eteläosassa.



Kuva 1. Tutkimusalue Pohjanlahdella. Karttaan b merkityt numerot kuvaavat yksittäisiä tutkimusosa-alueita ja pallojen koko näytteiden määrää kullakin osa-alueella. Kuvassa c on esitetty varsinaisen tutkimusalueen ulkopuolinen vertailualue (26).

3.2. Näytteenottopaikat

Koko Pohjanlahden mittakaavassa siian ja muikun poikasalueita kuvaavien ympäristömuuttujien määrittämiseksi poikasialueita pyydystettiin 653 näytteenottopaikalta, jotka sijoituivat yhteensä 26 osa-alueelle vuosina 2009–2011 (Kuva 1). Osa-alueista 19 kappaletta sijaitsi Intersik -hankkeen toiminta-alueella ja kuusi Norrsik -hankkeen alueella. Vuonna 2009 näytteenottopaikkojen sijainti hajautettiin avoimuuden ja ilmakuvista tunnistetun pohjatyyppin perusteella, ottaen huomioon myös syvyyserot, saaristot ja jäätalven keston. Pyyntipaikkojen sijainti satunnaistettiin logististen reunaehtoju-

teissa, jotta aineiston rakenteessa voitiin välttää spatiaalista autokorrelaatiota, joka kuvaa havaintojen riippuvuutta toisistaan paikan suhteen. Vuonna 2010 näytteiden keräämistä kehitettiin edelleen. Koko Pohjanlahden näytteenottoalue luokiteltiin kahdeksaan luokkaan avoimuuden, jäätalven pituuden ja rantaviivan määrän perusteella. Luokkien jakoperusteet oli määritetty vuoden 2009 aineiston alustavien analyysien perusteella. Näytteenottoaikojen sijainti satunnaistettiin siten, että jokaiseen ranta-alueen luokkaan pyrittiin saamaan yhtä paljon näytteitä. Näytteenoton ohjattua satunnaistamista käytettiin, koska kirjallisuustietojen (Caeiro ym. 2003) perusteella näin menetellen saavutettiin paremmin hyödynnettävä aineisto mallintamista varten. Mallin rakentamisessa käytettiin vuosina 2009–2011 kerättyä aineistoa. Näytteenotto kattoi kaikki Pohjanlahdella esiintyvät ympäristötyypit ja samalla lähes koko merikutuisen siian ja muikun esiintymisalueen.

Vaellussiian poikasten välttämiseksi näytteenotossa ei kerätty näytteitä suurten jokisualueiden lähistöltä, lukuun ottamatta alueita 9 ja 20. Suomen rannikkoalueella erityisesti Perämerellä, jossa istutuksia tehdään runsaasti, vältettiin sellaisia alueita, joihin istutukset on kohdennettu.

3.3. Pyyntimenetelmät ja näytteenotto

Näytteenotto tehtiin poikasnuotalla (502 paikkaa) rannan läheisillä paikoilla. Menetelmä on siianpoikasten pyynnissä jo pitkään käytössä ollut (esim. Hudd ym. 1988, Leskelä ym. 1991). Näytteenotossa käytetyssä nuotassa on 8 m pitkät aidat, joiden silmäkoko on 5 mm. Peräpussin silmäkoko on 1 mm. Nuotta vedettiin rannasta ulospäin kahlaten noin yhden metrin syvyyteen ja käännettiin avoimena rannan suuntaiseksi (kuva 2). Sen jälkeen nuotta vedettiin vetonaruilla (10 m) rantaan. Kivikkorannoilla tai jyrkillä rannoilla vetonaruja ei käytetty, vaan vedon pituus arvioitiin silmämääräisesti vastaamaan 10 m vetonaruilla tehtyä vetoa.



Kuva 2. Poikasnuottaus Kalajoen hiekkasärkillä. Kuva Lari Veneranta.

Veneeseen kiinnitettävää Gulf-Olympia pyydystä (Hudd ym. 1984, Aneer ym. 1992) ja haavipussia käytettiin avoimessa vedessä tapahtuvassa näytteenotossa (kuva 3). Gulf-Olympia -näytteenottimet asennettiin veneen molemmille sivuille 0,3 ja 0,5 m syvyyteen. Pyydyksissä käytetyssä havaksessa silmäkoko oli 300 μm . Pyyntinopeus veneellä liikuttaessa oli 2 ms^{-1} GPS:llä mitattuna, ja pyyntilinjojen pituus oli 500 m. Rinnakkaiset näytteet yhdistettiin yhdeksi näytteeksi, ja analyyseissa sijaintipaikkana käytettiin linjan keskikohtaa. Haavipussi oli muuten samanlainen kuin Gulf-Olympia, mutta koostui vain yhdestä 20 metriä veneen perässä vedenpinnan tuntumassa vedettävästä pyydyksestä. Kussakin näytteenotto paikassa käytiin yhden kerran, noin yhden viikon kuluttua jään lähdöstä. Suurin osa näytteistä kerättiin poikasnuotalla, koska aiempien tutkimusten perusteella (Hudd ym. 1988, Leskelä ym. 1991, Jokikokko 1997) siian ja muikunpoikaset suosivat matalia alueita.



Kuva 3. Avoimen veden näytteenotossa käytetty Gulf-Olympia –poikasnoudin. Kuva Lari Veneranta.

Kaikki poikasnäytteet säilöttiin 4 % formaliiniliuokseen maastossa. Säilöntä neste vaihdettiin 96 % etanoliksi ennen tunnistamista, mittausta ja laskentaa laboratoriossa. Poikasten kehitysvaihe määritettiin Evropejtsevan (1949) esittämän luokittelun perusteella. Poikasaineiston lisäksi kultakin pyyntipaikalta kerättiin paikkaa ja olosuhteita kuvaavaa tausta-aineistoa (taulukko 1).

Taulukko 1. Poikasten pyyntipaikoilta mitatut taustamuuttujat.

Muuttuja	Ranta	Avoin vesi	Tyyppi/Luokitus	Yksikkö	Menetelmä/välineistö
Sijainti	x	x	jatkuva	Pit./lev. hddd.ddddd (WGS84)	Garmin GPSMap 76CSx/Oregon 300
Sameus	x	x	jatkuva	FNU	Eutech TN100ir
Veden lämpötila	x	x	jatkuva	°C	Eutech ECTestr11
Sähkönjohtavuus	x	-	jatkuva	mS/m	Eutech ECTestr11
Aallonkorkeus			1 peili, 2 väreitä, 3 0.02-0.1 m 4 0.1-0.3 m 5 >0.3 m	Luokka-asteikko	Visuaalinen arvio
Tuulen suunta	x	-	0-360	°	Kompassisuunta
Tuulen voimakkuus	x	-	0, 2, 4, 6, 8, 10, 14+	Luokka-asteikko ms ⁻¹	Visuaalinen arvio
Depth	x	x		m	
Rannan profiili	x	-	1 jyrkkä (90-45°) 2 porrastettu, 3 kapea matala ja jyrkkä reuna, 4 melko jyrkkä (45-30°), 5 loiva (30-0°), 6 loiva ja särkkiä	Luokka-asteikko °	Visuaalinen arvio
Pohjatyyppi 0.3 m syvyydessä	x	-	1 pehmeä 2 hiesu 3 hiekka, 4 hiekka-kivi 5 kivi 6 lohkare 7 kallio	Luokka-asteikko	Visuaalinen arvio
Pohjan peitteisyys 0.3 m syvyydessä	x	-	1 täysin puhdas, 2 < 10 %, 3 10-25%, 4 25-50%, 5 >50%	Luokka-asteikko	Visuaalinen arvio
Nopeus Gulf-Olympia /haavipussi	-	x	jatkuva	m/s	Garmin GPSMap 76CSx

4. Paikkatietoaineistot ja mallintaminen

4.1. Paikkatietoaineistojen valmistelu

Hankkeen aikana digitoitiin Pohjanlahden alueelta ilmakuvien (Maanmittaushallitus, Suomi ja Lantmäteriet, Ruotsi) ja SPOT-5 – satelliittikuvien (Google Earth) avulla sellaiset matalat alueet, joiden syvyys oli tulkinnan mukaan likimain alle yhden metrin. Matalat alueet luokiteltiin neljään luokkaan, hiekkapohjaisiin, hiekka- tai mutapohjaisiin, hiekka- ja kivipohjaisiin sekä muihin pohjatyyppeihin. Tätä perusaineistoa käytettiin pohjan tyyppiä, etäisyyttä mataliin alueisiin, etäisyyttä mataliin hiekkaluoksiin ja matalien alueiden pinta-alaa kuvaavien rasterikarttatasojen valmistamisessa. Etäisyys mataliin alueisiin ja mataliin hiekkapohjaisiin alueisiin painotettiin matalien alueiden koolla, jolloin saatiin luotua matalien alueiden ja matalien hiekkaluoksiin lukumäärää pinta-alaa kohden kuvaavat karttatasot laajassa mittakaavassa.

Koko Pohjanlahdelle laskettiin karttataso, joka kuvaa etäisyyttä vettä pitkin jokisuihin. Laskennassa käytettiin 100 m rasterisolun kokoa. Veden pinta-ala suhteessa rantaviivan pituuteen laskettiin 1:20 000 rantaviiva-aineistosta 900 m ikkunakoolla. Peruskartta-aineistoja käytettiin myös, kun laskettiin rantaviivan pituutta 5000 m ympyrän sisällä ja saarten lukumäärää 10000 m ympyrän sisällä. Suomalaisen Trafan ja Ruotsin merenkulkuhallituksen syvyysaineistoa käytettiin, kun laskettiin karttataso, joka kuvastaa etäisyyttä 20 m syvyyskäyrään veden pintatasoa pitkin.

Alttius tuulelle (fetch) laskettiin 32 suunnan suurimpien yhtämittaisten etäisyyksien keskiarvona sekä painotettuna arvona, jossa keskiarvolla oli 30 % painoarvo ja suurimmalla arvolla 70 %. Avoinmuuden laskentamenetelmän periaatteet on esitetty esimerkiksi Ekeboom ym. (2003) julkaisussa.

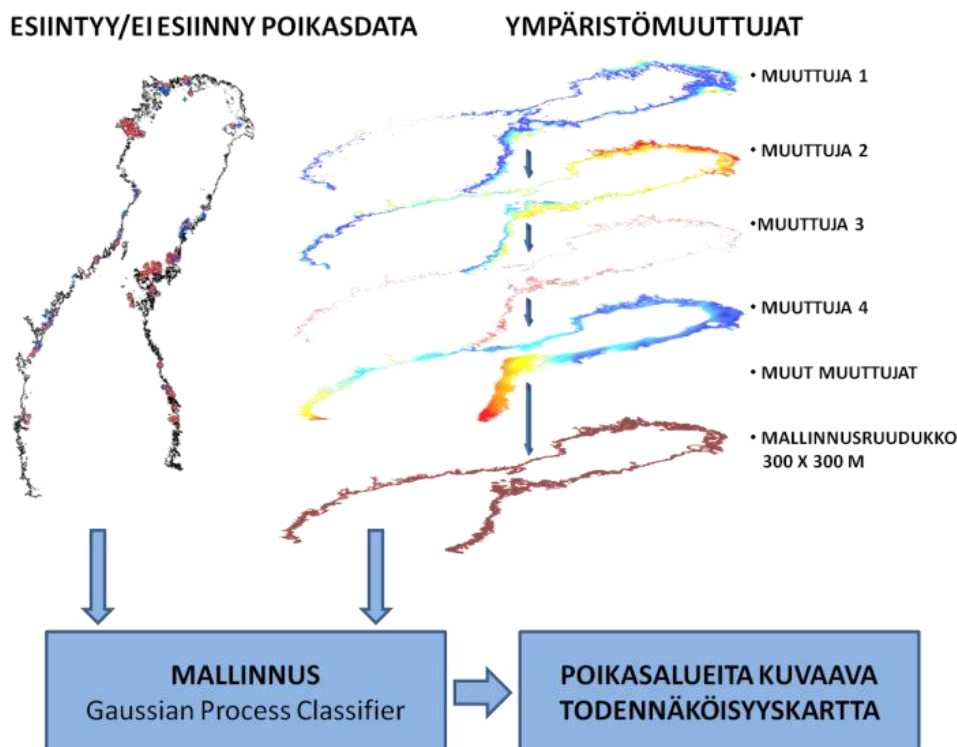
Aineisto muihin mallinnuksissa käytettyihin muuttujiin saatiin Suomen Ilmatieteen laitokselta, Ympäristökeskukselta, Ruotsin ympäristöviranomaisilta sekä Helcomilta. Veden laatua kuvaavat indeksimuuttujat PHOSP, NITROG, CHLA ja SECCHI on kuvailtu tarkemmin Andersenin ym. (2011) julkaisussa. Jääaineistona käytettiin vuoden 2009 jäätilannetta, koska sen arveltiin kuvastavan parhaiten lämpimien talvien keskimääräistä jäätilannetta. Kaikki GIS -analyysit toteutettiin ESRI ArcGIS (ArcMap 9.3.1 tai 10.0 sekä Spatial Analyst – laajennos) tai ERDAS ER Mapper 7.0 –ohjelmistoilla.

Taulukko 2. Ympäristömuuttujat, joita käytettiin siian ja muikun poikasalueiden mallintamisessa. Isoilla kirjaimilla kirjoitetut muuttujat ovat paikkatietoaineistoja ja pienellä kirjoitetut muuttujat on mitattu näytteenotto paikalla. Yksikkö I tarkoittaa indeksiarvoa.

Muuttuja	Kuvaus	Tyyppi	Laskenta-resoluutio (m)	Arvot min-max	Yksikkö	Aineiston lähde
shopprof	rannan profiili	luokka	NA	1-6	class	RKTL
depth	syvyys	jatkuva	NA	0.1-47	m	RKTL
FE300W	painotettu avoimuus	jatkuva	300	90-260084	m	RKTL
FE300ME	keskiarvoavoimuus	jatkuva	300	9-124247	m	RKTL
D20M	etäisyys 20 m syvyy- vyöhykkeeseen	jatkuva	200	0-27473.5	m	RKTL
LINED	rantaviivan määrä 3000 m ympyrän sisäl- lä	jatkuva	100	0-323	I	RKTL
ISLANDN	saarten lukumäärä 10000 m ympyrän sisällä	jatkuva	100	0-549	I	RKTL
DSAND	etäisyys mataliin hiek- karantohin	jatkuva	90	0-116	I	RKTL
DSHALLO	etäisyys mataliin ran- toihin	jatkuva	60	0-6168	I	RKTL
PE900	vesipinta-ala rantavii- van pituuteen verrat- tuna	jatkuva	90	0-1046	I	RKTL
SALSPRS	touko-kesäkuun suola- pitoisuus	jatkuva	10000	0-6.2	psu	FMI, 3d biogeo- chemical mod- el, Baleco
SALWIN	loka-huhtikuun suola- pitoisuus	jatkuva	10000	0-6.0	psu	FMI, 3d biogeo- chemical mod- el, Baleco
ICEWIN	jäätalven kesto vuonna 2009	luokka	1852	0-24	m	FMI
ICELAST	viimeisen jääpeitteen viikko vuonna 2009	jatkuva	1852	7-21	weeks	FMI
EKOSTAT	rannikkovesien ekolo- ginen tila	luokka	vector	0-4	class	SYKE/SEPA
PHOSP	fosforimäärä	jatkuva	2000	14-49	I	HELCOM
NITROG	typpimäärä	jatkuva	2000	10-49	I	HELCOM
CHLA	klorfylli-a -määrä	jatkuva	2000	11-45	I	HELCOM
SECCHI	secchi -syvyys	jatkuva	2000	10-43	I	HELCOM
RIVERS	etäisyys lähimpään jokisuuhun	jatkuva	150	0-56700	m	RKTL
SHAREA	matalan alueen pinta- ala	jatkuva	200	0-1122	I	RKTL
BOTCLS	pohjan tyyppi	luokka	200	0-5	NA	RKTL

4.2. Esiintymistodennäköisyysmalli siian- ja muikunpoikasille

Siian ja muikun poikasalueita kuvaava malli rakennettiin käyttämällä Gaussian Process classifier – tekniikkaa (GPC), jossa yhdistetään epälineaarinen vastemuuttuja ja spatiaalinen satunnaismuuttuja (tarkempi kuvaus, ks. Vanhatalo ym. 2012) mallinnettavaan ilmiöön eli poikasten esiintymiseen (kuva 4).



Kuva 4. Yksinkertaistettu periaatekaavio poikasalueiden mallinnusmenetelmästä.

Mallissa vastemuuttujat ovat ympäristömuuttujia, joiden avulla malli antaa esiintymistodennäköisyyden alueille, joilta havaintoja ei ole kerätty. Gaussisten prosessien etu moniin muihin regressiomenetelmiin nähden on mallin epäparametrisuus, jolloin mallin rakenne ei aseta havaintoaineistoon sovitumiselle hankalia rajoituksia. Epäparametrisuus toisaalta voi heikentää mallin tulkittavuutta esimerkiksi useamman selittävän muuttujan merkittävyyttä arvioitaessa. Rasterimuodossa olevat ympäristömuuttujat eivät selittäneet esiintymistodennäköisyyksien alueellista vaihtelua riittävän hyvin, joten malliin lisättiin paikkojen välistä vuorovaikutusta kuvaava alueellinen komponentti. Alueellisessa komponentissa esiintymistodennäköisyyksien oletetaan korreloivan muiden alueiden esiintymistodennäköisyyksien kanssa sitä enemmän mitä lähempänä maantieteellisesti alueet ovat toisiaan. Syvyyden ja rannan profiiliin arveltiin olevan keskeisiä poikasalueisiin vaikuttavia muuttujia, joten niitä käytettiin mallinnuksessa, vaikka kumpaakaan ei ollut mahdollista yleistää riittävän tarkaksi karttasoksi. Poikasten esiintymistodennäköisyyden $\pi(s)$ ja ympäristömuuttujien x välinen suhde paikassa s määritettiin seuraavasti:

$$\pi(s) = g(f(x) + \rho(s)).$$

jossa $f(x)$ on ennustefunktio, $\rho(s)$ spatiaalinen alueellinen komponentti ja g logistinen linkki-funktio, joka määrittää ennusteen arvon nollan ja yhden välille. Ennustefunktio ulottaa ennusteen havaintojen (näytteenottoaikojen) ulkopuolelle ja alueellinen komponentti mallintaa havaintojen riippuvuuden toisistaan paikan suhteen, jos ympäristömuuttujat eivät selitä sitä. Alueellisessa satunnaismuuttujassa ilmenevä vahva rakenne osoittaa, että ennustuksen kannalta olleet ympäristömuuttujat puuttuvat alueelta, ennustefunktio ennustaa väärin tai että mallista puuttuvat maantieteelliset tekijät vaikuttavat ennusteeseen (Elith & Leathwick 2009).

Tässä tutkimuksessa yksittäisten muuttujien merkitystä ennustetodennäköisyyteen arvioitiin keskiarvoistetulla ennustevertailulla (Average Predictive Comparison, APC) (Gelman ja Pardoe, 2007, Vanhatalo ym. 2012). Jatkuvien muuttujien tapauksessa menetelmä arvioi ennusteen odotettua muutosta suhteessa tarkasteltavan muuttujan muutokseen. Järjestysasteikollisilla muuttujilla (EKOS-TAT, BOTTOMCLS ja shoprofile) menetelmä arvioi ennusteen odotetun poikkeaman suuruutta muuttujan luokan muutoksessa. APC:n lisäksi muuttujien vaikutusta ennusteeseen arvioidaan kullekin merialueelle erikseen tuotetuilla vastekuvaajilla. Mallinnuksen tuloksessa keskitytään esiintymistodennäköisyyden odotusarvoon.

Mallinnuksessa käytettiin koko aineistoa. Mallin toimivuus arvioitiin sekä interpoloimalla että ekstrapoloimalla havaintopisteiden välejä. Interpolaatiolla tarkoitetaan ennusteen tekemistä tutkimusalueen sisällä kun taas ekstrapolaatiossa ennustetaan tutkimusalueen tulosten perusteella alueen ulkopuolelle. Mallin ennusteosuvuuden arviointi tehtiin 10-kertaisella ristiinvalidoinnilla. Ennusteosuvuutta selvitetään oikeiden ennusteiden määrällä (proportion of true classifications, PTC), oikeiden ennusteiden suhteella (true positive rate, TPR) ja oikeiden väärin suhteella (true negative rate, TNR) sekä ennustetodennäköisyyksien logaritmien keskiarvolla (mean log predictive density, MLPD). MLPD mittaa sekä luokittelutarkkuutta että kuinka varma ennuste on. MLPD – arvo on sitä suurempi, mitä paremmin malli ennustaa ja mitä varmempi ennuste on. Jokaiselle testille lasketaan keskiarvo ja 95 % posteriorijakauma käyttämällä Bayesilaista bootstrappingia (Vehtari & Lampinen 2002). Interpolaatio on validoitu satunnaisristiinvalidoinnilla ja ekstrapolaatio jakamalla aineisto kymmeneen eri alueeseen ja ristiinvalidoimalla ne.

Siian ja muikun poikasalueita esittävät esiintymistodennäköisyyskartat on piirretty ilman syvyys- ja rannan profiili -muuttujia. Kunkin mallinnuksessa käytetyn muuttujan merkitystä koko mallin kannalta arvioitiin vastemuuttujakuvilla, jotka laskettiin erikseen näytteenoton osa-alueille.

Jotta mallinnuksessa olevaa alueellista virhettä ja sen suuruutta suhteessa esiintymistodennäköisyyteen koko mallissa voitiin arvioida, laskettiin koko mallin ennusteen ja pelkästään ympäristömuuttujien perusteella tehdyn mallin ennusteen välinen suhde (Vanhatalo ym. 2012). Suuremmat arvot kuin yksi osoittavat, että spatiaalikomponentti kasvattaa ennustetodennäköisyyttä kun taas yhtä pienemmät arvot kertovat spatiaalikomponentin pienentävän sitä. Kaikki malliin liittyvät laskennalliset tulokset tehtiin Matlab – ohjelmiston työkalulla GPstuff (Vanhatalo ym., painossa).

4.3. Pohjan peitteisyyden vaikutuksen selvittäminen mallintamalla

Kirjallisuustietojen perusteella rehevöitymisellä arveltiin olevan vaikutusta siianpoikasten esiintymiseen ja siksi erityistä huomiota kiinnitettiin pyyntipaikan pohjan levä- tai makrokasvillisuuden määrään. Peitteisyyden vaikutusta siian- ja muikunpoikasten esiintymistodennäköisyyteen selvitettiin

mallintamalla poikasten esiintymistodennäköisyys kullekin pohjaluokalle peitteisyydestä riippuvana. Oletuksena oli, että kunkin pohjatyypin ja peitteisyysluokan osalta esiintymistodennäköisyys on yhtä suuri koko tutkimusalueella. Esimerkiksi puhtaalta hiekkapohjalta pitäisi olla yhtä todennäköistä saada poikanen koko Pohjanlahden mittakaavassa, mutta vastaavasti todennäköisyyden tulisi olla erilainen kivipohjalla tai hiekkapohjalla, joka on kasvillisuuden peittämä. Koska muikkusaaliista suurin osa keskittyi alueille I ja II, muikun osalta peitteisyysmalli laskettiin vain näille alueille.

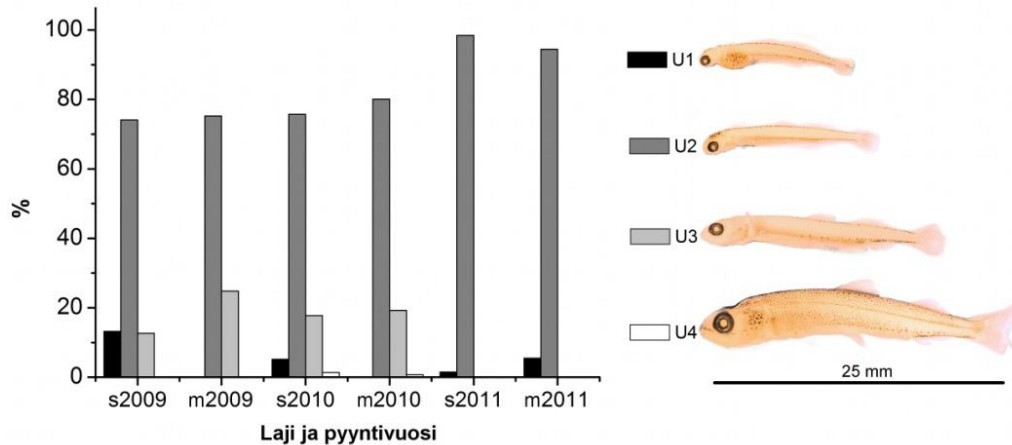
Pohjan peitteisyysluokittelu on alun perin viisiluokkainen (taulukko 1), mutta mallia varten luokitus muutettiin kaksiluokkaiseksi, alle 50 % peitteisyyteen ja yli 50 % peitteisyyteen. Poikasten esiintymishavaintojen lukumäärä mallinnettiin binomijakaumalla. Esiintymistodennäköisyydelle annettiin prioriksi tasajakauma asteikolla 0-1 ja bayesin kaavan avulla laskettiin esiintymistodennäköisyyden posteriorijakauma peitteiselle ja puhtaalle pohjalle. Posteriorijakaumien perusteella laskettiin todennäköisyys sille, että peitteisellä pohjalla poikasten esiintymistodennäköisyys on pienempi kuin puhtaalla pohjalla.

5. Tulokset

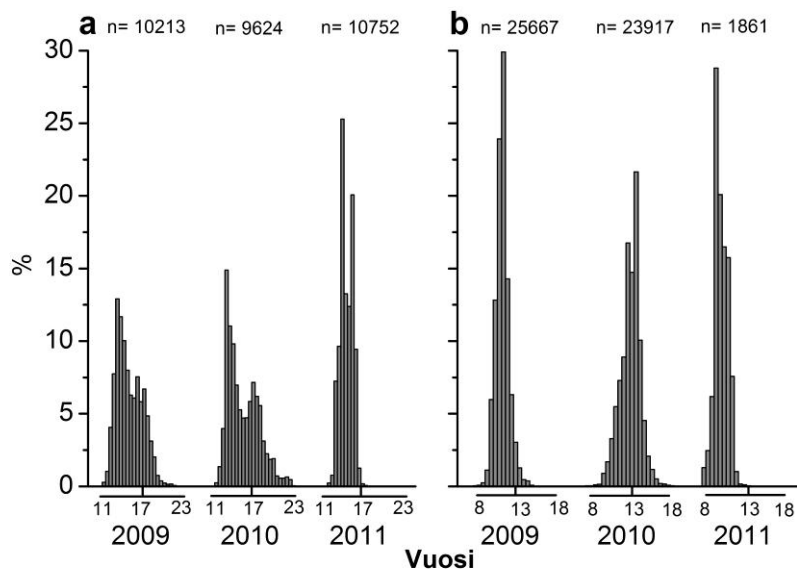
5.1. Poikasten esiintyminen ja kokojakauma

Koko Pohjanlahden alueella tehdyssä näytteenotossa siianpoikasia esiintyi 53 % näytteenottopaikoista ja muikunpoikasia 26 % paikoista. Perämerellä (alueet I ja II) siikoja esiintyi 69 % ja muikkuja 40 % pyyntipaikoista. Esiintyy ja ei-esiinny näytteiden määrän ja tasapainon katsottiin olevan sopiva mallinnusta ajatellen (Maggini ym. 2006). Perämeren näytteenottopaikoilla myös poikasten esiintymistiheys oli korkein, ainoastaan suojaisimmissa ja rehevimmissä sisälähdissä ei esiintynyt poikasia. Koko näytteenotossa saatiin yhteensä 37953 siianpoikasta ja 51445 muikun poikasta, siianpoikasista 93 % ja muikunpoikasista 99 % tuli alueilta I ja II. Alueilta III, IV ja V muikkuja jäi saaliiksi yhteensä vain 51 yksilöä 20 pyyntipaikalta. Avoimen veden alueelta kerätyissä Gulf-Olympia ja haavipussi -näytteissä oli yhteensä vain 52 siianpoikasta ja 71 muikunpoikasta.

Koko Pohjanlahden alueelta pyydystettyjen siianpoikasten keskipituus oli 14.9 mm (keskihajonta 1.8) ja muikunpoikasten 12.5 mm (keskihajonta 1.3), lukuun ottamatta aluetta 16, jossa siianpoikasten pituus oli 24.5 ± 3.2 mm ja muikun 20.1 ± 4.1 mm. Kaikkina näytteenottovuosina poikasten pituusjakauma oli yhdenmukainen (poikkeuksena alue 16, jolta näytteitä kerättiin pitkäaikaisseurannan yhteydessä) ja näytteenottosuunnitelman tavoitteen mukainen. Kaikilla näytteenottopaikoilla, joilta poikasia saatiin, saalissa oli mukana huomattava osuus toisen kehitysvaiheen poikasia (kuvat 5 ja 6). Avoimen veden näytteenotoissa 75 %:lla siian poikasista ja 28 %:lla muikun poikasista oli ruskuaispussi, kun taas rannalta nuotalla pyydystetyillä vain 6 %:lla siian ja 0,5 %:lla muikunpoikasista oli ruskuaispussi niillä alueille, joissa pyynti toteutettiin molemmilla pyyntivälineillä. Poikaspyyntien sivusaalis muodostui pääasiassa kolmi- ja kymmenpiikistä, joita esiintyi yhteensä 31 prosentissa pyynneistä. Piikkikalasaaliissa oli merkittäviä alueellisia vaihteluita. Alueella I piikkikaloja oli 24 % saaliista, alueella II 18 %, alueella III 40 %, alueella IV 42 % ja alueella V 57 % saaliista. Muita lajeja, joita esiintyi yksittäin saaliissa, olivat esimerkiksi muttu, tokot, tuulenkalat, silakka, härkäsimppu, hauki, särki ja ahven.



Kuva 5. Siian (s) ja muikunpoikasten (m) kehitysvaiheiden jakautuminen näytteissä vuosina 2009-2011. U1=ruskuaispussivaihe, U2=pyrstöevän muotoutumisen vaihe, U3=sekundäärisesti symmetrisen pyrstöevän muotoutumisen vaihe, U4=esipoikasvaihe. Kehitysvaiheet on luokiteltu Evropejtsevan (1949) luokittelun mukaan.



Kuva 6. Siian (a) ja muikun (b) poikasten pituusjakauma (mm) tutkimusvuosien näytteenotossa, lukuun ottamatta aluetta 16.

5.2. Näytteenottopaikoilta mitatut taustamuuttujat

Taustamuuttujilla, kuten veden sameus, sähkönjohtavuus, tuuli ja aallokko ei havaittu olevan merkitystä poikasten esiintymiselle. Siianpoikasia jäi saaliiksi lämpötiloissa 0.9 – 19.6 °C ja muikunpoikasia lämpötiloissa 1.3 -19.4 °C. Näytteenottopaikoilla tehtyjen lämpötilamittausten perusteella lämpötilat voivat vaihdella ranta-alueella paljon lyhyelläkin matkalla. Esimerkiksi matalalla hiekkarannalla mitattiin suojaavan hiekkasärkän takaa jopa 10 °C korkeampia lämpötiloja kuin särkän ulkopuolelta.

Alueiden välillä oli huomattavia eroja pohjan peitteisyyttä kuvaavassa luokittelussa. Alueilla I, II ja IV oli keskimäärin vähemmän kasvustoa kuin alueilla III ja V. Täysin kasvustottomia pohjia esiintyi eniten alueilla I ja II (Taulukko 3). Kasvustoissa oli eroa alueittain, sillä alueilla I ja II (Perämeri) ovat

tyypillisiä pohjaa peittävät matalat piileväkerrostumat, kun taas Pohjanlahden eteläisemmissä osissa kasvusto muodostui pääasiassa kiinnittyneistä tai irtaimista rihmaleivistä.

Taulukko 3. Pohjan peitteisyysluokittelu alueilla I-V.

Alue	Pohjan peitteisyys					näytettä
	ei kasvusto %	< 10 %	10-25 %	25-50 %	> 50 %	
I	20.0	28.7	13.3	6.7	31.3	150
II	18.8	18.8	16.1	11.6	34.8	119
III	6.0	7.0	6.0	19.0	62.0	100
IV	10.4	20.8	33.3	14.6	20.8	48
V	4.3	6.5	7.6	8.7	72.8	92

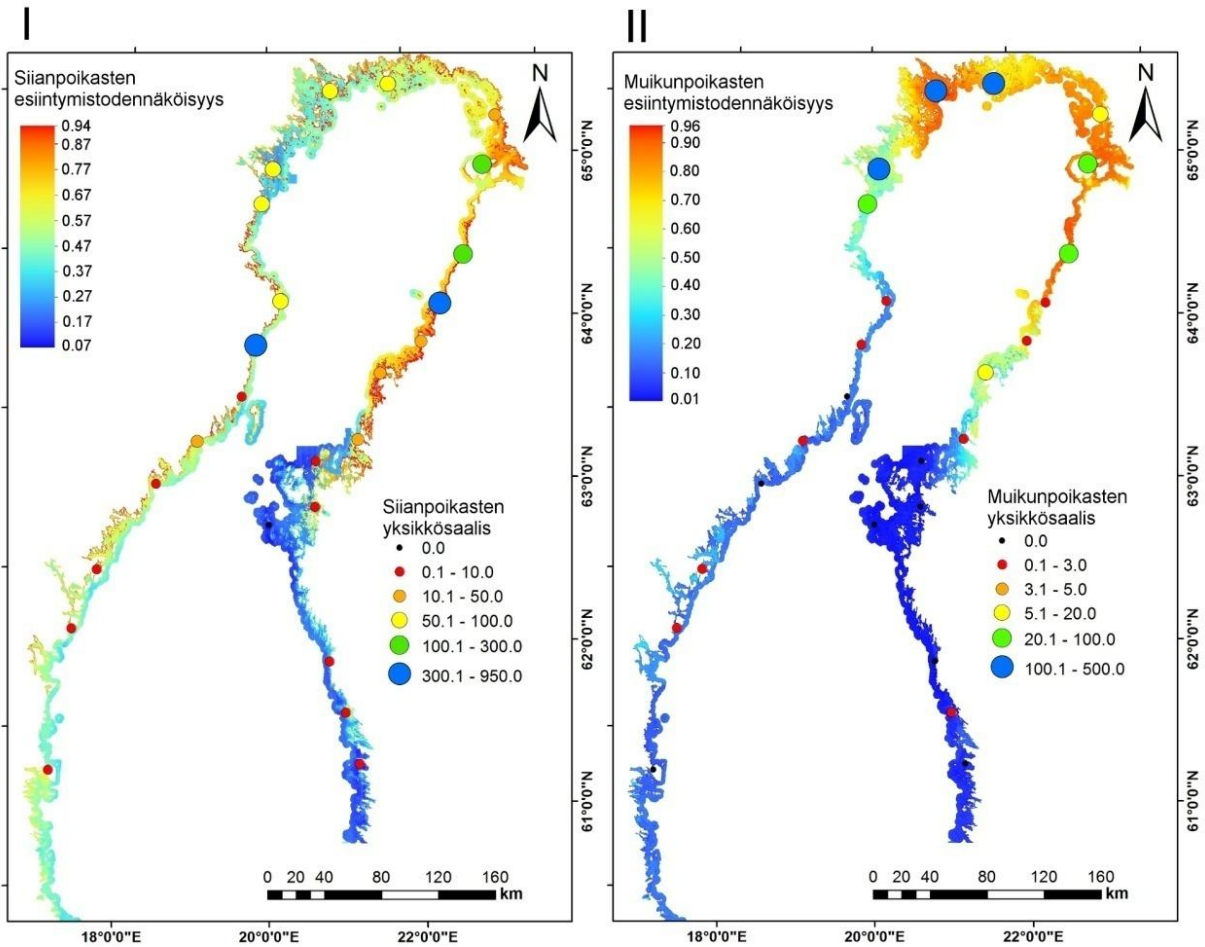
5.3. Poikasaluemallit

Siian ja muikunpoikasten esiintymisaluemalli kattaa lähes koko Pohjanlahden 300 m resoluutiolla (Kuva 7a ja b) ja selittää elinympäristövaatimukset koko mallinnusalueen mittakaavassa. Syvyys ja rannan profiili -muuttujien (ks. kuva 10) puuttuminen heikentää karttamallin ennustetarkkuutta, koska molemmilla muuttujilla on selvä vaikutus poikasten esiintymistodennäköisyyteen. Ilman näitä muuttujia siianpoikasmalli menetti 10 % luokittelutarkkuudesta (Taulukko 4).

Taulukko 4. Koko mallin (kaikki muuttujat) ja osamallin (ilman syvyyttä ja rantavyöhykkeen profiilia) ennusteosuvuus interpoloimalla. Ennusteosuvuus on laskettu 10-kertaisen ristiinvalidoinnin keskiarvona. Suluissa on esitetty 95 % luottamusväli ennusteosuvuudelle.

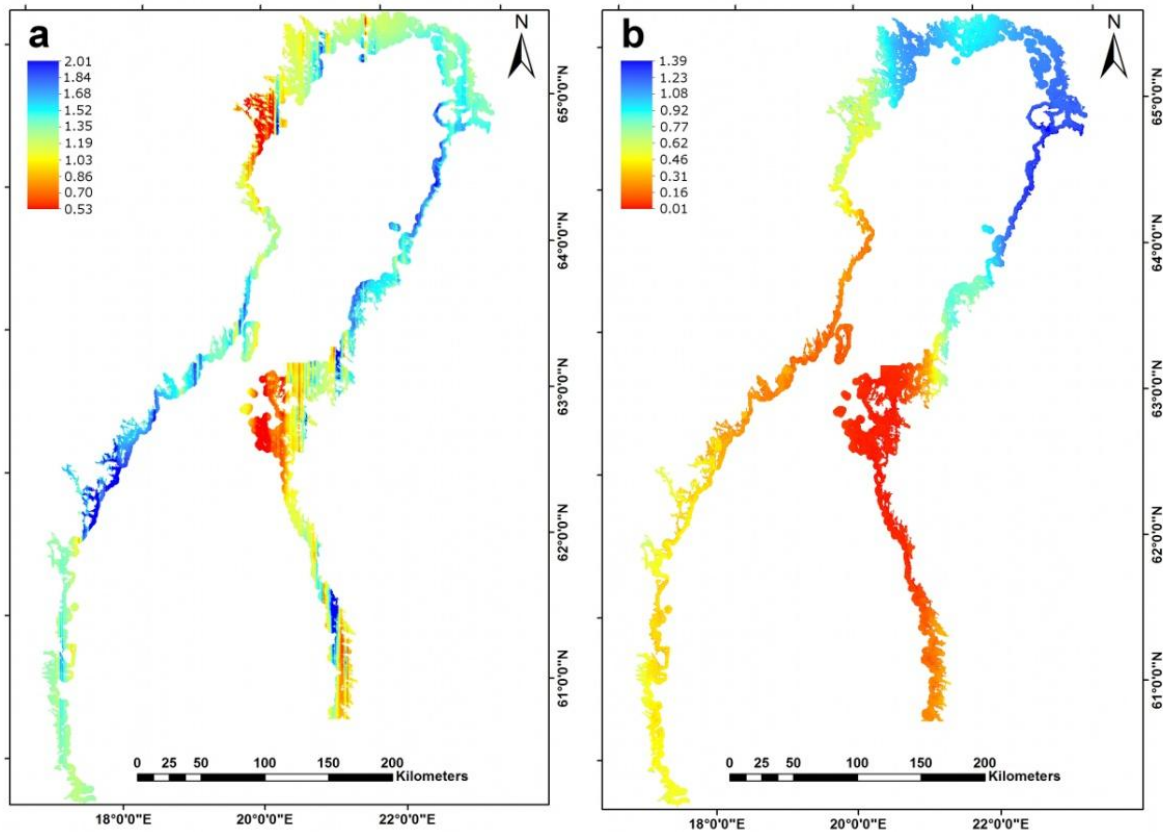
Mallinnus	Laji	PTC (%)	TPR (%)	TNR (%)	MLPD
Koko malli	Siika	81 (78..84)	81 (77..85)	81 (77..84)	-0.48 (-0.51..-0.44)
	Muikku	87 (85..89)	71 (66..77)	93 (91..95)	-0.31 (-0.35..-0.28)
Osamalli	Siika	71 (68..74)	75 (72.. 79)	67 (63..71)	-0.55 (-0.58..-0.52)
	Muikku	85 (83..88)	66 (60..72)	92 (90..94)	-0.34 (-0.38..-0.31)

Muikunpoikasmallissa syvyyden ja rantavyöhykkeen profiilin puuttumisella oli huomattavasti vähäisempi vaikutus ennusteosuvuuteen. On/ei havaintojen luokittelurajana käytettiin arvoa $p(x) > 0.5$, jotta havainto luokiteltiin esiintymiseksi. Siianpoikasten esiintymisalue kattaa alueet I- IV sekä osittain myös alueen V, kun muikunpoikasia esiintyy vain alueilla I ja II, vaikkakin vähäisiä poikasmääriä esiintyi myös tietyillä jokisuilla alueilla III ja V.



Kuva 7. I) Siianpoikasten ja II) muikunpoikasten esiintymistodennäköisyyttä Pohjanlahdella kuvaava karttataso. Pallot kuvaavat kunkin tutkimusosa-alueen nuotantöiden yksikkösaalista.

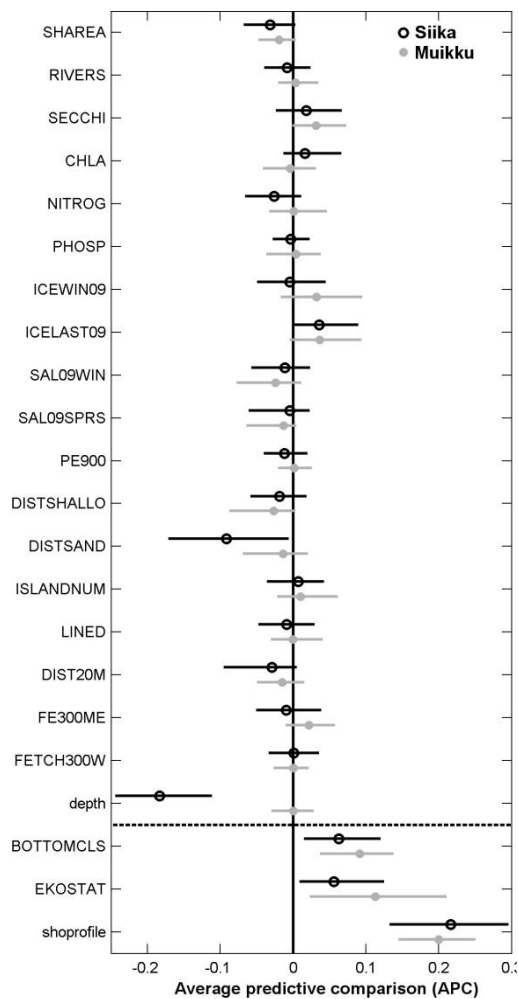
Molemmissa malleissa ympäristömuuttujat selittivät suurimman osan mallin vaihtelusta. Siikamallissa spatiaalisen korrelaation vaikutusetaisyys, eli se matka jolla paikasta riippuva aineiston keskinäinen riippuvuus laskee viiteen prosenttiin alkuperäisestä, oli itä-länsisuunnassa 160 km ja etelä-pohjoissuunnassa 640 km. Muikkumallissa vastaavat korrelaatioetäisyydet olivat 200 km ja 700 km. Korrelaatioetäisyydet osoittavat, että spatiaalisella komponentilla oli lähinnä tasoittava vaikutus ennusteeseen. Ilman syvyyttä ja rannan profiilia tehdyssä karttamallissa spatiaalisen komponentin osuus ennusteessa kasvoi verrattuna koko malliin, ollen 16 % kokonaisvaihtelusta. Spatiaalisen komponentin merkitystä mallin erheellisyyteen ja virheen suuruuteen kuvaava indikaattori esittää, missä malli toimii luotettavasti ja missä heikommin (kuva 8).



Kuva 8. Esiintymisaluemallin toimivuuden arviointi siian- (a) ja muikunpoikasille (b). Arvon ollessa suurempi kuin yksi, spatiaalinen komponentti kasvattaa esiintymistodennäköisyyttä ja vastaavasti arvon ollessa alle yksi vähentää.

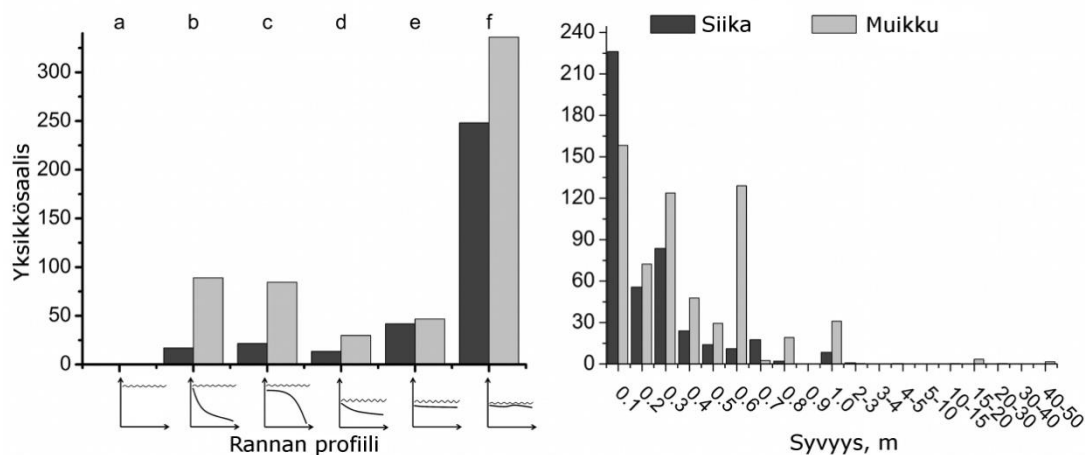
5.4. Ympäristömuuttujien vaikutus siian- ja muikunpoikasten esiintymiseen

Muuttujien keskimääräisten ennustekeskisarvojen (APC) perusteella koko näytteenottoalueella merkittävimmät siianpoikasten esiintymiseen vaikuttavat tekijät ovat rantavyöhykkeen profiili (SHOPROFILE), syvyys (depth) ja etäisyys mataliin hiekkarantoihin (DISSHA). Malliin vaikuttivat myös pohjan tyyppi (BOTTOMCLS), veden ekologinen tila (EKOSTAT), jääpeitteen lähtöaika vuonna 2009 (ICELAST09), etäisyys 20 m syvyyskäyrään (DIST20M) ja matalien alueiden pinta-ala (SHAREA). Muikunpoikasten esiintymisalueita määrittivät pääasiassa rantavyöhykkeen profiili (SHOPROF), ekologinen tila (EKOSTAT) ja pohjan tyyppi (BOTTOMCLS). Vaikutusta oli myös jääpeitteen kestolla vuonna 2009 (ICEWIN09), näkösyvyysindeksillä (SECCHI), etäisyydellä mataliin alueisiin (DISTSHA) ja veden suolapitoisuudella (SALSPRS) (Kuva 9).



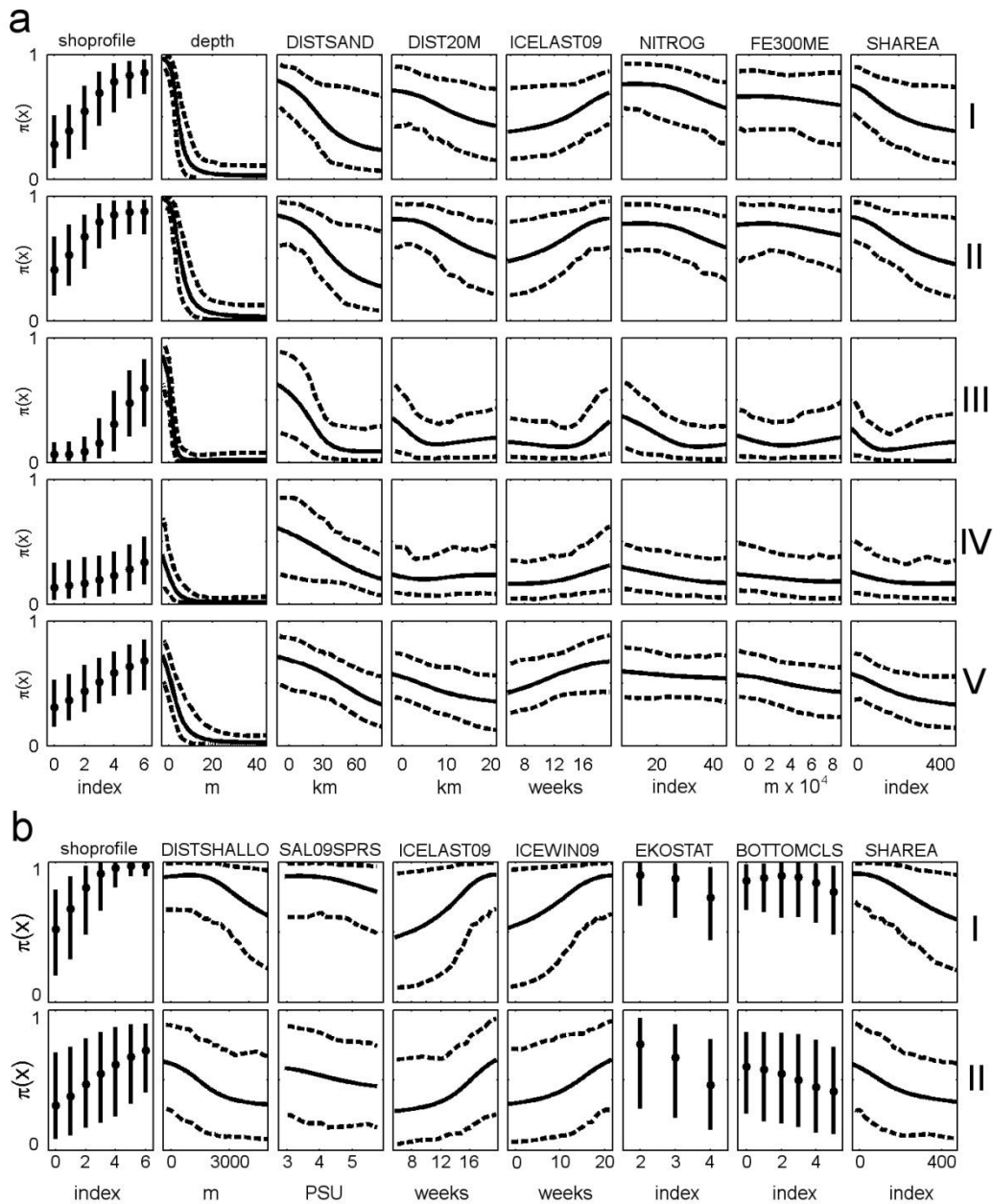
Kuva 9. Keskiarvovertailu (APC) –kuvaaja, joka osoittaa tutkittujen ympäristömuuttujien vaikutuksen mallinnusalueella. Muuttujan vaikutus malliin on esitetty x – akselilla ja tarkasteltava muuttuja y – akselilla. Viivat kuvaavat 95 % vaihteluvaliä ja pallot mallin mukaista keskiarvoa. Luokkamuuttujat on esitetty katkoviivan alapuolella ja jatkuvat yläpuolella.

Mallissa syvyysmuuttuja kuvaa osittain samaa asiaa kuin rantavyöhykkeen profiili, ja koko Pohjanlahden alueella molempien lajien poikasten esiintyminen oli vahvasti painottunut matalille alueille. Suurimmat yksikkösaaliit saatiin matalilta hiekkarannoilta, vaikka poikasia esiintyi myös jyrkillä kivikkarannoilla ja kasvillisuuspeitteisillä rannoilla. Lähes kaikki poikaset saatiin alle metrin syvyydestä vedestä ja suurin saalis saatiin alle 0,3 m syvyydestä. Muikunpoikasia tavattiin satunnaisesti myös avoimen veden alueella (kuva 10). Eteläisellä Pohjanlahdella (alueet III, IV ja V) poikaset esiintyivät kuitenkin hieman syvemmällä kuin Perämerellä, mikä johtunee alueiden välisistä geomorfologisista eroista. Sekä siian että muikun poikasia jäi saaliiksi niin avoimilta rannoilta kuin suojaisilta saaristoalueilta. Alueilla I ja II vain suojaisimmista matalista kasvillisuuspeitteisistä lahdista ei siian- tai muikunpoikasia löytynyt.



Kuva 10. Rannan profiilin (a=avoin vesi, b=jyrkkä ranta, c=kapea matala ja jyrkkä, d=loiva, e=matala ja f= matala särkällä) ja syvyyden vaikutus siian- ja muikunpoikasten yksikkösaaliiseen.

Ympäristömuuttujien vaikutusta tarkasteltiin myös alueittain (kuvat 11a ja b). Muikun osalta tarkastelu rajoitettiin pääasialliselle esiintymisalueelle Perämerelle (alueet I ja II). Kaikilla alueilla rannan loiva profiili kasvatti ennustetodennäköisyyttä siian- ja muikunpoikasten esiintymiselle, tosin Perämerellä (alueet I ja II) molempien lajin poikasia esiintyi säännöllisesti ja varsin korkeina yksilötiheyksinä myös jyrkillä rannoilla. Veden syvyyden kasvaessa todennäköisyys saada siianpoikasia heikkeni voimakkaasti, vaikka muikulla vastaavaa vaikutusta ei ollut havaittavissa. Kaikilla alueilla myös lyhyempi etäisyys hiekkarantoihin (DISTSAND) kasvatti siianpoikasten ennustetodennäköisyyttä huomattavasti. Muikkumallissa etäisyydellä hiekkarantoihin ei ollut vaikutusta, mutta pienempi etäisyys mataliin alueisiin (SHAREA) kasvatti ennustetodennäköisyyttä. Alueella IV etäisyydellä 20 m syvyyskäyrään (DIST20M) ei juuri ollut merkitystä siianpoikasten esiintymiseen, vaikka muilla alueilla lyhyempi etäisyys kasvatti ennustetodennäköisyyttä siianpoikasten esiintymiselle. Muikkumalliin DIST20M muuttujalla ei ollut merkittävää vaikutusta. Typpipitoisuutta kuvaavalla indeksiarvolla (NITROG) ei juuri ollut merkitystä poikasten esiintymiseen alueilla IV ja V, mutta pohjoisilla alueilla alempi NITROG – indeksiarvo kasvatti siianpoikasten ennustetodennäköisyyttä. Jääpeitteisen ajan pitkä kesto keväällä (ICELAST09) kasvatti sekä siian että muikunpoikasten ennustetodennäköisyyttä. Koko jäätalven kestolla (ICEWIN09) oli kuitenkin merkitystä vain muikulle. Pohjan tyyppi (BOTTOMCLS) vaikuttaa muikun esiintymistodennäköisyyteen siten, että hiekka, hiesu tai hiekka/kivi pohjilla ennustetodennäköisyys kasvaa verrattuna muihin pohjatyyppeihin tai avoimeen veteen. Alueilla I ja II huomattavasti ekologisen tilan luokitus kasvatti esiintymistodennäköisyyttä, mutta tämä johtunee ennemminkin luokitusmenetelmään liittyvistä heikkouksista kuin selvästä yhteydestä vedenlaatuun. Alueilla IV ja V sellaiset paikat, joiden ominaisuudet olivat yhdenmukaiset avoimuuden, pohjatyypin ja rannan profiilin suhteen alueisiin I ja II nähden, ei esiintynyt siianpoikasia, jos jäätalven pituus oli alle neljä viikkoa.

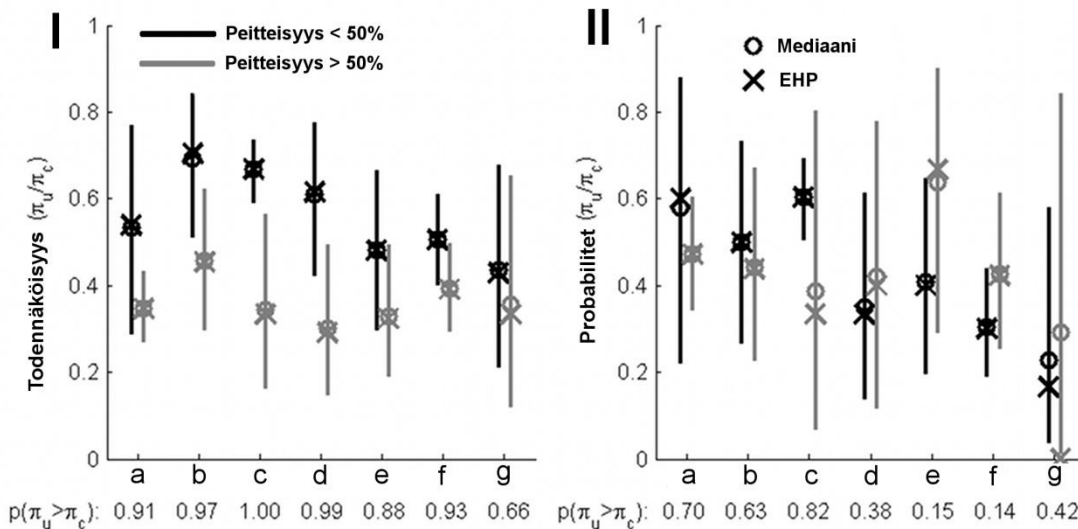


Kuva 11. Siian- (a) ja muikunpoikasten (b) esiintymiseen vaikuttavien ympäristömuuttujien vasteiden tarkastelu alueittain esitetynä esiintymistodennäköisyytenä. Rivit kuvaavat alueita I-V siialle ja I-II muikulle. Muikulle kuvia ei esitetä alueilta III-V, koska poikasmäärät olivat alhaiset. Rantaviivan profiili (shoprofile), ekologinen tila ja pohjan tyyppi ovat luokittelevia muuttujia. Kuvaaja näyttää ennustetodennäköisyyden keskiarvon (yhtenäinen viiva) 95 % luottamusväleinen (katkoviiva).

5.4.1. Peitteisyys rehevöitymisen indeksinä ja vaikutus poikasten esiintymiseen

Koko tutkimusalueen mittakaavassa siianpoikasten esiintymistodennäköisyyden havaittiin olevan merkittävästi suurempi puhtailla pohjilla kuin hajoavan tai elävän kasvuston peittämällä. Tätä tukevat myös pohjatyypin mukaan lasketut yksikkösaaliit. Suurin ero siianpoikasten esiintymistodennäköisyydessä oli hiekkapohjilla, joilla todennäköisyys saada poikasia saaliiksi oli huomattavasti korkeampi kasvustottomilla alueilla kuin peitteisillä. Muikun poikasilla merkittävää eroa esiintymistodennäköi-

syyksissä peitteisten ja puhtaiden pohjien välillä ei ollut. Tulokset kuitenkin indikoivat, että hienojakoisilla pohjilla (muta, hiesu, hiekka) poikasia esiintyi enemmän puhtailla kuin peitteisillä pohjilla. Karkeammilla pohjilla (hiekka/kivi, kivi, lohkare ja kallio) poikasia esiintyi peitteisillä pohjilla todennäköisemmin kuin puhtailla (kuva 12).



Kuva 12. Pohjan peitteisyyden vaikutus siian- (I) ja muikunpoikasten (II) esiintymistodennäköisyyteen. Ristit kuvaavat esiintymishavaintojen prosenttiosuutta kaikista havainnoista (EHP) kullakin pohjatyyppillä alle 50 % peitteisyydessä (musta väri) ja yli 50 % peitteisyydessä (harmaa väri). Ympyrät osoittavat esiintymistodennäköisyyden posteriorijakauman mediaaniarvon ja viivat kuvaavat esiintymistodennäköisyyden posteriorijakauman 95 % keskiväliä. Pohjatyyppit ovat a=pehmeä, b=hiesu, c=hiekka, d=hiekka/kivi, e=kivi, f=lohkare ja g=kallio.

5.4.2. Merikutuisten siikakalojen poikasten alueittainen levinneisyys

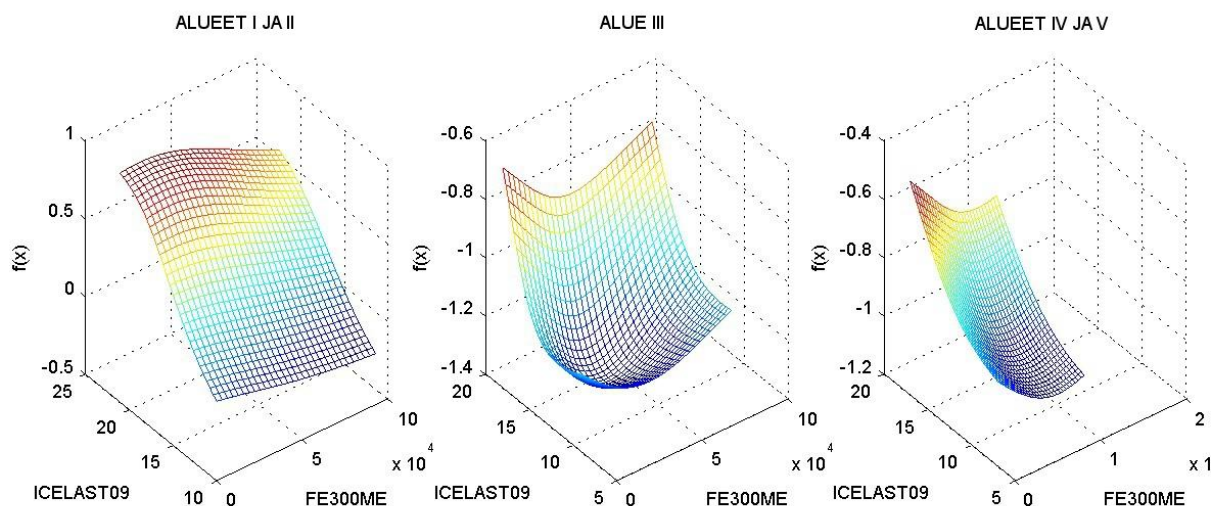
Siianpoikasten yksikkösaalis ja esiintymishavaintojen osuus näytteenotoissa laskettiin kullekin osa-alueelle (I-V) (Taulukko 5). Muikulle laskelmaa ei tehty, koska sen pääasiallisella esiintymisalueella jäätalven pituus on luontaisesti pitkä. Tulosten perusteella Perämerellä alueilla I ja II siikoja esiintyy kaikissa luokittelutyypeissä suurina tiheyksinä ja laaja-alaisesti, lukuun ottamatta luokkaa neljä, jota ei alueilla esiinny. Korkein yksikkösaalis oli avoimilla rannoilla, joilla jäätalvi on pitkä. Jäätalven keston (ICELAST09) ja avoimuuden (FE300ME) vuorovaikutus alueilla I ja II osoittaa esiintymistodennäköisyyden heikkenevän aikaisemman jäänlähdon myötä, kun taas avoimuudella on vähemmän vaikutusta (kuva 13). Merenkurkku (alue III) muodostaa eräänlaisen vaihtumisvyöhykkeen kahden pääaltaan välille ja muuttujien vaikutus esiintymistodennäköisyyteen on tulkinnanvarainen. Jäätalven pidemmällä kestolla (ICELAST09) on ennustetodennäköisyyttä kasvattava vaikutus kun taas avoimuudella ei vaikuta olevan vaikutusta ennusteeseen. Sen sijaan Selkämerellä (alueet IV ja V) suurimmat poikastiheydet olivat suojaisilla saaristoalueilla, kuten myös vuorovaikutuskuva (Kuva 13) osoittaa. Tutkimukseen vertailualueeksi otetulla eteläisellä ja saaristoisella osa-alueella 26 poikasia ei esiintynyt lainkaan, vaikka aiempien tietojen perusteella (Leskelä ym. 1991) sieltä on saatu poikasia saaliiksi.

Taulukko 5. Siianpoikasten yksikkösaalis ja esiintymishavaintojen osuus näytteenotoissa alueittain suhteessa jäätalven keston ja avoimuuteen.

Luokka	Icelast ¹	Exposure ²	ALUEET I ja II			ALUE III		ALUEET IV ja V			
			Näyte- määrä	Yksikkö- saalis	Esiintymi- nen	Näytemää- rä	Cpue	Esiintymi- nen	Näytemää- rä	Yksik- kösaalis	Esiintymi- nen
1	PITKÄ	AVOIN	192	114.9	87.5	31	4.1	58.1	32	4.4	37.5
2	PITKÄ	SUOJAI- NEN	69	78.2	78.3	41	1.7	46.3	35	2.0	40.0
3	LYHYT	AVOIN	8	65.5	87.5	55	13.7	49.1	58	1.4	22.4
4	LYHYT	SUOJAI- NEN	0	0	0	1	0	0	15	7.0	53.3

¹ Icelwin = viimeinen jäätalven viikko vuonna 2009; pitkä > 14 viikkoa ja lyhyt ≤ 14 viikkoa

² Exposure = FE300ME avoimuuden keskiarvo; avoin > 10000 m ja suojainen ≤ 10000 m.



Kuva 13. Icelast09 ja FE300ME –muuttujien yhteisvaikutus siianpoikasten esiintymiseen merialueittain (alueet I ja II; Perämeri, alue III; Merenkurkku ja alueet IV ja V; Selkämeri) esitettyinä vaikutuksena esiintymistodennäköisyyteen kun muut muuttujat on kiinnitetty mallin mukaiseen keskiarvoon. Huomaa erilainen mitta-asteikko alueiden välillä.

6. Siian ja muikun poikasalueisiin vaikuttavat tekijät Pohjanlahdella

6.1. Mallin toimivuus

Siian ja muikun poikasia voi varhaisimmissa kehitysvaiheissa saada saaliiksi monentyyppisistä ympäristöistä, kunhan ne ovat matalassa vedessä rantaviivan läheisyydessä. Tuottoisimmat poikasalueet

sijaitsevat matalilla hiekkarannoilla, kuten myös aiemmissa tutkimuksissa on todettu (Hudd ym. 1988, Leskelä ym. 1991). Muikunpoikasia havaittiin esiintyvän samankaltaisissa paikoissa kuin siianpoikasia, tosin todennäköisesti heikko suolapitoisuuden sieto mätivaiheessa (Jäger 1981) rajoittaa muikun merkittävimmät poikasalueet Perämerelle ja erityisesti sen pohjoisimpiin osiin.

Tässä tutkimuksessa selvitettiin poikasten esiintymisalueita on/ei – esiintymistiedon perusteella. Mallinnuksessa ei käytetty lukumääriin perustuvaa poikasaineistoa, koska sen käsittely suuren vaihtelun vuoksi on laskennallisesti hankalaa. Tutkimusalueen laajuuden vuoksi laajan mittakaavan muuttujat myös selittävät molempien lajien poikasten esiintymistä. Näytteenotossa keskityttiin varhaisvaiheen poikasiin, koska niiden määrä on suurin ja aiemman tiedon (Hudd 1988, Leskelä ym. 1991 ja Jokikokko 1997) perusteella tiedettiin niiden olevan hyvin pyydystettävissä poikasnuotalla. Varhaisvaiheen poikasten perusteella voidaan myös arvioida kutualueiden sijaintia, jos oletetaan poikasten kuorittumisen jälkeen hakeutuvan kutupaikan läheisille alueille.

Itämeren alueella toteutetuissa poikasaluemallinnuksissa (esim. Härmä ym. 2008, Sundblad ym. 2009 ja Veneranta ym. 2011) mallinnetut alueet ovat olleet pinta-alaltaan varsin pieniä verrattaessa tähän tutkimukseen ja niissä käytetyt ympäristömuuttujat eivät ole kattaneet koko mallinnettavan lajin levinneisyysalueella esiintyvää vaihtelua. Tutkimusalueen koko ja sitä kuvaavien ympäristömuuttujien sekä näytteenoton resoluutio ja tarkkuus määrittävät kuitenkin esiintymistodennäköisyyttä kuvaavat ympäristömuuttujat (Levin 1992, Jackson ym. 2001). Siian- ja muikun poikasalueiden mallinnuksessa käytetty 300 m resoluutio on kompromissi näytteenoton tarkkuuden ja käytettävissä olleiden maantieteellisten muuttujien tarkkuuden välillä. Sekä siian- että muikunpoikasmalli kattavat lajien lähes koko nykyisen levinneisyysalueen Itämerellä, mikä on edellytys ennustemuuttujien toimivuuden varmistamiseksi (Guisan & Zimmermann, 2000). Malli kertoo kuitenkin vain siitä poikasten esiintymistilanteesta, joka vallitsi näytteenottovuosina 2009–2011. Verrattaessa esimerkiksi lineaariseen regressioon, GPC – mallinnuksen etuna on menetelmän kyky käsitellä epälineaarisia vasteita, jolloin mallin sovitusta on helpompaa. APC – kuvaajasta voidaan arvioida yksittäisten muuttujien vasteen suuntaa ja suhteellista merkitystä mallin muodostuksessa. Molemmissa malleissa ennustemuuttujien vaikutus oli suurempi kuin spatiaalisen komponentin ja siten myös mallien todellinen ennustetarkkuus on lähellä laskentaresoluution mukaista tarkkuutta. Ottaen huomioon mallinnusalueen laajuuden, siika- ja muikkumallin spatiaalinen resoluutio on varsin korkea.

6.2. Matalat ranta-alueet tärkeitä siian ja muikun poikasille

Rantavyöhykkeen profiili vaikutti sekä siian- että muikunpoikasten esiintymistodennäköisyyteen, kun näytteenottosyvyydellä oli merkitystä vain siianpoikasille. Osittain sekä rantavyöhykkeen profiili että näytteenottosyvyys ilmentävät samaa asiaa. Muikkuja saatiin saaliiksi kuitenkin myös rantaviivan ulkopuolelta ja jyrkkärantaisilta paikoilta, jolloin syvyyden merkitys ennustetodennäköisyyteen jää vähäiseksi. Järvillä toteutetuissa tutkimuksissa on havaittu paikasta riippuen muikkujen sekä hakeutuvan rantaan että käyttävän avointa vesialuetta. Molempien lajien suurimmat poikastiheydet olivat avoimilla rannoilla, joiden edustalla oli suojaava hiekkasärkkä (kuva 14).



Kuva 14. Tyypillinen siian- ja muikunpoikasten esiintymisalue. Hiekkaranta on avoin ja matala ja sitä suojaavat edustalla olevat hiekkasärkät. Poikasia on eniten aivan rantaviivan tuntumassa matalassa vedessä. Kuvassa Haaparannan Sanskerin saaren länsirantaa vuonna 2009. Kuva Lari Veneranta.

Tällaiset rannat ovat tyypillisiä erityisesti Perämerelle. Yleensä hiekkasärkkiä esiintyy vain matalilla hiekkarannoilla, jotka ovat pinta-alaltaan suuria. Mallinnuksessa esiintymisalueita määrittäväksi muuttujaksi laajassa mittakaavassa nousikin etäisyys mataliin hiekkarantoihin (DISTSAND), kuten myös pohjan tyyppi (BOTTOMCLS). Pitkän jäätalven alueella olosuhteet mädin kehittymiselle säilynevät suotuisina myös tällaisilla äärimmäisen tuuli- ja aaltoalttiilla paikoilla. Yleisesti ottaen poikaset myös saattavat suosia selviytymisen ja kasvun kannalta tiettyjä alueita parempien ympäristötekijöiden vuoksi, jolloin suuret määrät keskittyvät tietyille alueille kun taas muilla paikoilla poikasia esiintyy, mutta vähemmän (Urho 1996, 2002). Näytteenottoaikoilla tehtyjen lämpötilamittausten perusteella hiekkasärkkien taakse aallokolta suojaan jäävä vesi lämpenee nopeasti ja on huomattavasti lämpimämpää kuin särkän ulkopuolinen vesi. Korkeampi lämpötila saattaa houkuttaa sekä siian että muikun poikasia ja niille sopivia ravintokohteita. Tätä tukee myös se, että koko näytteenotossa vain pieni osuus poikasista jäi saaliiksi avoimen veden alueelta. Lisäksi avoimesta vedestä saatujen siianpoikasten ruskuaispussi-poikasten suuri osuus verrattuna rannan tuntumasta samaan aikaan pyydettyjen poikasten kehitysvaiheeseen selittää mahdollisesti avoimen veden poikasten olevan vasta etsiytyvässä rantaan. Siikakalat ovat kylmänveden lajeja, mutta poikasena ne voivat hyötyä nopeasti lämpenevistä alueista (Eckmann & Pusch 1989, Leskelä & Kucharzyk 1995). Tässä tutkimuksessa kor-

keimmat lämpötilat, joissa poikasia esiintyi, olivat samalla tasolla mitä kokeellisesti on havaittu optimaalisimmaksi kasvulämpötilaksi siikakalojen poikasille (Koskela & Eskelinen 1992).

6.3. Rehevöityminen muuttaa ranta-alueita

Rehevöityminen vaikuttaa haitallisesti koko Itämeren tilaan, erityisesti saaristoalueilla (Bonsdorf ym. 1997, Rönneberg & Bonsdorf 2004, Lundberg ym. 2009). Rehevöitymisen myötä tuotanto siirtyy pohjalla tapahtuvasta veteen ja kasviplanktonin määrän kasvu samentaa veden (Sandström & Karås 2002). Pohjan levämääriä kuvaava luokittelu ilmensi samaa kehitystä alueittain. Erityisesti eteläisellä Selkämerellä rehevöitymisellä on ollut huomattava vaikutus matalilla alueilla. Perämerellä karujen pohjien osuus rantavyöhykkeestä oli tutkituista merialueista suurin. Järvissä rehevöitymisen on havaittu sääntelevän siian ja muikunpoikasten selviytymistä (esim. Nümann 1970, Hartmann 1977). Gerdeaux ym. (2006) ehdottivat, että siikakalojen alkionkehitys on niiden menestystä määrittävä pullonkaula. Vastaavasti Müllerin (1992) ja Venerannan ym. (painossa) luonnonolosuhteissa toteutetuissa haudontakokeissa havaittiin, että onnistunut mädin talviaikainen kehitys kytkeytyy veden oligotrofiaan ja karuihin pohjiin. Tulosten perusteella kaikilla pohjatyypeillä siianpoikasia esiintyi useammin pohjaltaan karuilla näytteenottopaikoilla kuin paikoilla, joilla pohja oli levien tai kasvillisuuden peittämä. Kivi- ja kalliopohjilta muikunpoikasia saatiin yhtä lailla peitteisiltä kuin karuilta pohjilta, vaikkakin muilla pohjatyypeillä niitä esiintyi enemmän karuilla pohjilla. Mahdollisesti tämä ero liittyy lajien poikkeavaan ravinnonkäyttöön ja ruumiin muotoon. Merikutuisilla sioilla suu on suuntautunut alaspäin, ja ne syövät pohjan tuntumassa eläviä harpaktikoideja (Hudd 1988), kun taas muikunpoikaset syövät avoimessa vedessä liikkuvia planktereita (Karjalainen 1991, Huusko & Sutela 1998). Ravinnonkäytön erot saattavat ympäristön muuttuessa vaikuttaa lajien välisiin suhteisiin.

EKOSTAT – muuttuja ei täysin ilmentänyt samaa rehevöitymiskehitystä, jonka esimerkiksi Lundberg ym. (2009) ovat todenneet tapahtuneen rannikkoalueilla, ainakaan alueiden II, III ja V osalta. Tästä huolimatta muuttuja otettiin mukaan malliin, koska sen luokittelun havaittiin erottelevan rannikko- ja avoimen veden alueet. EKOSTAT – muuttujan osalta tuloksia on kuitenkin arvioitava varovaisesti. Esimerkiksi alueilla I ja II heikompi ekologisen tilan luokitus kasvatti siian- ja muikunpoikasten esiintymistodennäköisyyttä. Tämä johtunee ennemminkin luokitusmenetelmään liittyvistä heikkouksista ja rannikkoalueiden heikommasta vedenlaatualueesta kuin selvästä yhteydestä huonompaan vedenlaatuun. Ravinteiden määrää kuvaavien muuttujien, kuten typpipitoisuuden (NITROG) suuremman ja klorofylli-a:n (CHLA) pienempää pitoisuutta kuvaava indeksiarvo vaikutti vain siianpoikasten esiintymistodennäköisyyttä kasvattavasti. Muikunpoikasmalliin näiden muuttujien vaihtelu pääasiallisella esiintymisalueella (alueet I ja II) on liian pieni, jotta merkittäviä eroja erottuisi. NITROG ja CHLA -muuttujien ristiriitainen vaikutus liittyy alueiden I ja II luonnollisiin ominaisuuksiin. Näillä alueilla typpipitoisuus on luontaisesti korkea verrattuna kokonaisravinnemuormitukseen (Humborg ym. 2003), jolloin levämääriä kuvaavat klorofylli-a arvot pysyvät alhaisina muihin tutkimusalueisiin nähden. Rehevöitymisen myötä kasvava rihmamaisten levien määrä on yleisesti tunnettu ilmiö (Raffaelli ym. 1998, Vahteri, 2000, Berglund ym. 2003). Tutkimuksen verrokkialueena käytetyssä Öregrundin saaristossa (alue 26, kuva 1, aiemmissa tutkimuksissa (Leskelä ym. 1991) havaitut poikaspaiikat olivat peittyneet rihmamaisten levien tai ruovikkokasvuston (*Phragmites australis*) alle (ks. kuva 15).



Kuva 15. Rihmaleväkasvustoa ja ruovikkoa (*Pragmites australis*) varhain keväällä rantaviivan tuntumassa vertailualueella 26. Hiekkapohjaa näkyy kuvan etuosassa. Kuva Lari Veneranta.

Kirjallisuustietojen (Bonsdorff 1992, Isaksson & Pihl, 1992, Norkko ym. 2000) perusteella levien ja kasvillisuuden määrän kasvu on suora seuraus ravinnemäärien kasvamisesta. Selkämeren sisäosissa kokonaisfosforin määrä on noin 26.1 ug/l (väli 5-87) ja ulommissa osissa 15.7 ug/l (väli 2-59). Pohjoisempana keskiarvomäärät ovat huomattavasti pienempiä (Lundberg ym. 2009). Rehevöitymisen vaikutus näkyy epäsuorasti myös tässä tutkimuksessa muuttujana käytetyssä SECCHI – näkösyvyysindeksissä. Perämerellä ja Ruotsin rannikkoalueilla näkösyvyysindeksi kuvasti suurempaa näkösyvyyttä ja siten myös vähäisempiä ravinnemääriä, koska näkösyvyys pienenee vesien rehevöityessä. Dahlgrenin ja Kautskyn (2004) tutkimuksen perusteella korkeat fosforipitoisuudet lisäävät merkittävästi levien ja kasvillisuuden kasvua matalissa lahdissa. Tässä tutkimuksessa ilmiö havaittiin varsinkin Selkämeren saaristoalueilla (osa-alueet 23-25).

6.4. Sedimentaatio voi peittää mätimunat ja kutualueet

Avoimilla alueilla virtaukset ja tuulet vaikuttavat levien esiintymiseen. Levien hajotessa vapautuvat ravinteet palautuvat kiertoon tai saattavat nostaa ravinnetasoa paikallisesti esimerkiksi lahdissa ja saaristoalueilla kerääntyessään pohjaan (esim. Lavery ym. 1999). Levien hajotessa syntyvä orgaaninen aines voi kerääntyä matalille rannikkoalueille, joilla veden vaihtuvuus on vähäistä (Sfriso ym. 1987, Lavery & McComb 1991, Norkko & Bonsdorff 1996). Sekä veden vaihtuvuus että avoimuus määrittävät vesialueen kyvyn selvitä ravinnekuormasta ja siten vaikuttaa levämattojen ja kasvillisuuden muodostumiseen sekä sedimentaation määrään (kuva 16). Eteläisellä Itämerellä on syksyllä havaittu jopa 1 cm paksuisia sedimenttikerroksia matalissa rantavesissä (Eriksson ym. 1998 ja Isaeus ym. 2004). Ulkosaaristossa ja avomerellä sedimentaatio on erityisen voimakasta syksyllä tai alkutalvella, kun taas sisäsaaristossa sedimentoituminen on talvella vähäistä, mutta kesäaikaan runsasta (Heiskanen & Tallberg 1999). Sedimentaatiossa on huomattavia alueellisia eroja, sillä Isaeuksen (2004) Itämeren pääaltaan ranta-alueelle ja Erikssonin (1998) eteläiselle Pohjanlahdelle ilmoittamat sedimentaatiomäärät ovat huomattavasti korkeammat kuin Jokikokon (1993) tutkimuksessa Perämerellä mitatut määrät. Rehevöityminen ja sitä myöden kasvava sedimentaatio voivat vaikuttaa meres-

sä kuteviin siikakaloihin kahdella tapaa, sekä mädin selviämiseen että poikasille soveltuvien habitaatien määrän muutoksen kautta.



Kuva 16. Hajoamassa olevia leviä matalalla hiekkarannalla, joka aukeaa avoimelle merelle. Kuva on Uudenkaarlepyyn Storsandista, joka on RKTL:n pitkäaikainen siian poikastuotannon seuranta-asema. Kuva Richard Hudd.

Sedimentaation kannalta alttius tuulelle ja virtauksille on erityisen tärkeä rannikkoalueilla, joilla veden vaihtuvuus muuten on vähäistä (Pihl ym. 1999), sekä saaristoalueilla, jotka voivat toimia eräänlaisena puskurina tai suodattimena rannikon ja avoimen meren välillä (Bonsdorf ym. 1997). Avoimilla alueilla sedimentaatiohuippu ajoittuu päällekkäin merikutuisten siikakalojen kudun ja varhaisen alkionkehitysvaiheen kanssa. Alueilla I ja II molempien lajien poikasia esiintyi niin suurimpina tiheyksinä avoimilla, mutta myös suojaisilla paikoilla lukuun ottamatta suljetuimpia kasvillisuuspeitteisiä lahtia. Siirryttäessä eteläisemmille alueille IV ja V, poikasten esiintyminen painottui suojaisemmille saaristoalueille. Saaristossa sijaitsevalla mallinnusalueen ulkopuolisella vertailualueella (osa-alue 26), Leskelän ym. (1991) tutkimuksessa havaitsemat poikaspaikat olivat peittyneet laajojen rihmalevä- ja ruovikkokasvustojen alle.

Järvillä tehdyissä tutkimuksissa on osoitettu, että kehittyvän mädin päälle laskeutuva hienojakoinen aines vähentää huomattavasti kuoriutuvien poikasten määrää tai voi jopa tappaa kaikki alkiot (Wilkonska ja Zuromska 1982), koska normaali mädin hapensaanti estyy (Lahti ym. 1979, Carlton ym. 1989, Ventling-Schwank & Livingstone 1994). Fudge ja Bodaly (1984) havaitsivat tutkimuksessaan, että 1-4 mm paksu sedimenttikerros heikentää merkittävästi mädin selviämismahdollisuuksia. Järvesä tehdyssä tutkimuksessa Müller (1992) havaitsi, että fosforipitoisuuden ylittäessä 80 ug/l siikakalojen mädillä ei ole mahdollisuutta selviytyä. Pienemmissä ravinnepitoisuuksissa vaihtelu mädin selviytymisen suhteen kasvaa: 35-80 ug/l pitoisuudessa 0-80 % munista selvisi. Hienojakoisen aineksen ja sedimentoitumisen laikuttaisuus (Downing & Rath 1988) saattaa vaikuttaa siihen, että esimerkiksi eteläisellä Selkämerellä (erityisesti alue V) poikasia esiintyy vain satunnaisesti joillakin näytteenotto-paikoilla. Alueella IV siianpoikasia esiintyi suurempia määriä ja säännöllisemmin kuin alueella V, todennäköisesti johtuen merialueen karummasta tilasta ja syvemmistä vesistä. Voidaankin olettaa, että Itämeren viimeaikainen rehevöityminen on heikentänyt siian lisääntymismahdollisuuksia Selkämerellä. Perämerellä vastaavaa kehitystä ei vielä ole nykyisillä mittauksilla osoitettu. Suomen rannikolla toteutetun haudontakokeen perusteella (Jokikokko ym. 1993) tiedetään, että Perämerelläkin muikun lisääntyminen ei onnistu rannikon lähellä suojaisilla alueilla, joissa rehevöitymisen vaikutusta on havaittavissa.

6.5. Lyhyt jäätalvi voi vaikuttaa mätiin ja poikasiin

Jääpeitteisen ajan kesto (ICEWIN09) sekä jään lähtemisen ajankohta vuonna 2009 (ICELAST09) vaikuttivat siianpoikasten esiintymistodennäköisyyteen. Jääpeitteen laajuus vaihtelee vuosittain, ja siksi sen merkitystä ei voida kuitenkaan täsmällisesti määrittää. Jääpeitteen merkitys liittyy osaltaan myös sijaintiin, Perämeren pohjoisosissa jään lähteminen tapahtui tutkimusjakson aikana noin kuu-kautta myöhemmin kuin Selkämeren eteläosissa. Muikulle, jonka pääasialliset esiintymisalueet ovat Perämerellä, jääpeitteisyydellä ei ole mallin mukaan vastaavaa merkitystä. Lyhyen jääpeitteisen ajan tai jäättömyyden on epäilty heikentävän siikakantoja (Freeberg ym. 1990, Brown ym. 1993). Jäätalven ollessa riittävän pitkä, sillä ei ole merkitystä meressä kutevien siikakalojen poikasten esiintymiseen. Huomattavaa on, että alueiden IV ja V paikoilla, jotka vastaavat alueiden I ja II hyviä poikashabi-taatteja avoimuuden, pohjatyypin tai rantavyöhykkeen profiilin suhteen, poikasia ei juuri esiintynyt jos paikat olivat alueilla, joissa jäätalven pituus oli alle neljä viikkoa. Tämä havainto sopii yhteen Freebergin ym. (1990) ja Brownin ym. (1993) tekemien havaintojen kanssa. Jääpeite suojaa mäti-munia aallokon vaikutuksesta syntyviltä virtauksilta. Tuulen ja aaltojen vaikutuksesta mätimunat voivat kulkeutua epäsuotuisiin paikkoihin tai vaurioitua mekaanisen rasituksen vuoksi. Virtausten vaikutuksesta munat voivat myös peittyä laskeutuvan sedimentin alle, joka estää hapensaannin. Täl-löin rehevissä (Ventling-Schwank & Livingstone 1994) ja aallokon aiheuttamalle eroosiolle (Fudge & Bodaly 1984) alttiissa vesissä munien kuolleisuus kasvaa. Selkämerellä, alueilla IV ja V suurin osa ha-vainnoista ja korkeimmat siianpoikastiheydet esiintyivät saaristoalueilla, joilla jääpeitteinen aika on pidempi kuin avoimilla rannoilla samalla leveyspiirillä. Jään muodostuminen ja erityisesti suurten jäämassojen liike voi myös olla rantavesiä muokkaava voima siirtäessään kiviä ja sedimenttiä (esim. Barnes ym. 1993). Esimerkiksi Perämeren ahtojäiden vaikutuksesta siian lisääntymiseen avoimilla rannoilla ei kuitenkaan ole tutkimustietoa.

6.6. Taantuvat kannat

Saalistilastoista ilmenee, että merikutuisen siian saaliit ovat heikentyneet moninkertaisesti erityisesti alueella V. Tämän vuoksi merikutuisen siian suomalainen IUCN – luokitus on vaarantunut (Urho ym. 2011). Vielä Lehtosen (1981) mukaan siikasaalis koostui tasapuolisesti sekä merikutuisesta että vael-lussiiasta Pohjanlahdella. Merikutuinen muoto on aiemmin myös ollut yleinen koko Pohjanlahdella sekä muillakin alueilla Itämerellä (Lehtonen, 1981, Sörmus & Turovski 2003). Lajin suojelemiseksi Ruotsin rannikolla Selkämerellä tietyt alueita on jopa suljettu siiankalastukselta, vaikka yleistä taan-tumaluokitusta ei olekaan tehty (Anon 2011). Leskelän ym. (1991) julkaisemassa tutkimuksessa oli selvitetty siianpoikasten esiintymistä ja yksikkösaaliita Pohjanlahdella 80- ja 90-luvuilla samalla nuot-tausmenetelmällä kuin tässä tutkimuksessa. Verrattaessa näitä vanhempia tuloksia tähän tutkimuk-seen, havaitaan että siianpoikasten määrä on vähentynyt huomattavasti Selkämerellä (alueet IV ja V), mutta Merenkurkussa (alue III) ja Perämerellä (alueet I ja II) poikasnäytteiden saalis on pysynyt en-nallaan tai jopa kasvanut (RKTL, julkaisematon). Alueella IV poikasmäärien vähenemiseen saattaa vaikuttaa erityisesti jäättömien talvien yleistyminen, koska rehevöitymisen vaikutus seurattujen ympäristömuuttujien osalta ei ole yhtä vahva kuin esimerkiksi alueella V. Muikunpoikasia esiintyi lähes ainoastaan Perämeren rannikolla, erityisesti aivan pohjoisimmassa osassa, jossa suolapitoisuus on

alhainen. Muikunpoikasten merkittävimmät esiintymisalueet sijoittuvat samoille alueille, mihin myös voimakkain kudunaikainen kalastuspaine osuu (Hilden 1984, Karås 1994, Thoresson ym. 2001).

6.7. Johtopäätökset

Luonnossa toteutetut haudontakokeet (Müller 1992, Jokikokko ym. 1993 ja Veneranta ym., painossa) osoittavat, että siian mädin kehittymisen aikainen vaste ympäristön laadun heikkenemiseen tapahtuu vähitellen. Lisääntyminen rehevöityneillä saaristoalueilla Selkämerellä voi edelleen onnistua, mutta toimivien lisääntymisalueiden pinta-ala vähenee. Tämän tutkimuksen tulosten perusteella vaikuttaa siltä, että maantieteelliset ominaisuudet eivät rajoita merikutuisten siikakalojen lisääntymisalueiden sijaintia, lukuun ottamatta muikun suolapitoisuusgradienttia. Tällöin kantojen heikentyminen voidaan kytkeä meneillään oleviin laajamittaisiin ympäristömuutoksiin, erityisesti rannikkoalueiden rehevöitymiseen (Lundberg ym. 2009) ja jäättömien talvien yleistymiseen (Jevrejeva ym. 2004 ja Jaagus 2006). Muikun pohjoisempi levinneisyysalue on suojannut sen näiltä vaikutuksilta. Voidaan olettaa, että siianpoikasten pienemmät yksilömäärät ja vähäisempi esiintyminen avoimilla rannoilla alueilla IV ja V on rehevöitymisen, sedimentaation ja pitkän jäättömän ajan yhteisvaikutuksen seuraus. Suojaisemilla saaristoalueilla, joissa jään muodostumisen jälkeen aallokon ja virtausten vaikutus on heikompi kuin avoimilla rannoilla, on mädillä suotuisilla paikoilla mahdollisuus kehittyä.

Saaristoalueilla vuoden mittaan tapahtuva kokonaissedimentaation määrä on huomattavasti korkeampi kuin avoimilla alueilla (Bonsdorff ym. 1997, Heiskanen ja Tallberg 1999). Korkea kokonaissedimentaatio ja vähäisempi virtausten ja aallokon puhdistusvoima johtaa sopivien kutualueiden vähentymiseen ja sitä myöden myös kutevan kannan heikkenemiseen sekä yhä pienempään poikasmäärään. Rehevöitymisen, peitteisyyden ja sedimentaation määrän merkitystä indikoi myös tutkimuksessa mitattu pohjan peitteisyyden merkitys siianpoikasten esiintymistodennäköisyyteen. Muikunpoikasten esiintymistodennäköisyyteen peitteisyydellä ei ollut merkitystä, koska muikun levinneisyysalue rajoittuu Perämerelle alueille I ja II, jossa tilanne on edelleen varsin hyvä. Rehevöitymiskehitys ja ilmastonmuutos voivat siis vaikuttaa siikakantojen lisääntymisen heikkenemiseen joko poikasympäristön laadun heikkenemisen tai mädin kehittymisedellytysten huononemisen kautta.

Sekä siika- että muikku vaikuttavat olevan herkkiä rantojen heikentyneelle pohjan laadulle poikasvaiheessa, jolloin niiden esiintymisalueen laajuutta ja yksilösaaliista voitaisiin käyttää merialueilla tapahtuvien ympäristömuutosten indikaattorina. Erityisesti alueita I ja II, joissa rehevöitymisen vaikutukset eivät ole yhtä selviä kuin muilla alueilla ja poikastuotanto on yhä voimissaan, voidaan pitää tärkeinä merikutuisten siikakalojen suoja-alueena. Poikastuotannon seuraamiseksi tulisi kuitenkin perustaa seurantaohjelma, jotta mahdollisiin muutoksiin kyetään reagoimaan riittävän nopeasti, eikä vasta sitten kun poikastuotanto on jo heikentynyt. Tähän mennessä laajamittaista tutkimusta Pohjanlahden rannikoilla ja matalilla alueilla ei juuri ole ollut, joten siinäkin mielessä näiden alueiden seuranta olisi hyödyllistä. Tämän tutkimuksen perusteella ehdotetaan, että merikutuisten siikakalojen kutupaikkavaatimukset selvitetäisiin tarkemmin Pohjanlahdella niillä alueilla, joilla esiintymistodennäköisyys on suurin ja elinvoimainen kanta on olemassa. Tällöin voitaisiin haluttaessa muillakin alueilla tukea luontaista lisääntymistä kunnostamalla soveltuvia alueita lisääntymisalueiksi. Meressä kuteva siika ja muikku ovat molemmat erityisen arvostettuja lajeja niin ammatti- kuin vapaa-ajankalastuksessa, ja siksi niiden kantojen elinvoimaisuutta tulisi vaalia.

Yhteistyökumppanit



7. Viitteet

- Albert, A., Vetemaa, M. & Saat, T. 2004. Effects of salinity on the development of Peipsi whitefish *Coregonus lavaretus maraenoides* Poljakow embryos. *Annales Zoologici Fennici* 41, 85-88.
- Andersen, J.H., Axe, P., Backer, H., Carstensen, J., Claussen, U., Fleming-Lehtinen, V., Järvinen, M., Kaartokallio, H., Knuuttila, S., Korpinen, S., Laamanen, M., Lysiak-Pastuszek, E., Martin, G., Møhlenberg, F., Murray, C., Nausch, G., Norkko, A., Villnäs, A., 2011. Getting the measure of eutrophication in the Baltic Sea: towards improved assessment principles and methods. *Biogeochemistry* 106, 137-156.
- Aneer, G., Blomqvist, E.M., Hallbäck, H., Mattila J., Nellbring, S., Skóra, K & Urho, L. 1992. Methods for Sampling of Shallow water fish. *Baltic Marine Biologists Publication No. 13*, 33 pp.
- Anon 2011. Beteckning Dnr 13-2144-11. Förslag till ändring av Fiskeriverkets föreskrifter (FIFS 2004:36) om fisket i Skagerrak, Kattegatt och Östersjön; Ett fiskefritt område i södra Bottenhavet för att stärka bestånden av havslekande sik [in Swedish: Suggestion to change the regulations (FIFS 2004:36) for fishing in Skagerrak, Kattegatt and the Baltic Sea; Prohibition of fishing for the area in the Southern Bothnian Sea to enhance the stocks of sea-spawning whitefish.] Fiskeriverket, avdelningen för resursförvaltning 2011-06-01.
- Austin, M., 2007. Species distribution models and ecological theory: a critical assessment and some possible new approaches. *Ecological Modelling* 200, 1–19.
- Barnes, P. W., Kempema, E.W., Reimnitz, E., McCormick, M., Weber, W.S. & Hayden, E.C. 1993. Beach Profile Modification and Sediment Transport by Ice: An Overlooked Process on Lake Michigan. *Journal of Coastal Research* 9 (1), 65-86.
- Berglund, J., Mattila, J., Rönnerberg, O., Heikkilä, J. & Bonnsdorf, E. 2003. Seasonal and inter-annual variation in occurrence and biomass of rooted macrophytes and drift algae in shallow bays. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 56, 1167-1175.
- Bernes, C., 1988. Sweden's Marine Environment – Ecosystems Under Pressure. National Swedish Environment Protection Board, 207 pp.
- Bonsdorff, E. 1992. Drifting algae and zoobenthos – effects on settling and community structure. *Netherlands Journal of Sea Research* 30, 57-62.

- Bonsdorff, E., Blomqvist, E.M., Mattila, J. & Norkko, A. 1997. Coastal Eutrophication: Causes, Consequences and Perspectives in the Archipelago Areas of the Northern Baltic Sea. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 44, 63-72.
- Bonsdorff, E. 2006. Zoobenthic diversity-gradients in the Baltic Sea: Continuous post-glacial succession in a stressed ecosystem. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 330, 383-391.
- Brown, R.W., Taylor, W.W. & Assel, R.A. 1993. Factors Affecting the Recruitment of Lake Whitefish in Two Areas of Northern Lake Michigan. *Journal of Great Lakes Research* 19 (2), 418-428.
- Caeiro S., Painho M., Goovaerts P., Costa H. & Sousa S. 2003. Spatial sampling design for sediment quality assessment in estuaries. *Environmental Modelling Software* 18, 853-859.
- Carlton, R.C., Walker, G.S., Klug, M.J. & Wetzel, R.G. 1989. Relative values of oxygen, nitrate and sulfate to terminal microbial processes in the sediments of Lake Superior. *Journal of Great Lakes Research* 15, 133-140.
- Claramunt R.M., Shoup D.E. & Wahl D.H. 2005. Comparison of push and tow nets for sampling larval fish: Implications for assessing littoral habitat utilization. *North American Journal of Fisheries Management* 25, 86-92.
- Cowan, J.H., Rose, K.A. & DeVries, D.R. 2000. Is density dependent growth in young-of-the-year fishes a question of critical weight? *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 10, 61-89.
- Cyr, H., Downing J.A., Lalonde S., Baines S.B. & Pace M.L. 1992. Sampling larval fish populations: choice of sample number and size. *Transactions of American Fisheries Society* 121, 356-368.
- Dahlgren, S. & Kautsky, L. 2004. Can different vegetative states in shallow coastal bays of the Baltic Sea be linked to internal nutrient levels and external nutrient load? *Hydrobiologia* 514, 249-258.
- Downing J. A. & Rath, L. C. 1988. Spatial patchiness in the lacustrine environment. *Limnology and Oceanography* 33, 447- 458.
- Eckmann, R., Gaedke, U. & Wetzlar, H.J. 1988. Effects of climatic and density-dependent factors on year-class strength of *Coregonus lavaretus* in Lake Constance. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 45, 1088-1093.
- Eckmann, R. & Pusch, M. 1989. The influence of temperature on growth of young Coregonids (*Coregonus lavaretus* L.) in a large prealpine lake. *Rapports et Proces-verbaux des Réunions. Conseil International pour l'Exploration de la Mer* 191, 201-208.
- Elith, J. & Leathwick, J. R. 2009. Species Distribution Models: Ecological Explanation and Prediction Across Space and Time. *Annual Reviews of Ecology, Evolution and Systematics* 40, 677-97.
- Enderlein, O. 1989. Migratory behavior of adult cisco, *Coregonus albula* (L.) in the Bothnian Bay. *Journal of Fish Biology* 34, 11-18.
- Eriksson, B. K., Johansson, G. & Snoeijs, P. 1998. Long-term changes in the sublittoral brown algae in the southern Bothnian Sea. *European Journal of Phycology* 33 (3), 241-249.
- Evropejtseva, N.V. 1949. The morphological features of whitefish postembryonal development [in Russian]. *Trudy laboratorii osnov rybovodstva. Tom 2 / redaktor: N. G. Gerbil'skij. Leningrad : Ministerstvo rybnoj promyšlennosti SSSR, 1949., pp. 229-239.*
- Fleming-Lehtinen, V., Laamanen, M., Kuosa, H., Haahti, H., Olsonen, R. 2008. Long-term development of inorganic nutrients and chlorophyll *a* in the open Northern Baltic Sea. *Ambio* 37(2), 86-92.

- Florin, A.-B., Sundblad, G. & Bergström U. 2009. Characterization of juvenile flatfish habitats in the Baltic Sea. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 82, 294-300.
- Freeberg, M.H., Taylor, W.W. & Russell, W.B. 1990. Effect of egg and larval survival on year-class strength of lake whitefish in Grand Traverse Bay, Lake Michigan. *Transactions of American Fishery Society* 119, 92-100.
- Fudge, R.J.P. & Bodaly, R.A. 1984. Postimpoundment winter sedimentation and survival of lake whitefish (*Coregonus clupeaformis*) eggs in southern Indian lake, Manitoba. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 41, 701-705.
- Gelfand, A.E., Dey, D.K., Chang, H., 1992. Model determination using predictive distributions with implementation via sampling-based methods (with discussion). In: Bernardo, J.M., Berger, J.O., Dawid, A.P., Smith, A.F.M. (Eds.), *Bayesian Statistics*, vol. 4. Oxford University Press, pp. 147–167.
- Gelman, A., Pardoe, I., 2007. Average predictive comparisons for models with nonlinearity, interactions, and variance components. *Sociological Methodology* 37, 23–51.
- Gerdeaux, D. 2004. The recent restoration of the whitefish fisheries in Lake Geneva: the roles of stocking, reoligotrophication, and climate change. *Annales Zoologici Fennici* 41, 181-189.
- Gerdeaux, D., Anneville, O. & Hefti, D. 2006. Fishery changes during re-oligotrophication in 11 peri-alpine Swiss and French lakes over past 30 years. *Acta Oecologica* 30, 161-167.
- Guisan, A. & Zimmerman, N.E. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling* 135, 147-186.
- Gårdmark, A., Aho, T. & Florin, A.-B. 2004. Kustfisk och fiske – tillståndet hos icke kvotbelagda fiskresurser år 2003. En sammanställning av data om fiskbeståndens tillstånd och fiske av abborre, gädda, gös, piggvar, sik, siklöja, skrubbskädda och ål i svenska kustvatten [in Swedish with English abstract]. *Fiskeriverket Informerar Finfo* 2004:5.
- Haapala, J. & Leppäranta M. 1997. The Baltic Sea ice season in changing climate. *Boreal Environment Research* 2: 93-108.
- Heiskanen, A.-S. & Tallberg, P. 1999. Sedimentation and particulate nutrient dynamics along a coastal gradient from a fjord-like bay to the open sea. *Hydrobiologia* 393, 127-140.
- HELCOM, 1996. Third periodic assessment of the state of the marine environment of the Baltic Sea, 1989-1993. *Baltic Sea Environment Proceedings* No. 64.
- HELCOM, 2002. Environment of the Baltic Sea area 1994-1998. *Baltic Sea Environment Proceedings* No 82A.
- HELCOM, 2009 Eutrophication in the Baltic Sea – An integrated thematic assessment of the effects of nutrient enrichment and eutrophication in the Baltic Sea region. *Baltic Sea Environment Proceedings* No. 115B.
- Himberg, M. 1995. Sikens biologi och lekplatser i Skärgårds och Bottenhavet [In Swedish]. *Kala- ja riistahallinnon julkaisuja* 16.
- Håkansson, B., Alenius, P., Brydsten, L., 1996. Physical environment in the Gulf of Bothnia. *Ambio* 8, 5–12. Special Report.

- Härmä, M., Lappalainen, A. & Urho, L. 2008. Reproduction areas of roach (*Rutilus rutilus*) in the northern Baltic Sea: potential effects of climate change. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 65, 2678-2688.
- Hudd, R., Leskelä, A., Wiik, T. & Lehtonen, H. 1992. Food of European whitefish (*Coregonus lavaretus widegreni*) larvae and fry in southern Bothnian Bay (Baltic). *Polskie Archiwum Hydrobiologii* 39 (3-4), 473-478.
- Hudd, R., Hilden, M., Urho, L., Axell, M.-B., Jåfs, L.-A., 1984. Fiskeriundersökning av Kyrö älvs mynnings- och influensområde 1980-82. [Fishery Investigation in 1980-1982 of the Kyrönjoki Estuary and its Influence Area in the Northern Quark of the Baltic Sea]. Report 242B, 1-277. National Board of Waters, Helsinki, Finland (In Swedish with English summary).
- Hudd, R., Lehtonen, H. & Kurttila, I. 1988. Growth and abundance of fry; factors which influence the year-class strength of whitefish (*Coregonus lavaretus widegreni*) in the southern Bothnian Bay (Baltic). *Finnish Fisheries Research* 9, 213-220.
- Humborg, C., Daniellsson, Å., Sjöberg, B. & Green, M. Nutrient land-sea fluxes in oligotrophic and pristine estuaries of the Gulf of Bothnia, Baltic Sea. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 56, 781-793.
- Huusko, A. and Sutela, T. (1998), Diel feeding periodicity in larvae of the vendace (*Coregonus albula* L.) and influence of food availability and environmental factors on food intake. *Ecology of Freshwater Fish*, 7: 69-77.
- Isaeus, M., Malm, T., Persson, S. & Svensson, A. 2004. Effects of filamentous algae and sediment on recruitment and survival of *Fucus serratus* (Phaeophyceae) juveniles in the eutrophic Baltic Sea. *European Journal of Phycology*, 39 (3), 301-307
- Isaksson, I. & Pihl, L. 1992. Structural changes in benthic macrovegetation and associated epibenthic faunal communities. *Netherlands Journal of Sea Research* 30, 131-140.
- Jackson, D.A., Peres-Neto, P.R., Olden, J.D., 2001. What controls who is where in freshwater fish communities – the roles of biotic, abiotic, and spatial factors. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 58, 157-170.
- Jerling, L., 1999. Sea shores. In: Rydin, H., Snoeijs, P., Dieckmann, M. (Eds.), *Swedish Plant Geography Acta Phytogeography Suecana*, 84, 169-185.
- Jokikokko, E. 1993. The mortality of vendace (*Coregonus albula* L.) eggs incubated in the sea area off Simo in the northern Bothnian Bay. *Aqua Fennica* 23, 63-67.
- Jokikokko, E. 1997. Muikun ja siian lisääntymisedellytyksistä Perämerellä. Riistan- ja kalantutkimus, Kalatutkimuksia Fiskundersökningar 120, 32 s.
- Jäger T., Nellen W., Schöfer W., & Shodjai F. 1981. Influence of salinity and temperature on early life stages of *Coregonus albula*, *C. lavaretus*, *R. rutilus*, and *L. lota*. *Rapports et Proces-verbaux des Réunions. Conseil International pour l'Exploration de la Mer* 178: 345-348.
- Karjalainen, J. 1991. Survival, growth and feeding of vendace, *Coregonus albula* (L.), larvae in net enclosures. *Journal of Fish Biology*, 38: 905-919.
- Karjalainen, J., Auvinen, H., Helminen, H., Marjomäki, T.J., Niva, T., Sarvala, J. & Viljanen, M. 2000. Unpredictability of fish recruitment: interannual variation in young-of-the-year abundance. *Journal of Fish Biology* 56: 837-857.

- Karjalainen, J., Helminen, H., Huusko, A., Huuskonen, H., Marjomäki, T. J., Pääkkönen, J.-P., Sarvala, J. & Viljanen, M. 2002. Littoral-pelagic distribution of newly hatched vendace and European whitefish larvae in Finnish lakes. Archives für Hydrobiologie Special Issues Advances in Limnology 57, 367-382.
- Kitsiou, D., Tsiirtsis, G., Karydis, M., 2001. Developing an optimal sampling design. A case study in a coastal marine ecosystem. Environmental Monitoring and Assessment 71, 1–12.
- Lahti, E., H. Oksman, and P. Shemeikka. 1979. On the survival of vendace (*Coregonus albula*) eggs in different lake types. Aqua Fennica 9, 62–67.
- Lavery, P.S., Lukatelich, R.J. & McComb, A.J. 1991. Changes in the biomass and species composition of macroalgae in a eutrophic estuary. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 33 (1), 1-22.
- Lavery, P., Bootle, S., & Wanderklift, M. 1999. Ecological effects of macroalgal harvesting on beaches in the Peel-Harvey estuary, Western Australia. Estuarine, Coastal and Shelf Science 49, 295–309.
- Lehtonen, H. 1981. Biology and stock assessments of Coregonids by the Baltic coast of Finland. Finnish Fisheries Research 3, 31-83.
- Lehtonen, H. & Himberg, M. 1992. Baltic Sea migration patterns of anadromous *Coregonus lavaretus* (L.) S. Str., and seaspawning European whitefish, *C.lavaretus widegreni* Malmgren. Polskie Archiwum Hydrobiologi 39, 299-308.
- Lehtonen, H. & Jokikokko, E. 1995. Changes in the heavily exploited vendace (*Coregonus albula* L.) stock in the northern Bothnian Bay. Archiv für Hydrobiologie Special Issues Advanced Limnology 46, 379-386.
- Leskelä, A., Hudd, R., Lehtonen, H., Huhmarniemi, A. & Sandström, O. 1991. Habitats of whitefish (*Coregonus lavaretus* (L.) s.l.) larvae in the Gulf of Bothnia. Aqua Fennica 21 (2), 145-151.
- Leskelä, A. & Kucharzyk, D. 1995. Effect of temperature on the growth of three forms of European whitefish (*Coregonus lavaretus* L.) larvae. Archives für Hydrobiologie Special Issues Advances in Limnology 46, 147-152.
- Levin, S.A. 1992. The Problem of Pattern and Scale in Ecology: The Robert H. MacArthur Award Lecture. Ecology 73 (6), 1943-1967.
- Lundberg, C., Jakobsson, B.-M. & Bonsdorff, E. 2009. The spreading of eutrophication in the eastern coast of the Gulf of Bothnia, northern Baltic Sea – An analysis in time and space. Estuarine, Coastal and Shelf Science 82, 152-160.
- Maggini, R., Lehmann, A., Zimmermann, N.E., Guisan, A. 2006. Improving generalized regression analysis for the spatial prediction of forest communities. Journal of Biogeography 33, 1729–1749.
- Müller, R. 1992. Trophic state and its implications for natural reproduction of salmonid fish. Hydrobiologia, 243-244 (1), 261-268.
- Myrberg, K. & Andrejev, O. 2006. Modelling of the circulation, water exchange and water age properties of the Gulf of Bothnia. Oceanologia 48 (S), 55–74.
- Norkko A. & E, Bonsdorff, 1996. Population responses of coastal zoobenthos to stress induced by drifting algal mats. - Marine Ecology Progress Series 140, 141-151.
- Norkko, J., Bonsdorff, E. & Norkko, A. 2000. Drifting algal mats as an alternative habitat for benthic invertebrates: species specific responses to a transient resource. Journal of Exploratory Marine Biology and Ecology 248, 79– 104.

- Pepin P. & Shears T.H. 1997. Variability and capture efficiency of bongo and Tucker trawl samplers in the collection of ichthyoplankton and other macrozooplankton. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 54, 765-773.
- Pihl, L., A. Svenson, P.-O. Moksnes & Wennhage, H. 1999. Distribution of green algal mats throughout shallow soft bottoms of the Swedish Skagerrak archipelago in relation to nutrient sources and wave exposure. Journal of Sea Research 41, 281-294.
- Ponton. D. & Müller, R. 1989. Alimentation et facteurs de mortalité des larves de corégones (*Coregonus* sp.). Exemple de deux lacs de niveaux trophiques différents: les lacs de Sarnen et de Hallwil (Suisse Centrale). Aquatic Science 51 (1), 67- 82.
- Raffaelli, D., Raven, J., & Poole, L. 1998. Ecological impact of green macroalgal blooms. Oceanography and Marine Biology: An annual review 36, 97-126
- Rönnerberg, C. & Bonsdorf, E. 2004. Baltic Sea eutrophication: area-specific ecological consequences. Hydrobiologia 514, 227-241.
- Sandström, A. & Karås, P. 2002. Effects of eutrophication on young-of-the-year freshwater fish communities in coastal areas of the Baltic. Environmental Biology of Fishes 63, 89-101.
- Sarvala, J., Rajasilta, M., Hangelin, C., Hirvonen, A., Kiiskilä, M. & Saarikari, V. 1988. Spring abundance, growth and food of 0+ vendace (*Coregonus albula* L.) and whitefish (*C. lavaretus* L. s.l.) in Lake Pyhäjärvi, SW Finland. Finnish Fisheries Research 9, 221-233.
- Sarvala, J., Helminen, H., Hirvonen, A., Miinalainen, M. & Saarikari, V. 1994. Spring development of zooplankton and spatial pattern of planktivorous fish larvae in a mesotrophic lake. Verhoeven International Review in Limnology 25, 2132-2138.
- Seinä, A., Peltola, J., 1991. Duration of the ice seasons and statistics of fast ice thickness along the Finnish coast. Finnish Marine Research 258 (46), 1961-1990.
- Sfriso, A., Marcomini, A. & Pavoni, B. 1987 Relationships Between Macroalgal Biomass and Nutrient Concentrations in a Hypertrophic Area of the Venice Lagoon. Marine Environmental Research 22, 297-312.
- Sundblad, G., Härmä, M., Lappalainen, A., Urho, L. & Bergström, U. 2009. Transferability of predictive fish distribution models in two coastal systems. Estuarine, Coastal and Shelf Science 83, 90-96.
- Sörmus, I. & Turovski, A. 2003. European whitefish, *Coregonus lavaretus* (L.) s.l. Baltic Sea forms, 121-131. In: Ojaveer, E., Pihu, E. Saat, T. (Eds.), 2003: Fishes of Estonia. Estonian Academy, Tallinna. 416 pp.
- Swedish Board of Fisheries, 2010. Inventory of Resources and Environmental Issues 2010. Available at: <https://www.fiskeriverket.se/download/18.28d9b61d126d6846f29800014633/R%26M%2010pwebb.pdf>
- Thoreson, G., Hasselborg, T. & Appelberg, M. 2002. Trålfisket efter siklöja i Bottenviken – hot eller uthållig resursförvaltning. Bottniska Viken 2001.
- Vahteri, P., Mäkinen, A., Salovius, S., & Vuorinen, I. 2000. Are drifting algal mats conquering the bottom of the Archipelago Sea, SW Finland? Ambio 29, 338-343.
- Wanzenböck, J. & Jagsch, A. 1998. Comparison of larval whitefish densities in lakes with different schemes of larval stocking and fishing practice. Archives für Hydrobiologie Special Issues Advances in Limnology 50, 497-505.

- Wilkonska, H. & Zuromska, H. 1982. Effect of environmental factors and egg quality on the mortality 674 of spawn in *Coregonus albula* (L.) and *Coregonus lavaretus* (L.), *Polskie Archiwum Hydrobiologie* 675 (29), 123–157.
- Ventling-Schwank, A.R. & Livingstone, D.M. 1994. Transport and burial as a cause of whitefish (*Coregonus* sp.) egg mortality in a eutrophic lake. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 51, 1908-1919.
- Vanhatalo J, Riihimäki J, Hartikainen J, Jylänki P, Tolvanen V, Vehtari A (painossa) GPstuff: a toolbox for Bayesian modeling with Gaussian processes. *J Machine Learning Res.*
- Vanhatalo, J., Veneranta, L. & Hudd, R. 2012. Species distribution modeling with Gaussian processes: A case study with the youngest stages of sea spawning whitefish (*Coregonus lavaretus* L. s.l.) larvae. *Ecological Modelling* 228, 49-58.
- Vehtari, A., Lampinen, J., 2002. Bayesian model assessment and comparison using cross-validation predictive densities. *Neural Computing* 14, 2439–2468.
- Veneranta, L. Hudd, R. & Vanhatalo, J. 2013. Reproduction areas of sea-spawning coregonids reflect the environment in shallow coastal waters. *Marine Ecology Progress Series* 477, 231-250.
- Veneranta, L., Urho, L., Koho, J. & Hudd, R. (painossa). Spawning and hatching temperatures of whitefish (*Coregonus lavaretus* (L.)) in the Northern Baltic Sea. *Fundamental and Applied Limnology*.
- Veneranta, L., Urho, L., Lappalainen, A. & Kallasvuo, M. 2011. Turbidity characterizes the reproduction areas of pikeperch (*Sander lucioperca* (L.)) in the northern Baltic Sea. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 95, 199-206.
- Voipio, A. (ed.) 1981. *The Baltic Sea*. Elsevier Oceanography Series 30, Amsterdam, 418 pp.