

**Silakkakoiraiden ominaisuuksien vaikutukset silakan
(*Clupea harengus membras*)
lisääntymismenestykseen**

Laura Lammi

Ekologia
pro gradu -tutkielma
Laajuus: 30 op

Ohjaajat:
Katja Mäkinen
Katja Anttila
Eeva-Riikka Vehniäinen

15.4.2026
Turku

Pro gradu -tutkielma

Pääaine: Ekologia

Tekijä: Laura Lammi

Otsikko: Silakkakoiraiden ominaisuuksien vaikutukset silakan (*Clupea harengus membras*) lisääntymismenestykseen

Ohjaajat: Katja Mäkinen, Katja Anttila, Eeva-Riikka Vehniäinen

Sivumäärä: 52 sivua + liitteet 3 sivua

Päivämäärä: 15.4.2026

Itämeren muuttuvat ympäristöolosuhteet vaikuttavat monin tavoin kalojen biometriin ominaisuuksiin, kalojen lisääntymisominaisuuksiin ja tätä kautta lisääntymismenestykseen. Silakkakoiraiden osuutta silakan (*Clupea harengus membras*) lisääntymismenestyksestä on tutkittu tähän mennessä kuitenkin melko vähän. Tässä tutkielmassa tutkittiinkin silakkakoiraiden ominaisuuksien ja maidin vaikutuksia lisääntymismenestykseen. Lisäksi tutkielmassa tehtiin vertailua kahden silakan populaatioalueen: Airiston ja Suomenlahden sekä kutujakson ajankohtien välillä. Tutkielman näytteet kerättiin silakan kutujakson alku- ja loppupuolella huhti-kesäkuussa 2025. Koekalat pyydystettiin litkaamalla ja tutkimusrysällä ja niistä mitattiin pituus, paino, kuntokerroin ja maksan ja gonadien suhteelliset painot. Lisäksi koiraiden ikä määritettiin. Koiraiden osuutta silakan hedelmöitystasasteeseen ja hedelmöitystasasteen vaihtelua tutkittiin toteuttamalla hedelmöityskokeet tutkimusalueittain. Samoista koekoiraista lypsetyistä maitinäytteistä tarkasteltiin yksilökohtaisesti maidin laatua siittiösolutiheyden laskemisella ja liikkuvuuden tarkastelulla Maklerin kyvetillä. Aiempiin tutkimuksiin ja silakkakantojen seurantaan perustuen tutkielman hypoteesina oli, että silakan hedelmöitystasaste on Airistolla kutujakson alkupuolella korkeampi myöhäisempään kutujaksoon verrattuna, kuin myös Airistolla kutujakson alussa Suomenlahden populaatioon verrattuna. Koiraiden siittiöiden liikkuvuuden oletettiin olevan suurempaa kutujakson alkupuolella kutujakson loppuun verrattuna Airistolla mahdollisesti mm. kutujakson mittaan muuttuvien ympäristöolosuhteiden vuoksi. Hypoteesia ja aiempia tutkimustuloksia noudattaen koiraiden hedelmöitystasasteen havaittiin olevan Airistolla kutujakson alussa merkitsevästi suurempi kutujakson loppuun verrattuna. Koirasominaisuuksista painolla havaittiin olevan lähes merkitsevä vaikutus hedelmöitystasasteeseen. Oletuksen vastaisesti koiraiden siittiösolujen liikkuvuus oli osin suurempaa kutujakson lopussa alkuun verrattuna Airistolla. Koirasominaisuuksien havaittiin vaihtelevan merkitsevästi silakkapopulaatioiden sekä kutujakson alun ja lopun välillä lukuun ottamatta koiraiden pituutta ja ikää. Tutkielman tulosten perusteella koiraiden koko todennäköisesti vaikuttaa lisääntymismenestykseen, ja silakoiden lisääntymisominaisuudet ja -menestys vaihtelevat merkittävästi lisääntymiskauden aikana. Koirasominaisuuksien ja kutujakson ajankohdan vaikutuksista lisääntymismenestykseen tarvitaan lisää tutkimustietoa yhteyksien ja populaatioiden välisten erojen ymmärtämiseksi.

Avainsanat: silakka, *Clupea harengus membras*, siittiöiden liikkuvuus, lisääntymismenestys, hedelmöitys, Saaristomeri

Master's thesis

Subject: Ecology

Author: Laura Lammi

Title: Effects of Male Traits on Reproductive Success in Baltic Herring (*Clupea harengus membras*)

Supervisors: Katja Mäkinen, Katja Anttila, Eeva-Riikka Vehniäinen

Number of pages: 55 pages

Date: 15.4.2026

Environmental changes have been linked to the reproductive characteristics and success of the Baltic herring (*Clupea harengus membras*). However, the contribution of males remains understudied. In this thesis, the effects of males' biometric traits and milt quality (concentration and motility of sperm) on fertilization rate were observed. To discern whether there are differences between populations and spawning time, mature fish were sampled from the Archipelago Sea and the Gulf of Finland in April-June in 2025. Fertilization success was determined through experimental fertilizations. Based on earlier studies and stock assessments, the hypothesis was that fertilization rate is higher in early spawning season compared to the late season in Airisto and higher in Airisto than in the Gulf of Finland. The sperm motility was assumed to be higher in early spawning season compared to late spawning in Airisto. In accordance with the hypothesis and previous research, fertility rate was found to be significantly higher in early spawning season in Airisto. Weight of the male was found to have a marginally significant effect on fertilization rate. Contrary to the assumption, sperm motility was higher in early spawning season. Variation was observed in males' biometric traits (except for length and age) between early and late spawning seasons and populations. To conclude, male's large size likely increases reproductive success, and the reproductive characteristics and success of herring can vary significantly throughout the season. Further research is needed on how male characteristics and spawning time affect reproductive success to understand the differences between populations.

Key words: Baltic herring, *Clupea harengus membras*, sperm motility, reproductive success, fertilization, Archipelago Sea

Sisällysluettelo

1	Johdanto	6
1.1	Silakan elinkierto ja lisääntyminen	7
1.2	Sillikalojen lisääntymismenestyksen mittaaminen	11
1.3	Ympäristötekijöiden vaikutukset silakan lisääntymismenestykseen	13
1.4	Tutkimuksen tavoitteet	16
2	Aineisto ja menetelmät	17
2.1	Tutkimusalueet	17
2.2	Silakoiden pyydystäminen	21
2.3	Hedelmöityskokeet	23
2.4	Siittiömääritykset	24
2.4.1	Maitinäytteiden kerääminen ja menetelmän soveltuvuuden arviointi	24
2.4.2	Liikkuvuusanalyysit	25
2.4.3	Siittiötiheyksien määrittäminen	26
2.5	Silakoiden biometriset ominaisuudet	27
2.6	Aineistojen analysointi ja tilastolliset menetelmät	28
3	Tulokset	31
3.1	Koiraiden biometriset ominaisuudet	31
3.2	Erot maidin ominaisuuksissa populaatioiden ja kutuajankohtien välillä	31
3.3	Erot hedelmöityksasteessa populaatioiden ja kutuajankohtien välillä	33
4	Pohdinta	36
4.1	Koirasominaisuuksien vaikutukset	36
4.2	Siittiösolujen tiheys ja liikkuvuus	38
4.3	Hedelmöityksaste	40
4.4	Silakka muuttuvassa elinympäristössä	41
	Kiitokset	44
	Lähteet	45
	Liitteet	53
	Liite 1. Koiraiden ominaisuuksien tilastolliset erot	53

Liite 2. Koiraiden siittiösolujen tiheys tutkimusalueittain	54
Liite 3. Koiraiden hedelmöitysaste (%) tutkimusalueittain	55
Liite 4. Naaraiden ominaisuudet	55

1 Johdanto

Pienten ulappakalojen biologiset ominaisuudet sekä muutokset elinympäristössä vaikuttavat lisääntymisen onnistumiseen. Kasvuympäristön on tutkittu vaikuttavan ulappakalojen kokoon ja kuntoon (Lowerre-Barbieri ym. 2017; Lloret-Lloret ym. 2022). Nämä ominaisuudet ovat suoraan yhteydessä kalojen kelpoisuuteen ja lisääntymismenestykseen. Hyväkuntoisilla yksilöillä ravinnonsaanti on ollut riittävää, ja ne kykenevät allokoimaan resurssejaan lisääntymiseen. Hyväkuntoisilla pienillä ulappakaloilla myös fekunditeetti (tuotettujen mätimunien määrä) ja lisääntymismenestys ovat tutkitusti korkeammat (Lloret-Lloret ym. 2022). Aikaisemmissa tutkimuksissa ympäristöolosuhteiden on todettu vaikuttavan ulappakaloilla erityisesti jälkeläisten selviytymiseen ravinnonsaannin ja otollisten kasvuolosuhteiden kautta (Checkley ym. 2017; Takasuka 2018). Lowerre-Barbieri ym. (2017) tutkimuksessa havaittiin naaraskalojen koon, energioresurssien ja iän olevan yhteydessä munantuotannon laatuun. Merikalojen havaittiin myös hajauttavan lisääntymistään pitkin kutujaksoa paremman lisääntymismenestyksen takaamiseksi. Lisääntymistä hajauttamalla sen onnistuminen on todennäköisempää, vaikka ympäristöolosuhteiden vaihtelu olisi suurta lisääntymiskauden aikana. Lisääntymisen aaltomaisuus ja jaksoittaisuus on tutkitusti yleistä pienillä ulappakaloilla, kuten kaliforniansardellilla (*Engraulis mortax*, Girard) ja silakalla (*Clupea harengus membras*, Linnaeus) (Hunter & Goldberg 1980; Rajasilta ym. 1993).

Silakan lisääntymismenestyksen tiedetään heikentyneen viimeisen 40 vuoden aikana muuttuneiden ympäristöolosuhteiden, ilmastonmuutoksen ja ihmistoiminnan vaikutusten seurauksena (Rajasilta ym. 2021). Itämeren laskeva suolapitoisuus, kohonnut keskimääräinen meriveden lämpötila ja muut elinympäristössä tapahtuvat muutokset vaikuttavat silakkakannan kykyyn elää ja lisääntyä tehokkaasti (Kääriä ym. 1997; Casini ym. 2010; Rajasilta ym. 2021). Silakkakantojen kutupaikkojen ympäristöolosuhteiden tiedetään heikentyneen rehevöitymisen ja ihmistoiminnan vaikutusten seurauksena (Polte ym. 2021; Kanstinger ym. 2016).

Silakoiden lisääntymismenestykseen vaikuttavia tekijöitä on aiemmin tutkittu silakkanaaraiden ominaisuuksien, mätimunien laadun ja hedelmöityssteen osalta Pohjoisella Itämerellä (mm. Laine & Rajasilta 1999; Rajasilta ym. 2021). Näissä tutkimuksissa naaraiden suuren koon havaittiin olevan yhteydessä mätimunien määrään ja laatuun, ja siten korkeampaan lisääntymismenestykseen kuten muillakin merikaloilla. Kookkaat, vanhat ja runsasmätiset naaraat tuottavat enemmän ja laadukkaampia munia, kuten myös Lowerre-Barbieri ym. (2017)

kaupallisia kaloja koskevassa tutkimuksessa havaittiin. Naaraskalojen merkittävää lisääntymispanosta kutsutaan kirjallisuudessa ”big old fat fecund female fish (BOFFFF)” -hypoteesiksi. Koirailta vastaavaa yhteyttä näiden ominaisuuksien ja lisääntymismenestyksen välillä ei ole yhtä selkeästi havaittu. Tutkimusta silakkakoiraiden ominaisuuksien vaikutuksista lisääntymismenestykseen on kuitenkin verrattain vähän. Koirasominaisuuksien vaikutuksia lisääntymismenestykseen on tutkittu lähinnä Atlantin ja Tyynenmeren silleillä (*Clupea harengus*, Linnaeus ja *Clupea pallasii*, Valenciennes). Sillikoiraiden biologisten ominaisuuksien, kuten koiraan suuren koon, runsaan siittiösolutiheyden ja siittiöiden nopean liikkuvuuden on aiemmissa tutkimuksissa havaittu vaikuttavan positiivisesti lisääntymismenestykseen (Evans & Geffen 1998; Rosenthal ym. 1988). Vastaavaa tutkimusta silakkakoirailta ei ole tehty, vaikka myös koirailta on huomattava merkitys koko populaation lisääntymismenestykseen, ja vasteet ympäristöoloihin voivat olla sukupuolispesifisiä (Vines ym. 2001; Kennedy ym. 2009). Itämeren ympäristöolosuhteiden on ennustettu muuttuvan huomattavasti tulevaisuudessa mm. ilmaston lämpenemisen seurauksena, joten tutkimukset muutosten vaikutuksista silakkakoiraisiin ja silakan lisääntymismenestykseen ovat erittäin tärkeitä.

1.1 Silakan elinkierto ja lisääntyminen

Silakka on sillikalujen (*Clupeiformes*) lahkoon kuuluva sillin alalaji, joka on Itämeren ekosysteemien avainasemassa. Keskimääräinen silakka on kooltaan noin 14–22 cm ja painaa noin 30–100 g (Bucholtz ym. 2013). Itämeressä silakka voi saavuttaa jopa 30 vuoden eliniän, mutta valtaosa silakoista on alle 10-vuotiaita (Rajasilta ym. 2015). Silakan asema ravintoketjussa on olennainen huippupedoista seuraavan alemman trofiatason kalalajina. Silakan asema vaikuttaa merkittävästi ylemmän trofiatason lajien ravinnonsaantiin ja yleiseen kantojen tilaan monitekijäisen säätelyn kautta (Casini ym. 2010). Silakka voidaankin määritellä esimerkiksi Selkämeren alueella ulappaekosysteemin avainlajiksi, joka osaltaan säätelee energian kulkua ravintoverkossa (Lindegren ym. 2011). Silakan levinneisyys kattaa koko Itämeren alueen. Silakka on sopeutunut Itämeren vähäsuolaiseen murtovesiekosysteemiin ja pärjää muita sillikaloja paremmin vähäsuolaisissa vesissä (Andersson ym. 2023).

Ravinnonkäyttäjänä silakka on opportunistinen. Silakan ravinnonkäyttö vaihtelee alueellisesti, vuodenaikakohtaisesti ja elinkierron vaiheen mukaisesti. Silakka käyttää pääsääntöisesti ravinnokseen massiaisia eli massiaisyriäisiä (*Mysis* spp.) sekä eläinplanktonia, kuten hankajalkaisia (Copepoda) ja vesikirppuja (Cladocera) (Lankov ym. 2010). Lisäksi silakka voi

syödä pohjalla eläviä katkoja (*Pontoporeia femorata* Krøyer, *Monoporeia affinis*, Lindström), pienikokoisia kaloja sekä harvakseltaan jopa mm. merisukasjalkaisia (*Hediste diversicolor*, Müller) ja leväsiroja (*Idotea* spp.) (Mäkinen K. suullinen tiedonanto). Pienikokoisten silakoiden ravinto painottuu planktoniin, kun taas isommat yksilöt suosivat massiaisia, joiden lipidien määrä takaa riittävän energiansaannin silakalle (Flinkman ym. 1992; Ogonowski 2012). Energiansaannin merkitys korostuu syksyisin kalan syönnösaikana, jolloin ravinnon saanti on olennaista kasvuun ja lisääntymiseen vaadittavien energiavarastojen kerryttämisen kannalta. Silakka kattaa lisääntymiskustannuksensa lihaskudokseen kertyneestä rasvasta ja muista energiavarastoista, eli käyttää lisääntymiseensä olemassa olevia energiavarastojaan (Kennedy ym. 2009). Lajista, joka hyödyntää varastoenergiaa lisääntymiseen voidaan käyttää termiä ”capital spawner”.

Silakan elinalueen saalislajien kuten eläinplanktonin ja massiaisten riittävä esiintyvyys on yhteydessä silakkakannan hyvinvointiin ravinnonsaannin laadun kautta (Lindegren ym. 2011; Dodson ym. 2018). Silakkakannan on saatava ravintoaineiden kannalta riittävän monipuolista ravintoa optimaaliseen kasvuun ja lisääntymiseen ollakseen hyvinvoiva. Korkealaatuisen ravinnon puute voi vaikuttaa alueellisesti merkittävästi silakkakannan tilaan etenkin kasvukauden aikana keväällä (Rönkkönen ym. 2004; Casini ym. 2010). Saatavilla olevalla ravinnolla on olennainen merkitys silakan sukukypsyuden saavuttamisessa, mutta myös jo kuteneiden silakoiden talvehtiessä ja valmistautuessa uuteen kutujaksoon. Myös lajin sisäinen ja lajien välinen kilpailu ravinnosta esimerkiksi kilohailin (*Sprattus sprattus*, Linnaeus) kanssa rajoittavat riittävää ravinnonsaantia (Rönkkönen ym. 2004; Möllmann ym. 2005; Lindegren ym. 2011). Lisäksi meriekosysteemien pedot, kuten harmaahylje (*Halichoerus grypus*, Fabricius) ja turska (*Gadus morhua*, Linnaeus) kohdistavat saalistuspainetta silakkapopulaatioihin (Lindegren ym. 2011; Dodson ym. 2018).

Silakka viettää valtaosan elämästään ulappavesissä, mutta vaeltaa vuosittain lisääntymään mataliin rannikkovesiin (Kääriä ym. 1997; ICES 2010). Valtaosa silakoista lisääntyy kevätkesällä, mutta osa silakoista on syyskutuisia (Rajasilta & Aneer 2006; ICES 2025a). Itämeren eri alueilla lisääntymisajankohtaan vaikuttaa suurimmaksi osaksi meriveden lämpötila (Polte ym. 2021). Saksassa silakan lisääntymiskausi alkaa jo helmi-maaliskuussa, kun taas Etelä-Suomessa lisääntymiskausi painottuu huhti-heinäkuulle (Rajasilta ym. 2021). Perämerellä kutujakso sijoittuu kesä-heinäkuulle (Hahtonen & Joensuu 1984).

Sukukypsyyden silakka saavuttaa noin kahden tai kolmen vuoden iässä (ICES 2018). Kutujakson alku- ja loppupuolella kutevien silakoiden lisääntymisolosuhteet ja -menestys vaihtelevat muuttuvien ympäristöolosuhteiden ja ravintoresurssien vuoksi (Rajasilta ym. 1993). Esimerkiksi meriveden lämpötila vaikuttaa alkiokehityksen nopeuteen ja poikasten kuolleisuuteen kuten myös epämuodostumien todennäköisyyteen (Arula ym. 2015). Lisäksi ravintoresurssit ovat hyvin erilaiset kutujakson alku- ja loppupuolella. Tämän myötä kutuyksilöiden energioresurssit voivat erota merkittävästi kutujakson aikana (Lloret-Lloret ym. 2022). Kutuajankohta vaikuttaa vanhempien käytettävissä olevien energioresurssien kautta silakanpoikasten eloonjäämismahdollisuuksiin (Checkley ym. 2009). Saaristomerellä kutujakson alkupuolella munien kuolleisuuden näkökulmasta optimaalinen kutuaika olisi huhti-toukokuussa meriveden ollessa vielä viileämpää. Toisaalta poikasten ravinnonsaannin kannalta otollisimmat olosuhteet olisivat kutujakson loppupuolella heinä-elokuussa (Rajasilta ym. 1993). Pitkä kutujakso mahdollistaa paremman lisääntymisresilienssin vaihtelevissa ympäristöolosuhteissa (Hunter & Goldberg 1980).

Silakat kutevat matalan rantaveden kutualustoilla (ICES 2010), Airiston alueella 0,4–3,5 metrin syvyydessä (Valjus 2018). Kutualustojen pohjamateriaali on pääosin kovaa hiekkaa tai kivikkoa, jossa kasvaa hapsivitaa (*Stuckenia pectinata*, Böerner), viherahdinpartaa (*Cladophora glomerata*, Kützing) tai muuta kutualustaksi sopivaa pohjakasvillisuutta tai levää (Rajasilta ym. 1993). Aallokko ja muutokset kutualustan kasvillisuudessa vaikuttavat lisääntymismenestykseen, koska silakka kutee lähellä vesirajaa (ICES 2025a). Silakoiden kutukäyttäytyminen on aaltomaista, sillä populaation yksilöiden sukurauhaset eivät kypsy samanaikaisesti. Silakat vaeltavat asteittain parvina kutualueelle (Hunter & Goldberg 1980). Kutuparviin silakat ovat yleensä pääsääntöisesti saman kehitysvaiheen kutevia silakoita, mutta parvissa saattaa esiintyä myös esimerkiksi joitakin juveniiliyksilöitä (Rajasilta ym. 1993). Lisäksi parvissa esiintyy iältään ja kooltaan vaihtelevia yksilöitä eli parvet eivät ole yksilöiltään homogeenisia. Silakka on kutupaikkauskollinen kalalaji ja esimerkiksi Airistolle vaeltavien silakoiden tiedetään kutuneen samoilla kutupaikoilla monen vuosikymmenen ajan (Rajasilta ym. 2001).

Silakan lisääntyminen on ovipaarista ja hedelmöitys tapahtuu ulkoisesti. Sukusolujen vapautuminen tapahtuu vasta, kun silakkayksilöt ovat lähellä merenpohjaa. Silakkanaaraan kutiessa naaras vapauttaa kaikki kypsät mätimunansa ja ne kiinnittyvät pintarakenteensa avulla pohjaan tai pohjakasvillisuuden päälle (Kääriä ym. 1997; Rajasilta & Aneer 2006). Koiraat laskevat maitinsa sekä pohjalle että veteen. Toisin kuin monilla muilla parvikaloilla, silakan

siittiöt ovat hyvin viskoottisia. Maiti vapautuu paksuna nauhana, joka leviää veteen vasta, kun silakat liikkuvat nauhojen läpi (Aneer ym. 1983). Tämä mekaaninen veden ja maidin sekoittuminen mahdollistaa siittiöille pidemmän elinkyvyn, sillä kaikki siittiösolut eivät aktivoitu samanaikaisesti, ja maiti pysyy hedelmällisenä jopa kymmeniä minutteja (Vines ym. 2001). Yksittäisen siittiösolu liikkuu muutamasta sekunnista noin viiteen minuuttiin, keskimäärin noin puolen minuutin ajan (Aneer ym. 1983; Geffen 1999). Pidemmän elinkyvyn ansiosta siittiöt pystyvät hedelmöittämään sekä jo lasketut että myöhemmin vapautuvat mätimunat (Vines ym. 2001). Rosenthal ym. (1988) tutkimuksen mukaan Atlantin sillillä siittiösolujen tiheydellä ja kontaktiajalla mätimuniin havaittiin vaikuttavan hedelmöitystasoon. Pidennetty kontaktiaika lisäsi hedelmöitystasetta 10–20 %:lla ja suuri siittiösolutiheys oli yhteydessä korkeampaan hedelmöitystasoon. Osa mätimunista jää hedelmöittymättä. Sillikaloiden hedelmöitystasoon vaikuttavat koiraiden ja naaraiden ominaisuudet sekä vallitsevat ympäristöolosuhteet (Evans & Geffen 1998; Rosenthal ym. 1988; Laine & Rajasilta 1999; Bucholtz ym. 2013).

Hedelmöittyneet munat käyvät läpi yksilönkehityksen vaiheet ja kehittyvät silakanpoikasiksi. Mätimunat sisältävät ravintoaineet takaavat poikasen energiansaannin, mikä auttaa niitä varhaisessa yksilönkehityksessä (Blaxter & Hempel 1966; Laine & Rajasilta 1999). Suotuisissa ympäristöolosuhteissa hedelmöittyneestä munasta poikaseksi kehittyminen kestää noin 18 päivää (Peck ym. 2012). Poikaset kuoriutuvat ja käyttävät alkuun lähinnä planktonnäryisiä ravinnokseen (Arrhenius & Hansson 1993).

Resurssien puutteen vuoksi silakka voi jättää kutujakson väliin ja lisääntyä uudelleen vasta seuraavana vuonna (Bucholtz ym. 2013). Kevätkutuisilla silakoilla ovaarion kehitysvaihe saattaa heijastaa yksilön energiaresurssitilannetta syksyllä sukusolujen kypsymisen alkaessa. Mikäli resurssien saatavuus on ollut syksyllä heikkoa, saattaa silakka myös allokoida energiaresursseja kasvusta lisääntymiseen (Silva ym. 2013; Rajasilta ym. 2015). Kutuajankohta riippuu silakan sukurauhasten eli gonadien kypsymisestä, johon vaikuttavat sekä meriveden lämpötila että ravinnonsaanti (Möllmann ym. 2005; Arula ym. 2019). Lämpötilan nousu stimuloi kasvua, sillä se nostaa kalan perusmetabolian tasoa (Bernreuther ym. 2012). Erot sukurauhasten kypsymisajankohdassa aiheuttavat suurta yksilöiden välistä vaihtelua gonadien kehityksessä ja silakkapopulaation gonadivaiheissa (Arula ym. 2019). Näin ollen silakan käytössä olevilla resursseilla ja elinympäristöllä on konkreettisia vaikutuksia silakan yksilölliseen lisääntymispotentiaaliin ja kutujakson ajoittumiseen (Bucholtz ym. 2013).

1.2 Sillikalojen lisääntymismenestyksen mittaaminen

Merikaloilla, kuten Atlantin sillinaarilla, on havaittu selkeitä maternaalisia vaikutuksia lisääntymismenestykseen ja jälkeläisten selviytymiseen (Óskarsson & Taggart 2006; Huang ym. 2025). Naaraskalojen kunto vaikuttaa hedelmällisyyden säätelyyn; Óskarsson & Taggart (2006) tutkimuksessa naaraiden suuren pituuden ja painon havaittiin olevan yhteydessä suurempaan munien määrään. Huang ym. (2025) tutkimuksessa taas naaraiden suuren munapainon havaittiin olevan yhteydessä poikasten suurempaan kokoon ja parempaan selviytymiseen, mutta suoraa yhteyttä naaraan painon ja poikasten koon tai elossasäilyvyyden välillä ei havaittu. Atlantin silleillä yksilön huonoista ravintoresursseista tai muista stressitekijöistä johtuvan heikentyneen kunnan havaittiin voivan lisätä atreesian (munien resorption) esiintymistiheyttä (Van Damme ym. 2009). Silakkanaaraiden koon ja kunnan on tutkittu olevan yhteydessä naaraan tuottamien mätimunien kokoon ja laatuun niin, että suurikokoiset naaraat tuottavat kookkaita ja energiasisällöltään laadukkaita munia (Huang ym. 2022; Rajasilta ym. 2001; Rajasilta ym. 2021). Lisääntymismenestykseen vaikuttavat mekanismit ovat monimutkaisia. Naaraiden ominaisuuksien yhteys jälkeläisten ominaisuuksiin ja selviytymiseen on toiminnaltaan osin koiraiden osuutta selkeämpää (Geffen 1999).

Atlantin sillikoiraiden biometrisillä ominaisuuksilla, kunnolla ja siittiösolujen tiheydellä on aiempien tutkimusten perusteella havaittu vaikutuksia hedelmöitystasasteeseen ja lisääntymismenestykseen (Geffen 1999; Evans & Geffen 1998; Rosenthal ym. 1988). Sillikalojen lisääntymismenestystä on mahdollista arvioida yksilötasolla sukusolujen laadun, kuten määrän ja liikkuvuuden perusteella. Siittiösolujen määrän on havaittu kertovan siittiöiden hedelmöityskyvystä; Evansin ja Geffenin tutkimuksen (1998) mukaan Atlantin sillillä suuri siittiötiheys on yhteydessä hedelmöityksen onnistumiseen. Vastaava tulos saatiin Rosenthal ym. (1998) tutkimuksessa.

Liikkuvien siittiösolujen määrän ja tiheyden lisäksi olennaista on siittiöiden liikkuvuuden aktiivisuus ja kesto. Evansin ja Geffenin tutkimuksessa (1998) siittiöiden liikkuvuuden todettiin Atlantin sillillä vaikuttavan jälkeläisten kokoon. Jälkeläisten koko kasvoi suhteessa siittiöliikkuvuuden kasvuun. Kalanpoikasten suuren koon on todettu indikoivan jälkeläisen kykyä selviytyä paremmin, joten siittiöliikkuvuus voi vaikuttaa merkittävästi kalan jälkeläisten laatuun sekä populaation elinkykyyn (Evans & Geffen 1998; Cherr ym. 2008; Gronczewska ym. 2019).

Siittiösolujen ATP-tasojen on havaittu korreloivan solujen liikkuvuuden kanssa (Evans & Geffen 1998; Gronczewska ym. 2019). ATP-tasojen mittaaminen voi siis kertoa tarkemmin siittiösolujen kyvystä aktivoida liikettä ja pysyä liikkeessä. Siittiöiden liikettä aktivoivat initiaatiotekijät, SMIF:t (sperm motility initiation factor), sekä siittiöitä aktivoivat peptidit, HSAP:t (herring sperm activating peptides), ovat tärkeitä fysiologisia mahdollistajia sillikaloiden siittiösolujen liikkeen aktivoitumisessa (Griffin ym. 1996; Cherr ym. 2008). Yksittäiset siittiöt aktivoituvat maidissa vaiheittain mahdollistaen pidemmän aikaikkunan hedelmöitykselle, mutta tämän mekanismin toimintaperiaate on vielä osin epäselvä (Geffen 1999). Mikäli siittiösolujen aktivaatio estyy esimerkiksi liian korkean suolapitoisuuden seurauksena, hedelmöityksen todennäköisyys pienenee (Griffin ym. 1996; Cherr ym. 2008). Toisaalta myös liian alhainen suolapitoisuuden taso vähentää SMIF:en toimintaa ja täten siittiösolujen liikkuvuutta ja hedelmöityskykyä (Vines ym. 2001). Ympäristömuutoksilla sekä sillikoiraiden pienellä kokonais- ja gonadikoolla on havaittu olevan heikentäviä vaikutuksia siittiösolujen laatuun ja koiraan lisääntymismenestykseen (Evans & Geffen 1998; Geffen 1999, 2009).

Itämerellä silakkakoiraiden ominaisuuksien muutoksista lisääntymiskauden aikana on tutkimustietoa vain vähän. Rajasilta ym. (1997) tutkimuksen tulosten perusteella silakkayksilöiden siittiösolujen määrä oli suurempi kutujakson alku- kuin loppupuolella. Lisäksi siittiöiden mitokondriaalisissa rakenteissa havaittiin muutoksia kutujakson edetessä (Rajasilta ym. 1997), mikä vaikuttaa todennäköisesti siittiöiden kykyyn liikkua ja tuottaa energiaa (Gronczewska ym. 2019). Nämä erot viittaavat muutoksiin koiraiden lisääntymisominaisuuksissa ja lisääntymismenestyksessä kutujakson aikana.

Koiraiden kunto vaikuttaa yksilön lisääntymismenestykseen. Atlantin silleillä isokokoisten ja hyväkuntoisten koiraiden on todettu tuottavan enemmän elinkykyisiä siittiöitä (Geffen 1999; Evans & Geffen 1998). Kuntoa on mahdollista arvioida kalan biometriisiin ominaisuuksiin perustuen. Esimerkiksi kalan pituudesta ja painosta voidaan selvittää yksilökohtainen Fultonin kuntokerroin ja somaattinen kuntokerroin (som. K), jotka kertovat kalan yleiskunnosta. Kalan pituuden ja painon suhde kertoo kalan kunnan tilasta, sillä energiaa varastoituu lihaskudokseen (Bucholtz ym. 2013). Lisäksi gonadipainosta ja kalan kokopainosta laskettavalla gonadosomaattisella indeksillä (GSI) ja koko painosta ja maksan painosta laskettavalla hepatosomaattisella indeksillä (HSI) on mahdollista saada lisätietoa, arvioida kalan terveyden tilaa sekä kykyä panostaa lisääntymiseen. Lisääntymismenestykseen panostaminen näkyy energiaresurssien suuntaamisella gonadipainoon. Korkean GSI:n on tutkittu vaikuttavan

positiivisesti jälkeläisten kokoon (Evans & Geffen 1998). Mitä parempi kalan kokonaiskunto on, sitä enemmän kalalla on varaa suunnata resursseja lisääntymiseen. Kalan kuntoon vaikuttavat mm. ravinnonsaanti, ympäristön tila ja kilpailu resursseista (Möllmann ym. 2005; Bucholtz ym. 2013; Lloret-Lloret ym. 2022).

1.3 Ympäristötekijöiden vaikutukset silakan lisääntymismenestykseen

Silakan elinalue, Itämeri, on merialueena maapallon nuorin meri. Itämeren keskimääräinen suolapitoisuus on noin 7 ‰ ja keskilämpötila kesällä avomerellä vesipatsaan pintakerroksissa noin 15–20 °C (Leppäranta & Myrberg 2009). Saaristomerellä meriveden suolapitoisuus on noin 5,5–6,5 ‰ ja lämpötila nousee kesän edetessä noin 15–20 asteeseen. Pohjois-Itämeren suolapitoisuuden on havaittu laskeneen ja toisaalta taas keskilämpötilan nousseen viimeisen 60:n vuoden aikana, lämpötilan nousu etenkin viime vuosikymmeninä (Kankaanpää ym. 2023; Meier ym. 2022). Pohjoisella Itämerellä ympäristötekijöiden vaikutukset ovat merkittäviä meren matalan keskisyvyyden, veden hitaan vaihtuvuuden ja meren pinta-alaan nähden suhteellisesti suuren valuma-alueen vuoksi (Leppäranta & Myrberg 2009; Suikkanen ym. 2013). Näiden Itämerelle yleisestikin tyypillisten ominaisuuksien takia meri on erityisen altis muutoksille ympäristössä ja ilmastossa (Meier ym. 2022). Matalassa merivedessä lämpötila voi kohota etenkin lämpöaaltojen aikana merkittävästi (Leppäranta & Myrberg 2009). Lisäksi Itämerta ympäröivä laaja valuma-alue ja veden hidas vaihtuvuus yhdessä tekevät merialueesta erityisen alttiin rehevöitymiselle (Suikkanen ym. 2013). Vaikka silakan lisääntyminen on sopeutunut matalaan suolapitoisuuteen ja muuttuviin ympäristöoloihin, on ympäristötekijöillä silti merkittävä vaikutus silakan lisääntymiseen (Arula ym. 2015; Dodson ym. 2018; Lloret-Lloret ym. 2022).

Suolapitoisuuden lasku yhdessä muiden muuttuvien ympäristötekijöiden kanssa vaikuttaa merkittävästi silakan ravinnon, massiais- ja eläinplanktonyhteisöjen, lajistokoostumukseen sekä yleiseen tilaan (Suikkanen ym. 2013; Dam & Baumann 2017). Ennen tietyllä alueella esiintyneet massiais- ja eläinplanktonlajit eivät välttämättä kykene ympäristöolosuhteiden muuttuessa sopeutumaan uusiin vallitseviin olosuhteisiin (Viitasalo & Bonsdorff, 2022; Dam & Baumann 2017). Tällöin muutokset suolapitoisuudessa voivat vaikuttaa lajistoon fysiologisten mekanismien kautta, ja tietyt lajit saattavat kadota alueellisesti. Tällä on suora yhteys silakan ravinnon määrään sekä laatuun, ja tätä kautta silakan kasvuun ja käytössä oleviin resursseihin (Möllmann ym. 2005). Heikomman ravinnonsaannin myötä silakka saattaa suunnata rajalliset resurssinsa kasvun sijaan lisääntymisominaisuuksiinsa (Silva ym. 2013;

Rajasilta ym. 2015). Riittävä ravinnon lipidipitoisuus on silakalle tärkeää, sillä lipidit ovat lajin tärkeimpiä ravintoaineita. Tämän vuoksi ravinnon riittävyyden lisäksi tärkeää on ravinnon laatu (Livdāne ym. 2016; Rajasilta ym. 2015).

Meriveden suolapitoisuus vaikuttaa olennaisesti silakan homeostasiaan ja fysiologiseen tasapainoon (Poirier ym. 2017; Rajasilta ym. 2021). Vaikutukset ovat monimutkaisia, sillä ne kertautuvat kalan eliniän aikana eri kehitysvaiheissa. Silakan poikaset tarvitsevat kasvaakseen riittävän meriveden suolapitoisuuden tason, vaikka silakka pärjääkin silliä matalammassa suolapitoisuudessa (Andersson ym. 2023). Laskevalla suolapitoisuudella on haitallisia vaikutuksia silakoihin useassa kehitysvaiheessa (Hänninen ym. 2000b). Meriveden suolapitoisuuden laskun on todettu heikentävän silakan kasvua ja pienentävän silakan keskimääräistä kokoa (Rajasilta ym. 2015). Suolapitoisuus vaikuttaa myös merkittävästi sillikalojen lisääntymismenestykseen esimerkiksi siittiöaktivaation ja hedelmöityskyvyn kautta, kuten edellä mainitusti kuvattiin (Griffin ym. 1996; Vines ym. 2001; Cherr ym. 2008). Ilmiötä ei ole tarkemmin tutkittu silakkakoirailla, mutta suolapitoisuuden aiheuttamat vastaavat vaikutukset silakan siittiösolujen toimintaan ovat hyvin todennäköisiä. Lisäksi suolapitoisuus määrittää osaltaan silakan munien kuoriutumishetken ja vaikuttaa kalojen selviytymiseen poikasina ja aikuisina yksilöinä (Poirier ym. 2017).

Ympäristötekijöistä etenkin lämpötilalla on merkittävä vaikutus silakan lisääntymismenestykseen ja poikasten kehittymiseen esimerkiksi metabolisten ominaisuuksien, kasvun ja kuolleisuuden kautta (Arula ym. 2015; Dodson ym. 2018; Rajasilta ym. 2021). Meriveden korkean lämpötilan on todettu heikentävän silakan lisääntymismenestystä kuoriutumisvaiheessa ja varhaisessa yksilönkehityksessä (Polte ym. 2021; Mäkinen ym. 2023) sekä aiheuttavan siittiösolujen rakenteen rikkoutumista (Rajasilta ym. 1997). Liian korkea meriveden lämpötila saa siittiösolujen pintaproteiinien toiminnan heikentymään tai estää niiden toiminnan kokonaan, jolloin siittiöiden aktivaatio on mahdotonta (Polte ym. 2021; Rajasilta ym. 1997).

Monet ympäristön muutokset johtuvat ihmistoiminnasta ja ilmastonmuutoksesta (Leppäranta & Myrberg 2009; Andersson ym. 2023). Rehevöityminen on lukeutunut keskeisimpiin Itämeren tilaan vaikuttaviin ympäristöongelmiin 1960-luvulta alkaen. Rehevöityminen on ilmiönä kiinteästi yhteydessä Itämeren hydrologisiin ominaisuuksiin ja merta ympäröivään valuma-alueeseen (Hänninen ym. 2000a). Rehevöittävät päästöt heikentävät veden laatua ja vaikeuttavat mm. silakanmunien kiinnittymistä kutualustaansa (Kääriä ym. 1997).

Rajoittamalla ihmistoiminnasta aiheutuvia rehevöittäviä tekijöitä, kuten lietekuormien laskemista mereen ja maatalouden rehevöittäviä päästöjä, voidaan vaikuttaa olennaisesti silakkakantojen hyvinvointiin ja koko Itämeren ekosysteemin tilanteeseen (Kanstinger ym. 2016; Polte ym. 2021).

Airistolla kutevan silakkapopulaation katsotaan olevan osa Selkämeren silakkakantaa (Rajasilta ym. 2021). Tämä on silakkakannoista keskeisin kalastettava kanta Itämerellä. Pohjanlahden silakkakannan tilan on kannanarvioissa arvioitu olevan Suomenlahden silakkakannan tilaa parempi, vaikka Pohjanlahden silakkakannan biomassan onkin havaittu laskeneen 1990-luvulta lähtien (Möllmann ym. 2005; ICES 2025b, 2025c). Sekä Pohjanlahden että Suomenlahden silakkakantojen tilat ovat alle kestävän enimmäistuoton MSY-kynnysarvon (Maximum Sustainable Yield), ja Suomenlahden silakkakannan tila on arvioitu heikoksi (ICES 2025b, 2025c). Elinympäristön ominaisuudet ja paineet ovat erilaiset Selkämeren ja Suomenlahden silakkakantojen alueella. Selkämeren alueella esiintyy enemmän ravintoarvoiltaan laadukasta silakan pääravintoa, massiaisia ja *Limnocalanus macrurus* (Sars) hankajalkaisia (Rajasilta ym. 2014). Suomenlahdella taas laadukkaana ravinnon, kuten *Pseudocalanus acuspes* (Giesbrecht) hankajalkaisten määrä on ollut laskussa (Livdāne ym. 2016; Rönkkönen ym. 2004). Lisäksi Suomenlahdella lajien välinen kilpailu silakan ja mm. kilohailin välillä yhdessä muiden ravintoverkon muutosten kanssa aiheuttaa enemmän biotista painetta silakkakannan elinympäristössä kuin Selkämerellä (Lankov ym. 2010; Rönkkönen ym. 2004). Suomenlahdella rehevöityminen, pohjien hapettomuus ja kalastuspaine ovat vaikuttaneet silakkakannan tilaan negatiivisesti (Rahikainen ym. 2017; ICES 2025b).

Silakka on taloudellisesti merkittävä laji Itämeren alueen kalataloudelle (Roszczewski-Dodgson & Cirella 2024). Tämä vuoksi silakkakantamme ja sen hyvinvoinnin tilan muutosten vaikutukset ulottuvat biologisia vaikutuksia laajemmin myös talouden saralle ja muille yhteiskunnan sektoreille. Elinympäristön muutoksilla on konkreettisia vaikutuksia silakkakantojen lisääntymiskykyyn (Checkley ym. 2009; Arula ym. 2015; Dam & Baumann 2017). Elinvoimaisten silakkakantojen säilymisen kannalta on ensiarvoisen tärkeää tietää tarkemmin lisääntymismenestykseen vaikuttavista tekijöistä ja ympäristön muutoksien vaikutuksista kannan tilaan.

1.4 Tutkimuksen tavoitteet

Tutkimuksen tavoitteina ovat 1) selvittää lisääntymiskauden ja koiraiden koon, kuntokertoimen, heptosomaattisen indeksin, gonadosomaattisen indeksin, iän ja siittiösolutiheyden vaikutusta hedelmöitystasoon Airistolla, 2) selvittää kutujakson alussa miten eri silakkapopulaatioilla koiraiden koko, kuntokerroin, ikä ja siittiösolutiheys vaikuttavat hedelmöitystasoon, sekä 3) analysoida siittiösolujen liikkuvuutta tutkimusalueilla. Tutkielmassa tarkastellaan, miten koiraiden biometriset ominaisuudet ja siittiösolutiheys vaikuttavat hedelmöityksen onnistumiseen. Hypoteesina on, että koirasominaisuudet vaikuttavat merkitsevästi koiraan hedelmöityskykyyn; molemmilla populaatioalueilla oletetaan suurikokoisten, parempikuntoisten ja iäkkäiden koiraiden hedelmöitystason olevan korkeampi aiempaan tutkimustietoon pohjautuen (Rajasilta ym. 2021; Lowerre-Barbieri ym. 2017). Koiraiden hedelmöitystason oletetaan Rajasilta ym. (1997) tutkimuksen perusteella olevan korkeampi kutujakson alku- kuin loppupuolella Airistolla. Suomenlahdella vallitsevien ympäristöolosuhteiden perusteella oletetaan, että kutujakson alussa Airistolla hedelmöitystaso ja siittiösolujen liikkuvuus ovat suurempia kuin Suomenlahden silakoilla. Oletukset perustuvat ICES-raportteihin silakkakantojen tilasta (ICES 2025a, 2025b). Siittiösolutiheyden oletetaan myös vaikuttavan merkittävästi koiraiden hedelmöitystasoon siten, että suurempi siittiösolutiheys on yhteydessä korkeampaan hedelmöitystasoon. Lisäksi koiraiden koon, gonadipainon, GSI:n, siittiöiden tiheyden ja liikkuvuuden oletetaan olevan suurempia kutujakson alkupuolella loppuun verrattuna Airistolla (Rajasilta ym. 1997).

2 Aineisto ja menetelmät

Tutkielmassa käytetyt menetelmät pohjautuivat suurilta osin Rajasilta ym. (1997) toteuttamaan tutkimukseen silakkakoiraiden lisääntymismenestyksestä pohjoisella Itämerellä. Tutkielmassa käytetyt silakat pyydystettiin kahdelta eri silakan populaatioalueelta, Saaristomeren Airistolta ja Suomenlahdelta. Airiston tutkimusalueella otettiin vertailuun kaksi aikapistettä: silakan kutujakson alku- ja loppupuoli, jotta kutujakson mittaan mahdollisesti ilmenevä ajalliset erot voitiin ottaa huomioon. Lisäksi vertasin tutkielmassa Saaristomeren ja Suomenlahden koirasyksilöitä ja niiden lisääntymismenestystä toisiinsa kutujakson alussa. Toteutin tutkielman kenttätyöt Turun yliopiston Silakkaprojektin projektiryhmän avustuksella.

2.1 Tutkimusalueet

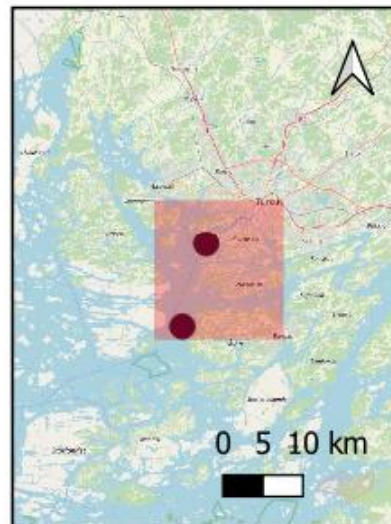
Airiston tutkimusalue edustaa Saaristomeren alueen Selkämerelle vaeltavaa silakkakantaa, kun taas Helsingin edustan tutkimusalue edustaa Suomenlahden silakkakantaa. Näihin silakkakantoihin vaikuttavien ympäristöpaineiden ja trendien tiedetään olevaan keskenään erilaiset. Airiston merialueella, Turun ja Paraisten edustalla, on harjoitettu rysäkalastamista monen vuosikymmenen ajan, ja silakan kutupaikat tunnetaan alueella hyvin. Airistolla näytteenottoaikat perustuivat tunnetuilla kutupaikoilla sijaitseviin tutkimusrysiin. Helsingin merialueen kalastuspaikka, Lauttasaaren silta, on paikallisten suosima litkauskohde, josta koekalojen saanti oli todennäköistä. Tämän ja alueen edustavuuden vuoksi valitsin Lauttasaaren sillan näytteenottoaikaikaksi.

Tutkielman koekalojen näytteenotto ajoittui silakan kutujakson mukaisesti aikavälille 28.4. – 3.6.2025. Airiston näytteenottoaikoja oli kaksi: Viittakari $60^{\circ}24'13.6''N$ $22^{\circ}07'45.6''E$ ja Grangrundet: $60^{\circ}18'40.2''N$ $22^{\circ}04'32.6''E$ (Kuva 1). Nämä tutkimusalueet vastaavat kutujakson alku- ja loppupuolta; Grangrundet Saaristomeren silakkapopulaatiota kutujakson alussa 12.5.2025 ja Viittakari kutujakson lopussa 3.6.2025. Suomenlahden silakkapopulaatiota kutujakson alussa edustavan näytteenottoaikan sijainti oli Lauttasaaren silta $60^{\circ}09'58.2''N$ $24^{\circ}53'41.9''E$ (Kuva 2), josta näytteet kerättiin 28.4.2025.



Taustakartta:
OpenStreetMap

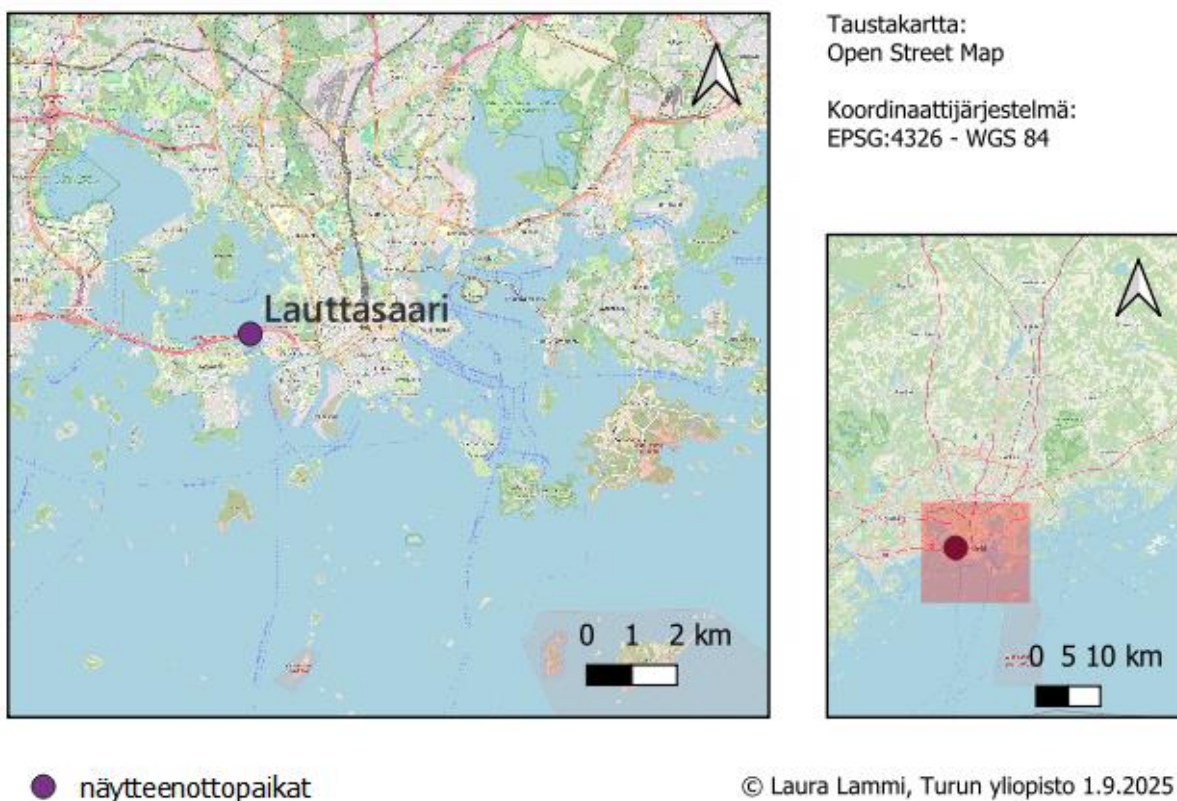
Koordinaattijärjestelmä:
EPSG:4326 - WGS 84



● näytteenottopaikat

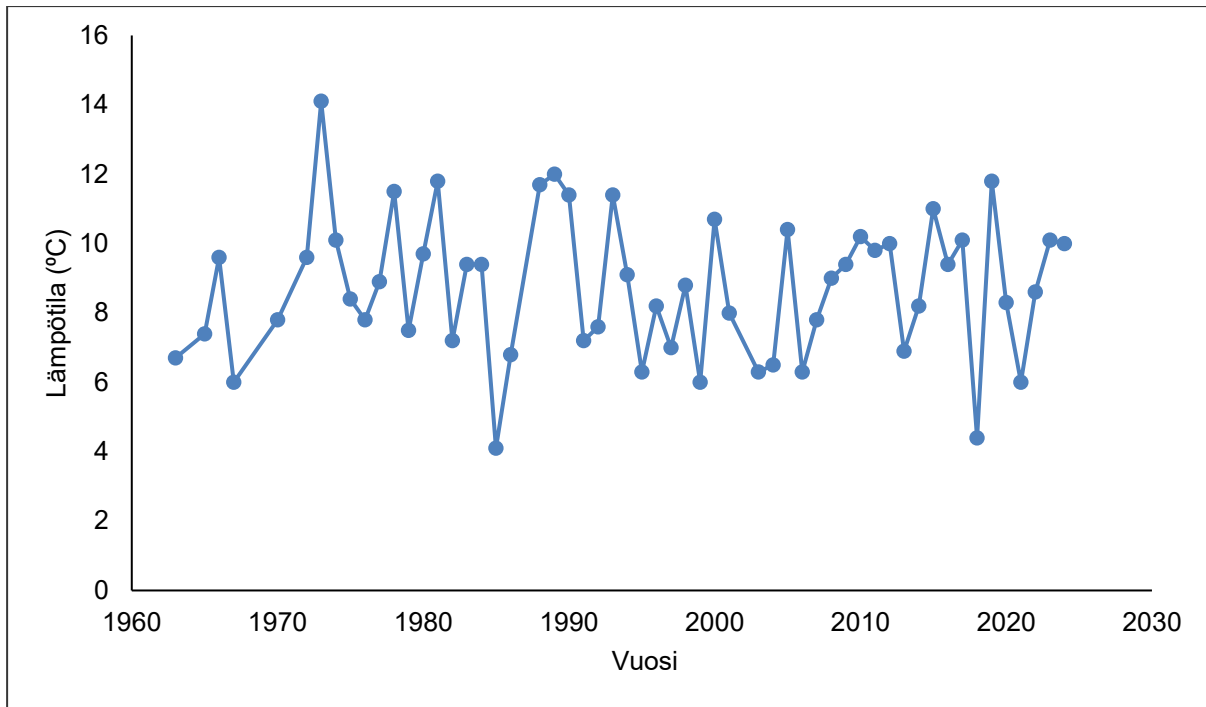
© Laura Lammi, Turun Yliopisto 1.9.2025

Kuva 1. Näytteenottoaikkojen sijainti Årstadilla. Näytteenottoaikat on merkitty violetinvärisillä pisteillä. Pohjoisempi näytteenottoaikko on Viittakarilla ja eteläisempi Grangrundetin tutkimusyksyt.

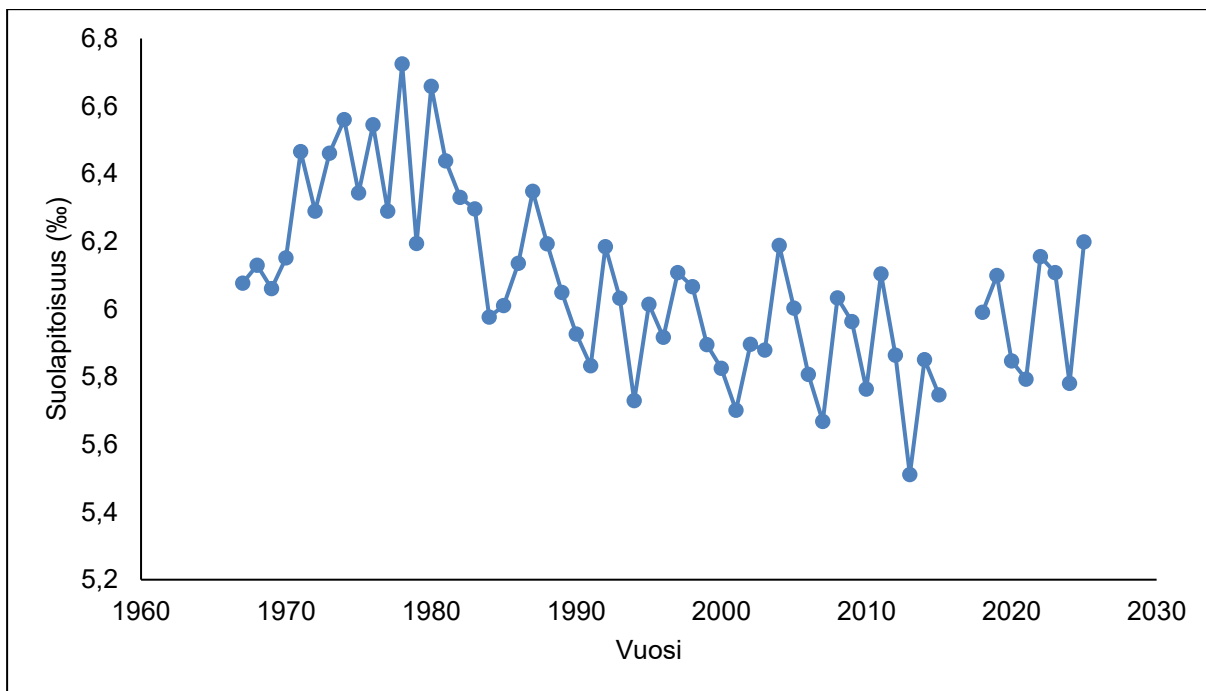


Kuva 2. Näytteenottoaikan sijainti Helsingissä. Lauttasaaren näytteenottoaikka on merkitty karttaan violetinvärisellä pisteellä.

Silakoiden pyydystämisen yhteydessä mitattiin pintaveden lämpötila ja suolapitoisuus YSI Pro Quatro-mittarilla. Lauttasaarella 28.4.2025 meriveden lämpötila oli näytteenottohetkellä 7,9 °C ja suolapitoisuus 5,40 ‰. Airistolla 12.5.2025 meriveden lämpötila oli näytteenottohetkellä 7,3 °C ja suolapitoisuus 6,14 ‰. Myöhemmin 3.6.2025 Airistolla meriveden lämpötila oli 13,1 °C ja suolapitoisuus 6,11 ‰. Havainnollistaakseni lämpötilan ja suolapitoisuuden vuosittaista vaihtelua Airistolla toteutin tiedonhaun Suomen ympäristökeskuksen Hertta-tietokantaan ja Turun yliopiston Saaristomeren tutkimuslaitoksen seuranta-aineistoihin. Tiedonhaun pohjalta havainnollistin lämpötilan ja suolapitoisuuden vuosittaista vaihtelua kuvaajissa (Kuva 3–4).



Kuva 3. Lämpötilan (°C) vaihtelu Airstolla vuosina 1963–2024. Lämpötila on mitattu 8–10 m:n syvyydessä touko-kesäkuun vaihteessa. (Lähdeaineisto: Suomen ympäristökeskus (Syke), Herta-tietokanta).



Kuva 4. Suolapitoisuuden (‰) vaihtelu Airstolla vuosina 1963–2025. Suolapitoisuus on mitattu 0–20 m:n syvyyden keskiarvona touko-kesäkuun vaihteessa. Aukko kuvaajassa johtuu puuttuvista arvoista vuosilta 2016–2017. (Lähdeaineisto: Päiväluodon intensiiviasema, Saaristomeren tutkimuslaitos, Turun yliopisto).

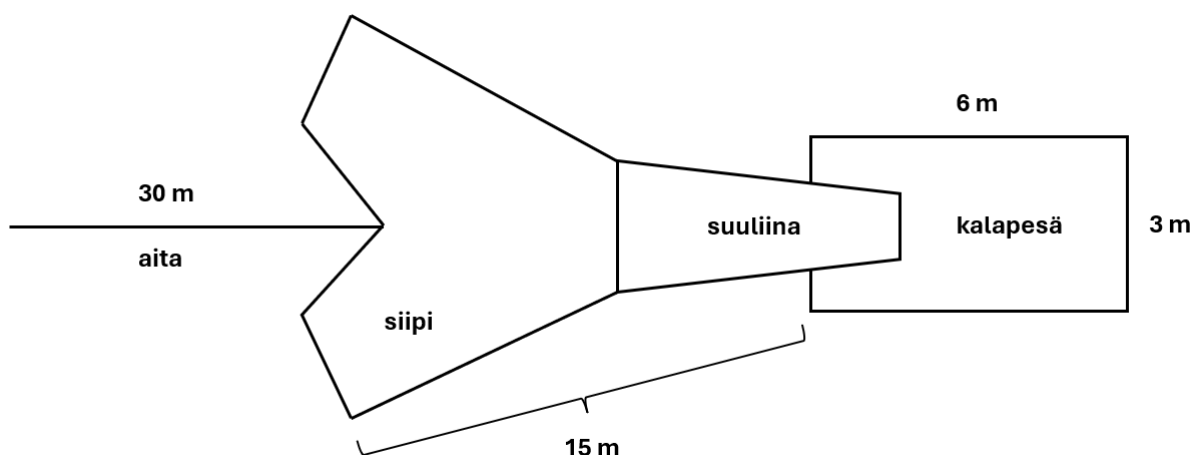
2.2 Silakoiden pyydystäminen

Otoskooksi kustakin näytteenotto paikasta kerättiin 15 kutukypsää silakkakoirasta ja kolme kutukypsää naarasta. Ylimääräiset silakkayksilöt vapautettiin takaisin mereen. Silakkanäytteet kerättiin kahdella eri silakoiden pyydystämiseen sopivalla kalastusmenetelmällä. Airistolla näytteet kalastettiin silakan pyyntiin suunnitelluilla tutkimusrysyillä (Kuva 5). Tutkimusrysiien käyttöön tarvittavat rysäkalastusluvut olivat voimassa tutkimuksen aikana. Luvan Silakkaprojektin tutkimuskalastukseen Viittakarinn edustalla myönsi Turun kaupungin ympäristötoimiala. Yksityisomisteisen Grangrundetin saaren edustan rysäkalastukseen luvan myönsi saaren omistaja. Saaristomeren tutkimuslaitoksen Silakkaprojekti kustansi Suomessa lailliseen kalastamiseen vaaditut kalastonhoitomaksut.

Tutkimusrysät vastaavat ammattikalastuksessa käytettyjä silakkarysiä, mutta ovat kooltaan noin kolmasosan ammattiryisien koosta (Hänninen & Sahlstén 2021). Rysästä rantaan sidottu aita ohjaa silakkaparvet kohti rysän siipiä, joista kalat ohjautuvat suuliinan kautta kalapesään (Kuva 6). Rysiä koettiin silakan kutujakson aikana vähintään kahdesti viikossa. Tutkimusrysillem kulkeminen tapahtui pienmoottoriveneellä. Näytteenotto paikalla rysän pesä nostettiin ylös vedestä siirtäen kalansaalis rysän päättyyn, josta saalis kerättiin haavilla ämpäreihin. Tämän jälkeen ämpäreistä eroteltiin kutukypsät yksilöt suureen merivedellä täytettyyn muovilaatikkoon silakoiden hapensaannin varmistamiseksi. Ylimääräiset kalat vapautettiin takaisin mereen.



Kuva 5. Tutkimusrysä Viittakarinn edustalla. Kuva: Laura Lammi.



Kuva 6. Kaavakuva tutkimusrysästä yläpuolelta kuvattuna. Kuva: Laura Lammi.

Helsingin alueella silakkanäytteet pyydystettiin litkaamalla (Kuva 7). Litkoissa ei käytetty syöttejä. Kalastetut silakat irrotettiin koukuista ja eroteltiin valuviin koiraisiin ja naaraisiin hedelmöityskokeita ja maitimittauksia varten. Silakat eroteltiin saaveihin puristamalla kevyesti kalan vatsaa ja katsomalla valuuko kala maitia tai mätiä. Ei-valuvat yksilöt vapautettiin takaisin mereen. Saavien vettä vaihdettiin silakoiden hapensaannin takaamiseksi aina tarvittaessa. Lisäksi käytössä oli ilmastin.



Kuva 7. Silakan litkaamista Lauttasaaren sillalla Helsingissä. Kuva: Mikko Kaasinen.

2.3 Hedelmöityskokeet

Tutkin silakkakoiraiden ominaisuuksien (koiraiden koon, kunnon, heptosomaattisen indeksin gonadosomaattisen indeksin, iän ja siittiösolutiheyden) ja lisääntymiskauden vaiheen vaikutusta hedelmöitystasasteeseen hedelmöityskokeilla. Tutkielmassa tehtiin kolme hedelmöityskoetta: kutujakson alussa Suomenlahden populaatiolla sekä kutujakson alussa ja lopussa Airistolla. Vertasin tutkielmassa hedelmöitystasastetta kutujakson alussa Suomenlahden ja Saaristomeren populaatioilla. Lisäksi vertasin kutujakson ajankohdan vaikutusta hedelmöitystasasteeseen Airistolla. Hedelmöityskokeissa määritettiin onnistuneesti hedelmöityneiden munien osuus kaikista otoksen mätimunista, jolloin saatiin koiraskohtainen hedelmöitystasaste (%). Menetelmä perustui aiempiin silakalla toteutettuihin hedelmöityskokeisiin (Laine & Rajasilta 1999; Mäkinen ym. 2023).

Hedelmöityskokeet toteutettiin välittömästi riittävän kalamäärän kalastamisen jälkeen. Kussakin hedelmöityskokeessa käytettiin koekaloina 15:a koirasta ja kolmea naarasta, jotka lopetettiin ennen kokeiden aloittamista kohdistamalla kova isku päähän. Kokeiden toteuttamista varten valmisteltiin viisitoista muovista hedelmöitystasastia, joissa oli kolme objektilasia kunkin astian pohjalla vieretysten eli kolme toistoa jokaista koekoirasta kohden (Kuva 8). Hedelmöitystasastioiden pohjalle laitettiin merivettä tutkimusalueelta niin, että objektilasit peittyivät vedenpinnan alle. Ennen hedelmöityskokeita keräsin koekoiraista maitinäytteet Eppendorf-putkiin siittiömäärityksiä varten. Vastaavasti keräsin koenaaraista munanäytteet, joista mittasin myöhemmin munapainot.

Valuvista naaraista valittiin satunnaisesti kolme yksilöä, joiden mätimunia lypsettiin hedelmöitystasastioiden objektilaseille juoviksi. Ensimmäisestä naaraasta lypsettiin mätimunia viiden ensimmäisen hedelmöitystasastian objektilaseille (hedelmöitystasiat 1–5). Toista naarasta käytettiin viiden seuraavan hedelmöitystasastian objektilaseihin (hedelmöitystasiat 6–10). Kolmatta naarasta käytettiin viiden viimeisen hedelmöitystasastian objektilaseihin (hedelmöitystasiat 11–15). Kokeessa käytettiin kolmea eri naarasta riittävän mätimunamäärän saavuttamiseksi, sillä saman naaraan mätimunat eivät olisi riittäneet kaikkiin koestioihin. Mätimunien asettamisen jälkeen hedelmöitystasioihin lypsettiin koiraiden maitia. Kussakin hedelmöitystasastiassa käytettiin eri koirasta. Maiti sekoitettiin kevyesti merivedeen puutikun avulla. Objektilasit peitettiin merivedestä märällä käsipaperilla kuljetuksen ajaksi. Tämän jälkeen astiat suljettiin kannella ja kuljetettiin yliopiston laboratorioon hedelmöitystasasteiden määrittämistä varten. Hedelmöityskokeiden käynnistämisen ajankohta merkittiin muistiin, jotta

hedelmöityskokeiden ajallinen kesto saatiin vakioitua. Kesto hedelmöityksestä mätimunien laskemiseen oli noin yhdeksän tuntia.

Hedelmöityssasteet laskettiin kaikista toistoista, jolloin laskettavia objektilaseja oli kokonaisuudessaan 45 ja otoskoko 15 koirasta kutakin hedelmöityskoetta kohden. Laskin saman koiraan kolmen toiston hedelmöityssasteista keskiarvon, joka määritteli kunkin koiraan keskimääräisen hedelmöityssasteen. Hedelmöityssasteet määritettiin laskemalla ensin munien kokonaismäärä objektilasilta Zeiss Stemi 305-mikroskoopin 40x-suurennoksella. Silakoiden alkiokehityksen vaihe määritettiin Klinkhardtin (1984) julkaisun perusteella. Tämän jälkeen laskettiin kuolleiksi määritettävät harmaat, läpikuultamattomat munat, joissa alkiokehitys ei ollut alkanut. Laskin hedelmöityssasteen (%) jakamalla onnistuneesti hedelmöityneiden munien määrän munien kokonaismäärällä ja kertomalla tämän osamäärän 100:lla.



Kuva 8. Hedelmöityssastiat ja silakan lypsämistä. Kuva: Tuuli Gustafsson.

2.4 Siittiömääritykset

2.4.1 Maitinäytteiden kerääminen ja menetelmän soveltuvuuden arviointi

Tutkin maidin ominaisuuksia ja siittiösolutiheyden vaikutusta hedelmöitykseen seuraavin menetelmin: silakan kutujakson alussa 8.5.2025 toteutettiin menetelmien optimoimiseksi koemäärityksiä muutamasta rysällä kalastetusta valuvasta silakasta. Menetelmien

soveltuvuuden arvioinnin yhteydessä varmistettiin mikroskooppikameran ja kuvausohjelmiston toimivuus tutkielman tarkoituksiin. Lisäksi varmistettiin maidin sopiva laimennossuhde.

Maitinäytteiden kerääminen Eppendorf-putkiin toteutettiin ennen hedelmöityskokeita, jotta maidin näytekoko olisi riittävä siittiömäärityksiä varten. Maitinäytteet kerättiin samoista koekaloista, joita käytettiin hedelmöityskokeissa, eli otoskoko oli 15 jokaisesta kutupopulaatiosta ja kutuajankohdasta. Kutukypsistä koiraista kerättiin kahdenlaisia maitinäytteitä osana menetelmätestausta: (1) koirasta lypsettiin 2 ml maitia Eppendorf-putkeen ja näyte säilöttiin kuljetuksen ajaksi nestetyyppeen ja laboratoriossa $-80\text{ }^{\circ}\text{C}$ pakastimeen. Myöhemmin pyrin uudelleenaktivoimaan maidin laboratoriossa huoneenlämmössä lämmittämällä ja lisäämällä tutkimusalueen merivettä liuokseen. Maitilaimennoksesta laskin siittiösolujen tiheyden. (2) Lypsettiin 2 ml maitia Eppendorf-putkeen ja säilytettiin siittiösolut viilentämättöminä kuljetuksen ajan. Myöhemmin mittasin vastaavasti laimennetuista näytteistä siittiösolujen tiheyden ja liikkuvuuden. Menetelmätestauksen aikana havaittiin, ettei maidin uudelleenaktivointi onnistunut eikä liikkuvuuden mittaaminen ollut tällöin mahdollista Suomenlahden koirilla. Liikkuvuuksien mittaaminen oli mahdollista ainoastaan tuoreella maidilla, sillä pakastetun maidin siittiösoluja ei enää saatu liikkuviksi.

2.4.2 Liikkuvuusanalyysit

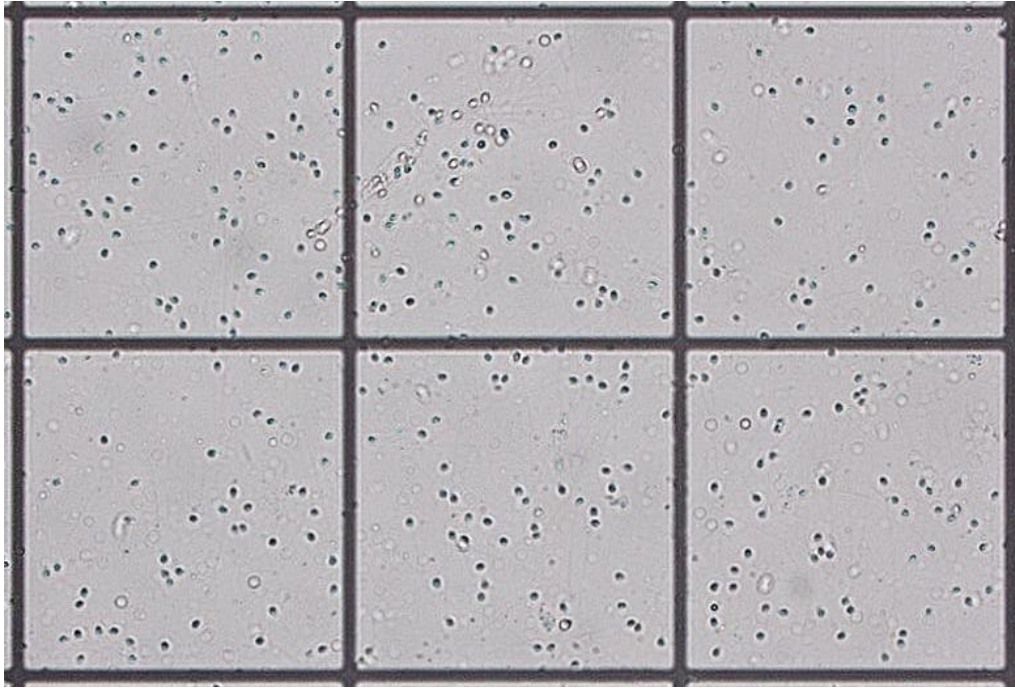
Analysoin tutkielmassa silakkakoiraiden siittiöiden liikkuvuutta OpenCASA-ohjelmistoa testaamalla ja silmä määrällä arvioinnilla. Tutkin siittiöiden liikkuvuutta Airiston koiraiden tuoreesta maidista Maklerin kyvetillä ja mikroskooppikuvantamisella. Suomenlahden koirilla en mitannut siittiöiden liikkuvuutta maidin uudelleenaktivoinnin estyttyä. Maidin laimentamiseksi pipetoin ensin $990\text{ }\mu\text{l}$ tutkimusalueelta kerättyä merivettä Eppendorf-putkeen. Tämän jälkeen lisäsin putkeen $10\text{ }\mu\text{l}$ maitia, joka oli lypsetty koiraan gonadeista ja pipetoitu suoraan kalan pinnalta. Tämän jälkeen suljin Eppendorf-putken ja sekoitin maidin meriveteen varovaisesti kädellä putkea käännellen. Pipetoin maitilaimennosta tämän jälkeen $1\text{ }\mu\text{l}$:n Maklerin kyvetille. Siittiösolujen aktivoitumiseksi kyvetin päälle laskettava objektilasi kasteltiin naaraan munanesteessä pitämällä sitä muutaman minuutin ajan naarassilakan gonadien pinnalla. Ennen kyvetille asettamista munanesteessä kasteltu objektilasi puhdistettiin mätimunista. Tämän jälkeen objektilasi siirrettiin kyvetin maititipan päälle varovaisesti. Tarkensin Olympus IX53 käänteisvalomikroskoopin $400\times$ -suurenoksella Maklerin kyvetissä olevan kuuden ruudun suuruisen alueen näkyviin ja käynnistin SC50-mikroskooppikameran

CellSens Entry -videontallennustoiminnon. Nauhoitin siittiöiden liikkuvuutta viiden minuutin ajan.

Analysoin siittiösolujen liikkuvuutta määrittämällä aktiivisten solujen määrän 400x suurennoksella vakioidun mittausajan (10 s). Luokittelin siittiösolut ei-liikkuviksi, värähteleviksi (VM, vibrating movement) ja täysin liikkuviksi (FM, fully motile) (Aas ym. 1991; Geffen 1999). Testasin siittiösolujen liikkuvuuden analysointiin OpenCASA-tietokoneohjelmaa (Alqu zar-Baeta ym. 2019). Analysointiohjelman analyysij  ei kuitenkaan onnistuttu tutkimuksen videoaineistolla toistamaan, joten toteutin siitti solujen liikkuvuuden analysoinnin lopulta silm m  r isesti arvioimalla. Tarkastelussa arvioin ei-liikkuvien, v r htelevien ja t ysin liikkuvien solujen suhteellista osuutta ja solujen yleist  liikehdint . Tarkastelin liikkuvuutta vakioidusta videon kohdasta, jotta siitti solut olivat ehtineet aktivoitua kaikissa n ytteiss  vastaavan ajan. Taulukoin tulokset mahdollisten kutuajankohtien, kutupopulaatioiden ja yksil iden v listen erojen tarkastelemiseksi.

2.4.3 Siitti tiheyksien m ritt minen

Toteutin siitti solujen tiheysmittaukset sek  Airiston molemmista kutujakson ajankohdista (12.5. ja 3.6.2025) ett  Suomenlahden populaatiosta (28.4.2025). Valokuvasin mikroskooppikameralla Airiston tiheysmittaukset samoista n ytteist  ja laimennoksista kuin liikkuvuusmittauksetkin. Suomenlahden aineistolla toistin samat valmisteluun ja laimentamiseen liittyv  ty vaiheet kuin liikkuvuustesteiss . Otin kuvan mikroskooppikameralla kuuden ruudun alueelle tarkennetusta n kym st . Kuvista m ritin siitti tiheydet laskemalla kunkin ruudun alueella esiintyv t siitti solut (Kuva 9). Siitti solutiheyteen laskin mukaan vain selke rajaiset ja selkein  erottuvat solut. Ruutujen siitti solujen tiheyksien m ritt misen j lkeen laskin jokaisen koiraan siitti tiheyden keskiarvona n ist  kuudesta ruudusta. Suhteutin lasketut solut ruudun pinta-alaan ja sain tulokseksi siitti tiheyden millilitraa kohden (siitti solu/ml).



Kuva 9. Mikroskooppikuva silakan siittiösolujen tiheydestä Maklerin kyvetissä. Yhden ruudun koko on 0.1 mm x 0.1 mm eli 0.01 mm², suurennos 400X. Kuva: Laura Lammi.

2.5 Silakoiden biometriset ominaisuudet

Koirasominaisuuksien ja hedelmöitystason välisen yhteyden tutkimiseksi koekaloista mitattiin seuraavat biometriset ominaisuudet: kalojen pituus (cm), paino (g), ikä (v), gonadien kehitysvaihe (1–8), gonadipaino (g) ja maksapaino (g). Selvitin laskennallisesti kalojen ominaisuuksista Fultonin kuntokertoimen ($K = (100 \cdot \text{kalan kokonaispaino} / \text{pituus}^3)$), somaattisen kuntokertoimen (som. $K = (100 \cdot (\text{kalan kokonaispaino} - \text{gonadipaino}) / \text{pituus}^3)$), gonadosomaattisen indeksin ($GSI = 100 \cdot (\text{gonadipaino} / \text{kalan kokonaispaino})$) ja hepatosomaattisen indeksin ($HSI = 100 \cdot (\text{maksapaino} / \text{kalan kokonaispaino})$).

Koekalat säilöttiin ennen käsittelyä joko pakastimeen tai kylmiöön. Pakastetut silakat sulatettiin vesihautteessa ennen käsittelyä. Koekalat käsiteltiin Turun yliopiston Saaristomeren tutkimuslaitoksen laboratoriossa. Ensin kalan pituus mitattiin 0,1 cm:n tarkkuudella BLIND-kalamittalevyllä. Tämän jälkeen kalan paino punnittiin yläkuppivaa'alla 0,1 g:n tarkkuudella. Sitten kalan vatsaontelo avattiin saksilla virtsaputken suulta kiduskaarten alle saakka silakan sukupuolirauhasten eli gonadien dissektoimiseksi. Gonadit erotettiin pinseteillä vatsaontelosta ja punnittiin niiden paino 0,01 g:n tarkkuudella. Gonadeista määritettiin kalan kypsyyssaste Kestenevin asteikon (Bagenal & Braum 1971) mukaisesti: 1 = juveniili; ei sukukypsä (nuori kala, sukupuoli ei määritettävissä) 2 = kehittyvä varhaisvaihe (gonadit rihmamaiset, sukupuoli ei määritettävissä paljain silmin); 3 = kehittyvä (gonadien koko kasvanut, sukupuoli

määritettävissä); 4 = kutukypsiä, mutta ei vielä kuteva (gonadit täysikokoiset, mutta rakenne vielä kiinteä; verisuonitus selvästi näkyvässä); 5 = kuteva (gonadit täysikokoiset, rakenne pehmeä, verisuonitus heikosti näkyvä tai hävinnyt); 6 = kuteva (mätä ja maiti kauttaaltaan valuvaa, mutta gonadi vielä ehjä), 7 = kuteva (gonadit osittain tai lähes kokonaan tyhjentyneet), 8 = gonadit tyhjä (naarailla mahdollisesti joitakin mätijyväsia jäljellä). Kutukypset silakat ovat asteikon mukaisesti 5-kehitysvaiheen kaloja ja valuvat kokeessa käytetyt silakat 6-kehitysvaiheen kaloja. Gonadien ulkomuotoa ja rakennetta tarkastelemalla määritettiin kalan sukupuoli. Kaloista tarkasteltiin mahdolliset sukurauhasten morfologiset poikkeamat gonadien dissektoinnin yhteydessä. Gonadien lisäksi vatsaontelosta erotettiin kalan maksa, joka punnittiin 0,01 g:n tarkkuudella. Koekalojen gonadit ja ruhot käärittiin folioon säilytykseen pakastimeen.

Hedelmöityskokeessa käytetyistä naaraista mitattiin biometriset ominaisuudet ja munapaino. Näiden tietojen avulla poissuljin yleisimpien poikkeavuuksien mahdollisuuden tutkimuksen naarailla. Lypsin munanäytteet naarassilakoista Eppendorf-putkiin ja säilöin -80 °C pakastimeen. Sulatin pakastimessa säilötyt näytteet nostamalla näyteputket huoneenlämpöön. Tämän jälkeen laskin näyteputkista mikroskoopilla erotellen 100 yksittäistä mätimunaa punnitulle folioalustalle naaraan munakoon määrittämiseksi. Määritin kunkin hedelmöityskokeessa käytetyn naaraan munakoon punnitsemalla munien yhteispainon ja laskemalla yksittäisen munan painon jakamalla kokonaispainon munamäärällä.

Silakoista preparoitiin pinseteillä kuuloluut eli otoliitit kuoppalevyille iänmäärittystä varten. Silakoiden iänmäärittys tehtiin Peltonen ym. (2002) julkaisun menetelmin laskemalla kalan ikä kasvukausien muodostamista tummista renkaista. Otoliittien käsittely toteutettiin yhteistyössä Ruotsin maatalousyliopiston rannikkolaboratorion (Sveriges Lantbruksuniversitet, SLU Kustlaboratoriet) kanssa Ruotsin Öregrundissa.

2.6 Aineistojen analysointi ja tilastolliset menetelmät

Käytin tutkielman aineiston tilastolliseen analysointiin RStudiota (versio 4.2.2; R Core Team 2024). Ympäristön ominaisuuksia käsittelevien tietojen visualisointiin käytin Microsoft Excel-ohjelmistoa.

Populaatioiden väliset erot Suomenlahdella ja Airistolla sekä kutujakson alku- ja loppupuolen väliset erot Airistolla koirasominaisuuksissa testasin pareittain ei-parametrisella, Wilcoxonin järjestyssummatestillä (Mann-Whitney U-testi). Shapiro-Wilkin ryhmittäisten

normaalisuustestien perusteella totesin koirasominaisuudet ei-parametrisesti jakautuneiksi. Tein ominaisuuksille Kruskal-Wallis testit R-ohjelmiston `kruskal.test`-funktiolla, jonka jälkeen tein varsinaiset Wilcoxonin testit. Testaamiseen käytin R-ohjelmiston `pairwise.wilcox.test`-funktiota. Kyseisen testin valintaa selittävät vasteiden jakaumat, jotka eivät täyttäneet normaalisuusvaatimusta ja parametrisen testin oletuksia. P-arvojen korjaamiseen käytin Holm-Bonferroni-menetelmää.

OpenCASA-ohjelmiston haasteiden vuoksi silmämääräisesti arvioidut erot siittiöiden liikkuvuuksien suhteellisissa osuuksissa analysoin ei-parametrinella permutaatiopohjaisella monimuuttujamenetelmällä, PERMANOVA:lla. Analyysissä käytin Bray-Curtis-menetelmää ja 999:ä permutaatiota. Vastemuuttujana oli kolmiluokkainen siittiösolun liikkuvuusaste (ei-liikkuvat, värähtelevät ja täysin liikkuvat siittiösolut) ja selittävänä tekijänä kutujakson ajankohta (kutujakson alku tai loppu). Toteutin analyysin vegan-paketin `adonis2`-funktiolla (Oksanen ym. 2022). Analyysin tulokset visualisoin RStudio `ggplot2`-paketilla (Wickham 2016). Pareittain vertailut siittiöiden kolmelle eri liikkuvuusasteelle kutujakson ajankohtien välillä toteutin Wilcoxonin testillä.

Koiraiden hedelmöitystason, biometristen ominaisuuksien ja populaatioalueen välisten yhteyksien analysoimiseksi Airiston ja Suomenlahden populaatioiden välillä sekä kutujakson alku- ja loppupuolella Airistolla rakensin yleistetyn lineaarisen sekamallin (GLMM) Beta-regressiolla ja logaritmisella linkkifunktiolla. Lineaarisen sekamallin sovituksessa käytin `glmmTMB`-pakettia (Brooks ym. 2017). Muut analyysit ja työvaiheet toteutin paketeilla `lme4` (Bates ym. 2015) ja `MuMIn` (Bartoń 2023). Mallin oletuksia ja sovitusta arvioin DHARMA-paketin (Hartig ym. 2022) ja `performance`-paketin (Lüdtke ym. 2021) avulla. Mallin vastemuuttuja, hedelmöitystaso, ei ollut Shapiro-Wilk-normaalisuustestin perusteella normaalijakautunut. Hedelmöitystaso on hedelmöittyneiden solujen osuus kaikista soluista, joten sen analysoimiseksi valitsin osuuksille sopivan beta-jakauman. Ennen mallinnusta prosenttiarvona laskemani hedelmöitystason muunsin mallille sopivaksi jatkuvaksi vasteeksi asteikolle 0–1. Selittäviksi tekijöiksi malliin valitsin koiraan painon, iän, somaattisen kuntokertoimen, gonadosomaattisen indeksin, heptosomaattisen indeksin, siittiösolutiheyden ja silakkapopulaation. Koiraan pituus korreloi voimakkaasti yksilön painon kanssa (Pearsonin korrelaatiotesti, $r = 0,95$, $t = 19,14$, $df = 43$, $p < 0,001$), joten jätin pituuden pois mallista kollineaarisuusongelman välttämiseksi (Dormann ym. 2013). Säilytin naaraan tunnusteen malliin satunnaistekijänä riippuvuusrakenteen huomioimiseksi. Tein mallin ryhmien välille vertailut pareittain `emmeans`-paketin `emmeans`-funktiolla (Lenth ym. 2023). Tulokset

visualisoin tidyverse-paketin ggplot2-funktiolla, ja selittävien tekijöiden sekä koko mallin merkitsevyyttä testasin car-paketin anova-funktiolla (Fox & Weisberg 2019). Testasin koko mallin merkitsevyyttä vertaamalla mallia nollamalliin todennäköisyssuhdetestillä (eng. likelihood ratio).

R-koodien muotoilemiseen käytin apuna ChatGPT-tekoälytyökalua (OpenAI, ChatGPT 5.3). Koodien rakentamisen, tilastojen analysoimisen ja analyysien tulosten tulkitsemisen olen toteuttanut itsenäisesti.

3 Tulokset

3.1 Koiraiden biometriset ominaisuudet

Airistolla kutujakson alussa koirasominaisuuksista koiraiden paino ($W = 189$, $p = 0,002$), gonadipaino ($W = 190$, $p < 0,001$) ja gonadosomaattinen indeksi (GSI) ($W = 189$, $p < 0,001$) olivat merkitsevästi suurempia kuin Airiston kutujakson lopun silakoilla Kruskall-Wallis ja Wilcoxonin testien perusteella (Taulukko 1; Liite 1). Koiraiden hepatosomaattinen indeksi (HSI) taas oli erittäin merkitsevästi pienempi Airistolla kutujakson alussa kutujakson loppuun verrattuna ($W = 1$, $p < 0,001$). Koiraiden pituus, ikä ja somaattinen kuntokerroin (som. K) eivät eronneet merkitsevästi kutujakson alun ja lopun välillä Airistolla.

Suomenlahden silakkapopulaation koiraiden HSI oli erittäin merkitsevästi suurempi kuin Airiston silakkapopulaatiolla kutujakson alussa ($W = 21$, $p < 0,001$). Merkitseviä eroja koiraiden pituuden, painon, gonadipainon, iän, somaattisen kuntokertoimen ja GSI:n suhteen Suomenlahden ja Airiston populaatioiden välillä kutujakson alussa ei ollut havaittavissa.

Taulukko 1. Silakkakoiraiden ominaisuudet populaatioilla ja kutujakson ajankohtina. Taulukossa on esitetty kunkin tutkimusalueen koiraiden ominaisuuksien keskiarvot \pm keskihajonta ($n_1 = 15$, $n_2 = 15$, $n_3 = 15$). Testinä käytettiin ensin kolmen tason vertailua ei-parametrisella Kruskall-Wallisilla, jonka jälkeen tehtiin Wilcoxonin testillä vertailu merkitsevistä eroista pareittain ryhmien välillä (toisistaan tilastollisesti merkitsevästi eroavat arvot on merkitty tilastoarvon yläindeksiin eri kirjaimella). Ominaisuuksista som. K tarkoittaa somaattista kuntokerrointa, GSI gonadosomaattista indeksiä ja HSI hepatosomaattista indeksiä.

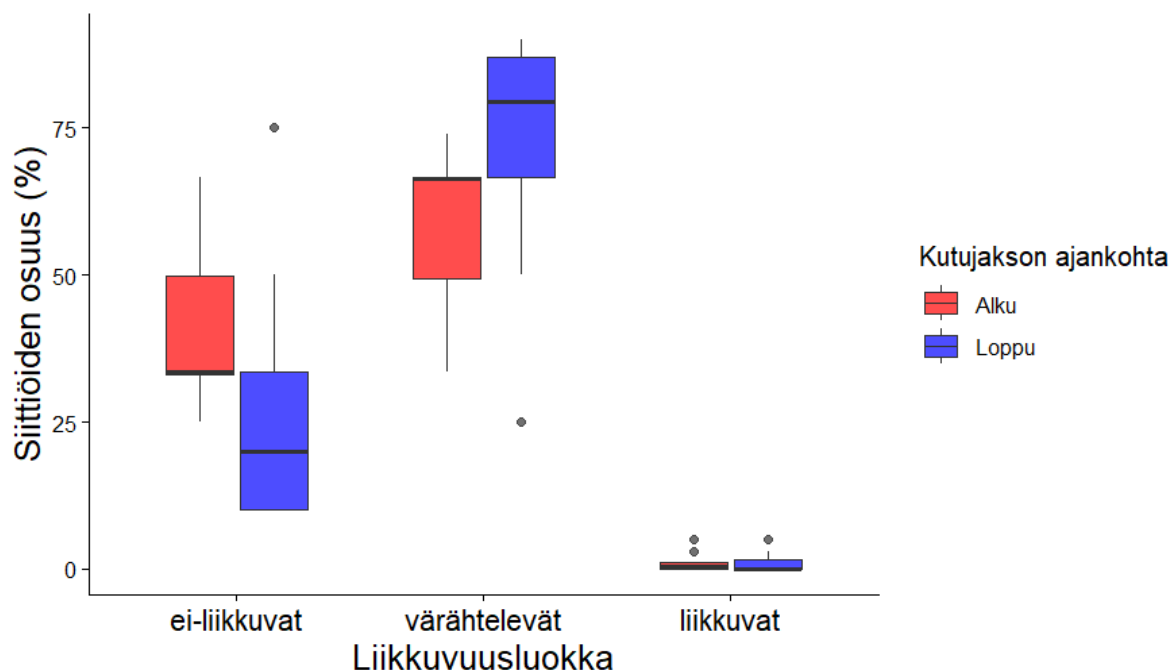
	Suomenlahti, kutujakson alku 28.4.2025	Airisto, kutujakson alku 12.5.2025	Airisto, kutujakson loppu 3.6.2025
pituus (cm)	17,40 \pm 1,48 ^a	17,00 \pm 0,94 ^a	16,00 \pm 1,25 ^a
paino (g)	35,80 \pm 10,04 ^a	32,30 \pm 7,51 ^a	24,60 \pm 6,27 ^b
gonadipaino (g)	6,06 \pm 3,00 ^a	5,20 \pm 1,94 ^a	2,48 \pm 1,92 ^b
ikä (v)	6,87 \pm 2,56 ^a	5,53 \pm 1,55 ^a	4,67 \pm 1,88 ^a
som. K	0,58 \pm 0,02 ^a	0,54 \pm 0,04 ^{ab}	0,53 \pm 0,03 ^b
GSI	16,18 \pm 4,97 ^a	15,77 \pm 2,73 ^a	9,30 \pm 5,49 ^b
HSI	0,24 \pm 0,09 ^a	0,10 \pm 0,08 ^b	0,52 \pm 0,12 ^c
siittiösolutiheys (milj./ml)	45,56 \pm 11,01 ^a	78,36 \pm 19,97 ^b	41,93 \pm 10,53 ^a

3.2 Erot maidin ominaisuuksissa populaatioiden ja kutuajankohtien välillä

Suomenlahden koiraiden siittiösolutiheys vaihteli välillä 32,00–79,00 milj./ml ja keskimääräinen solutiheys oli 45,56 milj./ml (keskihajonta 10,53 milj./ml) (Taulukko 1; Liite 2). Airiston koiraiden siittiösolutiheys vaihteli kutujakson alussa välillä 44,33–118,50 milj./ml

ja keskimääräinen solutiheys oli 78,36 milj./ml (keskihajonta 19,97 milj./ml). Airiston silakkapopulaatiolla siittiösolutiheys vaihteli kutujakson lopussa välillä 22,83–59,50 milj./ml ja keskimääräinen solutiheys oli 41,93 milj./ml (keskihajonta 11,01 milj./ml). Koiraiden siittiösolutiheys oli erittäin merkitsevästi suurempi kutujakson alussa Airistolla kutujakson loppuun verrattuna ($W = 219, p < 0,001$). Koiraiden siittiösolutiheys oli erittäin merkitsevästi suurempi myös Airiston populaatiolla Suomenlahden populaatioon verrattuna kutujakson alussa ($W = 210, p < 0,001$).

Siittiösolujen liikkuvuudessa havaittiin tilastollisesti merkitsevä ero kutujakson alun ja lopun välillä Airistolla PERMANOVA:n perusteella ($F_{1,28} = 5,58, p = 0,02, R^2 = 0,17$) (Kuva 10). Pareittain toteutetun Wilcoxonin testin perusteella ei-liikkuvien siittiösolujen osuus oli kutujakson alussa suurempi kuin kutujakson lopussa ($W = 172, p = 0,012$), kun taas värähtelevien siittiösolujen osuus oli suurempi kutujakson lopussa kuin alussa ($W = 43,50, p = 0,004$). Täysin liikkuvien solujen osuudessa ei havaittu ajallisia eroja ($W = 125, p = 0,55$).



Kuva 10. Koiraiden siittiösolujen liikkuvuuksien osuudet (%) liikkuvuusluokittain kutujakson alussa ja lopussa Airistolla. Laatikkokuvaajan paksu viiva kuvaa osuuden mediaania, laatikon ylä- ja alareunat kvartiiliväliä (Q3-Q1) ja hajontatikut 1,5 x kvartiiliväliä. Poikkeavat havainnot on merkitty kuvaan pisteillä. Kutujakson alku on merkitty kuvassa punaisella ($n = 15$) ja kutujakson loppu sinisellä ($n = 15$).

Tutkimusaineisto myös viittasi siihen, että siittiöiden liikkuvuudessa oli yksilöiden välistä vaihtelua. Osalla koiraista esiintyi korkkiruuvimaista kierrettä ilmentäviä siittiöitä, kun taas osalla koiraista vastaavaa liikettä ei ollut ollenkaan havaittavissa. Silmämääräisen arvion perusteella Airistolla kutujakson alussa silakkakoiraiden siittiöistä keskimäärin noin 60 %

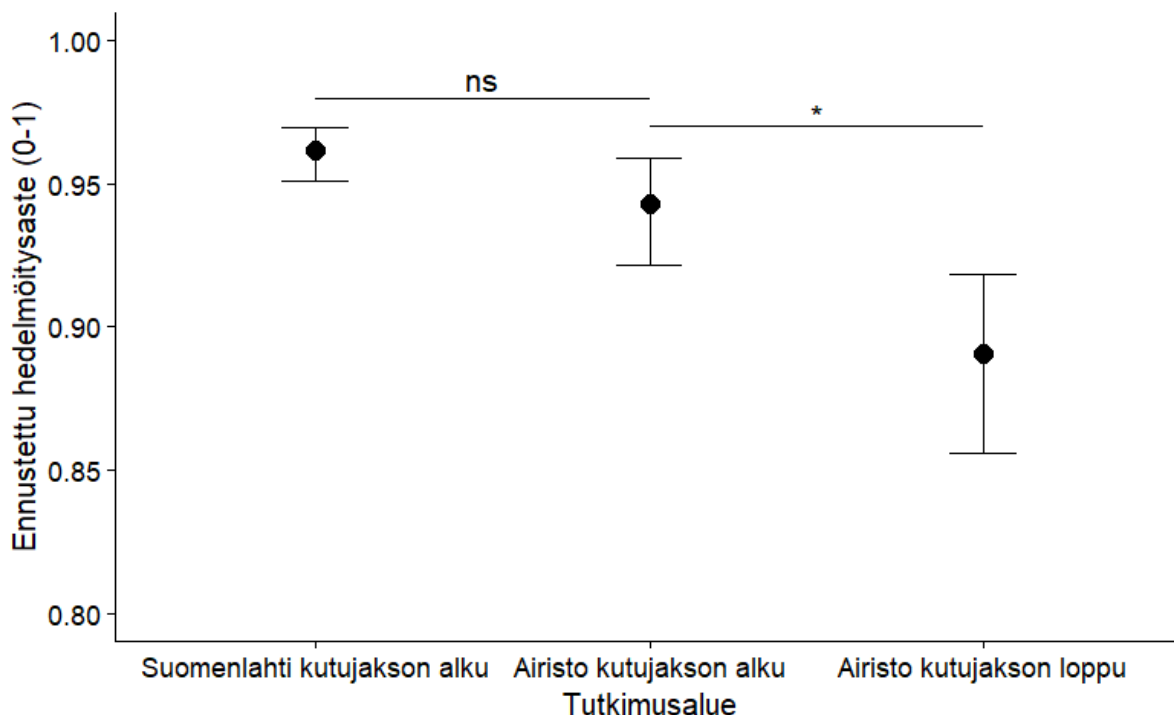
liikkui aktiivisesti tai värähdellen ja keskimäärin noin 40 % ei liikkunut ollenkaan. Airistolla kutujakson lopussa silakkakoiraiden siittiöistä noin 75 % liikkui aktiivisesti tai värähdellen ja noin 25 % ei liikkunut ollenkaan. Airiston kutujakson alun 14:a maitinäytteestä 50 %:lla koiraista havaittiin korkkiruuvikierteellä eteneviä soluja ja loppuilla 50 %:lla koiraista siittiöillä ei havaittu korkkiruuviliikettä. Airiston kutujakson lopun 15:a koiraasta 33,33 %:lla siittiöissä oli täysin liikkuvia korkkiruuvikierteellä eteneviä soluja ja loppuilla 66,67 %:lla koiraista siittiöillä ei havaittu korkkiruuvikierreläikkettä.

3.3 Erot hedelmöityksasteessa populaatioiden ja kutuajankohtien välillä

Suomenlahden silakkapopulaatiolla kutujakson alussa koiraiden hedelmöityksasteet vaihtelivat välillä 93,18–98,38 % ja keskimääräinen hedelmöityksaste oli 96,70 % (keskihajonta 1,62 %) (Taulukko 1; Liite 3). Airiston silakkapopulaatiolla kutujakson alussa hedelmöityksasteet vaihtelivat kutujakson alussa välillä 91,13–98,02 % ja keskimääräinen hedelmöityksaste oli 95,23 % (keskihajonta 1,99 %). Kutujakson lopussa Airiston silakkapopulaation hedelmöityksasteet vaihtelivat välillä 83,33–92,99 % ja keskimääräinen hedelmöityksaste oli 87,77 % (keskihajonta 2,99 %).

Koirasominaisuuksien, hedelmöityksasteen, silakkapopulaatioiden ja kutujakson ajankohdan välisten erojen selvittämiseksi luotu yleistetty lineaarinen sekamalli oli tilastollisesti erittäin merkitsevä nollamalliin verrattaessa ($\chi^2 = 27,30$, $df = 11$, $p < 0,001$). Mallissa hedelmöityksaste oli vastemuuttujana ja muut muuttujat selittäviä tekijöitä. Mallin perusteella populaatioalue selitti erittäin merkitsevästi hedelmöityksasteessa esiintyvää vaihtelua ($\chi^2 = 29,97$, $df = 1$, $p < 0,001$). Silakkakoiraiden hedelmöityksaste ei eronnut merkitsevästi silakkapopulaatioiden välillä kutujakson alussa yleistetyn lineaarisen sekamallin pohjalta tehdyn parivertailun perusteella (Kuva 11) ($\beta = 0,41$, 95 % luottamusväli [-0,05, 0,87], $z = -1,74$, $p = 0,19$). Yleistetyn lineaarisen sekamallin pohjalta tehdyn parivertailun perusteella silakkakoiraiden hedelmöityksaste oli merkitsevästi suurempi Airistolla kutujakson alussa kuin kutujakson lopussa ($\beta = -0,71$, 95 % luottamusväli [-1,30, -0,12], $z = 2,37$, $p = 0,047$) (Kuva 11).

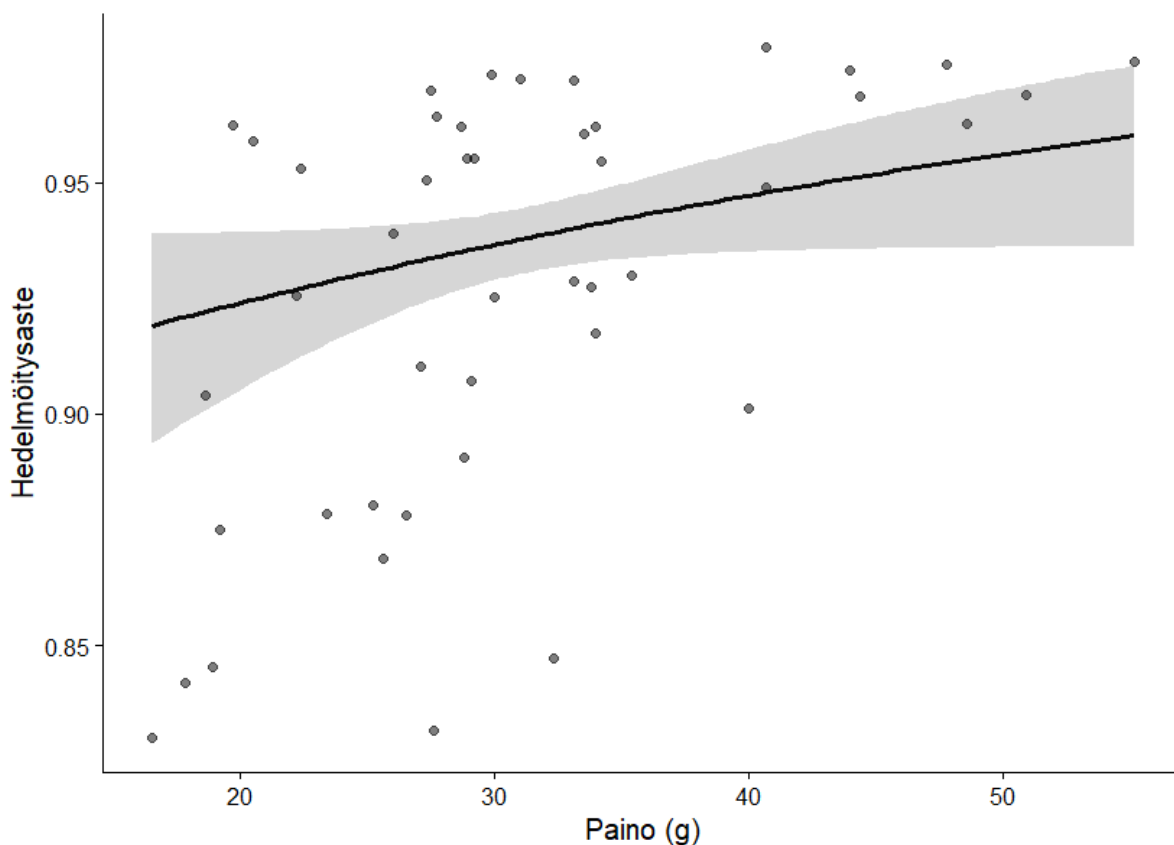
Mallin perusteella koirasominaisuuksista koiraan painon havaittiin olevan lähes merkitsevästi yhteydessä hedelmöityksasteeseen ($\chi^2 = 3,79$, $df = 1$, $p = 0,051$) (Taulukko 2) niin, että koiraan painon kasvaessa myös hedelmöityksaste kasvoi (Kuva 12). Muilla koirasominaisuuksilla ei havaittu tilastollisesti merkitsevää vaikutusta hedelmöityksasteeseen mallin perusteella ($p > 0,05$).



Kuva 11. Yleistetyn lineaarisen sekamallin perusteella estimoidut silakan hedelmöityssasteet silakkapopulaatioittain sekä kutujakson alussa ja lopussa Airistolla. Pisteet ovat mallin perusteella ennustetut hedelmöityssasteiden keskiarvot 95 %:n luottamusväleillä. Asteriski (*) merkitsee tilastollisesti merkitsevää parivertailua (malliin pohjautuva emmeans-vertailu) ja ns ei-tilastollisesti merkitsevää. Otokoot: Suomenlahti kutujakson alku (n = 15); Airisto kutujakson alku (n = 15); Airisto kutujakson loppu (n = 15).

Taulukko 2. Eri silakkapopulaatioiden ja kutuajankohtien silakkakoiraiden ominaisuuksien vaikutukset hedelmöityssasteeseen. Yleistettyyn lineaariseen sekamalliin perustuvan varianssianalyysin (ANOVA) tulokset. Taulukkoon on merkitty mallin jatkuvien selittävien tekijöiden estimaattien arvot luottamusväleineen, varianssianalyysin vapausasteet (df), testisuureen arvo (χ^2), p-arvo ja otokoot. Tilastollisesti merkitsevät p-arvot on lihavoitu. Ominaisuuksista som. K tarkoittaa somaattista kuntokerrointa, GSI gonadosomaattista indeksiä ja HSI heptosomaattista indeksiä.

	estimaatti (β)	luottamusväli (95 %)	df	χ^2	p-arvo	n
paino (g)	0,02	[-0,00, 0,04]	1	3,79	0,051	45
ikä (v)	0,007	[-0,05, 0,07]	1	0,06	0,81	45
som K.	-0,65	[-4,22, 2,92]	1	0,13	0,72	45
GSI	-0,02	[-0,05, 0,01]	1	1,83	0,18	45
HSI	-0,42	[-1,45, 0,61]	1	0,65	0,42	45
siittiösolutiheys (milj.ml)	0,002	[-0,01, 0,01]	1	0,32	0,57	45



Kuva 12. Yleistetyn lineaarisen sekamallin perusteella estimoitu koiraan painon vaikutus hedelmöityysasteeseen. Kuvan harmaat pisteet ovat koirasyksilöitä, musta käyrä kuvastaa painon ennustettua vastetta hedelmöityysasteeseen ja harmaa varjostus 95 %:n luottamusväliä (n = 45).

Airiston tutkimusaineistossa kutujakson alussa yhden silakkakoiraan gonadityypiksi oli määritelty erikoistapaus 5 eli haarautuneet gonadit. Yksittäisen erikoistapauksen vuoksi yhteyttä ei voitu analysoida tilastollisesti, mutta vertailu muihin silakkakoiraisiin ei osoittanut erikoistapauksella selkeitä eroja hedelmöityysasteen tai siittiösolutiheyden suhteen. Hedelmöityysasteella ja naaraiden munapainolla ei ollut tilastollisesti merkitsevää yhteyttä ($p > 0,05$). Yleistetyn lineaarisen sekamallin perusteella aineiston naaraskohtaisen vaihtelun havaittiin selittävän vain pienen osan aineiston kokonaisvaihtelusta. Koenaaraiden ominaisuuksia on kuvattu liitteessä 4.

4 Pohdinta

4.1 Koirasominaisuuksien vaikutukset

Tutkimuksen hypoteesi koirasominaisuuksien vaikutuksista silakkakoiraideen hedelmöityskykyyn sai osin tukea tutkimuksen tulosten perusteella. Tuloksissa yleistetyn lineaarisen sekamallin tulosten mukaan tutkituista koirasominaisuuksista koiraan painolla havaittiin olevan hyvin lähelle tilastollisesti merkitsevä vaikutus hedelmöitysteeseen. Tulosten perusteella koiraan painon kasvaessa myös hedelmöityste kasvoi aiempia tutkimustuloksia noudattaen. Nämä tulokset saatiin, kun analyysiin sisällytettiin koko tutkimusaineisto. Aineistossa pituus ja paino korreloivat voimakkaasti keskenään, joten silakan kokoa indikoimaan valittiin vain koiraan paino. Mäkinen ym. (2023) ja Rajasilta ym. (2001, 2021) aiemmissä tutkimuksissa naarassilakoilla on havaittu vastaavanlainen yksilön koon positiivinen vaikutus lisääntymisominaisuuksiin ja -menestykseen. Koon positiivinen vaikutus yksilön lisääntymismenestykseen on havaittu myös silleillä. Aiemmissä tutkimuksissa Atlantin sillikoirilla on havaittu koiraiden koon vaikuttavan hedelmöitysteeseen ja lisääntymismenestykseen (Geffen 1999, Evans & Geffen 1998).

Koiraiden muiden ominaisuuksien (iän, somaattisen kuntokertoimen, gonadosomaattisen indeksin (GSI), heptosomaattisen indeksin (HSI) tai siittiösolutiheyden) ja hedelmöitysteen yhteydelle ei tämän tutkielman tulosten perusteella saatu tukea. Hypoteesi iäkkäämpien ja parempikuntoisten koiraiden korkeammasta hedelmöitysteestä ei myöskään toteutunut. Aiemmissä tutkimuksissa korkeamman kuntokertoimen on havaittu nostavan lisääntymismenestystä (Geffen 1999; Evans & Geffen 1998; Lloret-Lloret ym. 2022). Lisäksi vanhemman iän on joissain tutkimuksissa havaittu silakkanaarilla osin lisäävän lisääntymismenestystä (Lowerre-Barbieri ym. 2017; Bucholtz ym. 2013), kuten myös BOFFFF-hypoteesin perusteella. Toisaalta Engelhardin & Heinin (2005) ja Rajasilta ym. (2015) tutkimuksissa vanhojen silakkayksilöiden lisääntymismenestyksen on havaittu olleen osin nuoria heikompa, vaikka fekunditeetti onkin yleensä vanhemmilla kaloilla suurempi. Syyksi osin heikommalle lisääntymismenestykselle arvioitiin aiempien lisääntymiskertojen ja ympäristöolosuhteiden kuluttavuutta. Myöskään suurella siittiösolutiheydellä ei havaittu yhteyttä korkeaan hedelmöitysteeseen tässä tutkielmassa. Aiemmissä tutkimuksissa suuren siittiösolutiheyden on havaittu olevan yhteydessä parempaan lisääntymismenestykseen korkeamman hedelmöityskyvyn avulla (Evans & Geffen 1998; Rosenthal ym. 1988). Tämän

tutkielman tuloksiin saattavat vaikuttaa aineiston suhteellisen pieni otoskoko ja koiraan koon korkea selittävyysaste, jolloin muiden tekijöiden vaikutukset eivät tuloksissa ole yhtä selkeitä.

Koirasominaisuuksissa havaittiin merkitseviä alueellisia sekä ajallisia eroja, vaikka oletus niiden yhteydestä hedelmöityssasteeseen (painoa lukuun ottamatta) ei saanut tukea tulosten perusteella. Koiraiden paino, gonadipaino ja gonadosomaattinen indeksi olivat merkitsevästi suurempia kutujakson alussa Airistolla oletuksen mukaisesti. Samoissa ominaisuuksissa havaittiin vastaava lasku kutukauden edetessä myös Rajasilta ym. (1997) tutkimuksessa. Aiemmassa tutkimuksessa koiraiden koon osalta pituudessa havaittiin noin kahden yksikön lasku kutujakson edetessä. Tämän tutkielman tulosten perusteella koiraiden pituudessa ei havaittu tilastollisesti merkitsevää laskua, vaikka tulokset alustavasti viittasivat samankaltaiseen trendiin. Painon osalta koiraiden koko oli merkitsevästi pienempi kesäkuussa toukokuuhun verrattaessa. Gonadipaino oli aiemmassa tutkimuksessa laskenut noin seitsemästä grammasta noin neljään grammaan, mikä on suhteeltaan tämän tutkielman tuloksia vastaava noin kolmen yksikön lasku. Muutos tämän tutkielman tuloksissa GSI:n osalta oli suurempi, sillä GSI laski keskimäärin noin kuusi yksikköä kutujakson edetessä, kun taas Rajasilta ym. 1997 tutkimuksessa saman ajanjakson aikana GSI laski noin yhden yksikön.

Rajasilta ym. 1997 tutkimuksessa koiraiden lisääntymismenestyksen laskun kutujakson edetessä arvioitiin olevan yhteydessä enemmän koiraiden laskevaan kuntoon kuin kokoon. Tämän tutkielman tulosten perusteella koiraiden kunnossa ei havaittu tilastollisesti merkitsevää laskua kutujakson edetessä Airistolla. Koiraiden suurempi koko, gonadipaino ja GSI kutujakson alussa viittaavat koiraiden allokoivan resurssejaan lisääntymismenestykseensä, vaikkei tutkielman tulosten perusteella suoraa yhteyttä näiden ominaisuuksien ja hedelmöityssasteen välillä havaittukaan. Koiraiden kunnan ja koon yhteys muihin ominaisuuksiin ja tätä kautta muutoksiin lisääntymismenestyksessä kutujakson aikana on kompleksista ja vaatii enemmän tutkimusta mekanismien ymmärtämiseksi.

Koiraiden HSI oli merkitsevästi suurempi kutujakson lopussa Airistolla kutujakson alkuun verrattuna. Airistolla ero kutujakson alun ja lopun HSI:n välillä saattaa osittain johtua maksan varastorasvan puutteesta ravintokauden alussa (Lind ym. 2017). Tästä aihealueesta on kuitenkin tehty tutkimusta silakalla melko vähän. Suomenlahdella koiraiden HSI oli merkitsevästi suurempi kutujakson alussa Airiston populaatioon verrattuna. Maksa on keskeinen energiavarastoelin ja korkea HSI indikoi yleensä maksan suurempia energiavaroja. Kalan maksan koko voi kuitenkin suurentua myös sairauden, kuten rasvamaksan seurauksena tai

kemikaalikuormituksen yhteydessä (Xie ym. 2026; Popovik ym. 2023). Suomenlahden silakoiden suurta HSI:ä saattaa osin selittää ympäristön kemikaalikuorma (Kumar ym. 2021). Suomenlahdella silakkakantaan voivat vaikuttaa mm. PFAS-yhdisteet (per- ja polyfluoratut alkyylilyhdisteet), jotka poikkeavat sekä määrältään että laadultaan Saaristomeren kutualueella vaikuttavista PFAS-yhdisteistä (Junttila ym. 2019). PFAS-yhdisteet voivat aiheuttaa akuutteja ja kroonisia fysiologisia haittoja eliöille. PFAS-yhdisteiden vaikutuksia silakan lisääntymiseen ei tunneta.

Airiston koekalojen perusominaisuudet noudattivat suhteellisen hyvin alueella aiemmin mitattujen kutupopulaation kalojen ominaisuuksien keskiarvoja (Rajasilta ym. 2021). Suomenlahden osalta vastaavaa kutupopulaation seuranta-aineistoa ei ole saatavilla. Koirasominaisuuksista pituudella ja iällä ei havaittu merkitseviä eroja silakkapopulaatioiden ja kutuajankohtien välillä. Kutukauden alussa Suomenlahden ja Airiston koiraiden paino, gonadipaino, som K. ja GSI eivät eronneet populaatioiden välillä. Näihin tuloksiin saattaa osaltaan vaikuttaa aineiston suhteellisen pieni otoskoko.

Panostus kasvuun ennen lisääntymiskauden alkua näyttää nostavan hedelmöitystasetta tutkituilla silakkapopulaatioilla. Lisäksi koiraiden lisääntymispanos näkyy sukuruuhasten koossa sekä kalan koko painoon suhteutetussa GSI:ssä, jotka olivat alkukaudesta suuremmat. Tämä viestii mahdollisesti syönnösajan jälkeisistä korkeammista energiaresursseista kutujakson alkupuolella.

4.2 Siittiösolujen tiheys ja liikkuvuus

Koiraiden siittiösolutiheys oli merkitsevästi suurempi kutujakson alussa Airistolla kutujakson loppuun verrattuna oletuksen mukaisesti. Rajasilta ym. (1997) tutkimuksessa siittiösolutiheyden havaittiin olevan heinäkuussa lähes puolet pienempi kuin kesäkuussa. Siittiötiheyden laskun suhde oli aiemmassa tutkimuksessa vastaava kuin toukokuusta kesäkuulle tapahtuva lasku siittiösolujen tiheydessä tämän tutkielman tulosten perusteella. Myös tämän tutkimuksen tulosten siittiösolutiheydet vastaavat melko hyvin vuoden 1997 tutkimuksen tiheyksiä (esim. Airisto kesäkuu 2025 keskimäärin 41,93 milj./ml, Airisto kesäkuu 1997 keskimäärin 34,94 milj./ml). Siittiösolutiheydessä havaittiin tilastollisesti merkitsevä ero myös populaatioiden välillä. Populaatioiden välillä Airiston siittiösolutiheys oli Suomenlahden solutiheyttä suurempi. Suomenlahden alueelta ei ole saatavilla vertailuaineistoa siittiötiheyksien osalta. Tämän tutkielman tulosten pohjalta syitä tiheyseroihin ei ole mahdollista arvioida tarkemmin ilman lisätutkimusta.

Siittiöiden liikkuvuuden havaittiin hypoteesin vastaisesti olevan osin heikompaa kutujakson alussa. Hypoteesin vastaisesti siittiöiden liikkuvuuden laatu oli korkeampaa kutujakson lopussa alkuun verrattuna, sillä paikallaan olevia siittiöitä oli vähemmän ja värähteleviä siittiöitä taas enemmän. Geffenin (1999) tutkimuksessa vastaavaa merkitsevää eroa yksilöiden aktiivisten siittiösolujen määrässä kutujakson edetessä Atlantin sillillä ei havaittu. Koiraiden siittiösolujen korkkiruuvimaisessa liikkuvuudessa ei havaittu tilastollisesti merkitsevää eroa kutujakson alun ja lopun välillä Airistolla. Vaikka siittiöiden liikkuvuus Airistolla on tulosten perusteella osin heikompaa kutujakson alussa, on siittiöiden havaittu Cherr ym. (2008) tutkimuksessa olevan hedelmöityskykyisimpiä niiden liikkua kierteisellä liikkeellä. Värähtelevät tai paikallaan olevat siittiösolut eivät todennäköisesti ole yhtä hedelmöityskykyisiä. Näiden havaintojen perusteella voidaan tulkita, ettei tässä tutkielmassa havaittu merkittävää eroa siittiöiden liikkuvuuden laadussa kutujakson alku- ja loppuvaiheen välillä Airistolla, sillä korkkiruuvimaista liikettä ilmentävissä soluissa ei havaittu tilastollista eroa. Liikkuvuusanalyysin tulosten perusteella on kuitenkin haastavaa tehdä oletuksia siittiöiden liikkeen erojen vaikutuksista lisääntymismenestykseen. Siittiöiden liikkuvuuden tutkimustuloksia rajoittaa suhteellisen pieni otoskoko.

Ajallisten erojen lisäksi myös yksilöiden välinen vaihtelu siittiösolujen liikkuvuudessa oli merkittävää. Silakkakoiraiden maidin juoksevuudessa havaittiin pipetoidessa vaihtelua yksilöiden ja kutujakson ajankohtien välillä. Aikaisemmissa tutkimuksissa on myös havaittu yksilökohtaista vaihtelua sillien siittiöiden liikkuvuudessa ja maidin juoksevuudessa (Cherr ym. 2008; Geffen 1999). Vastaavasti kuin Geffenin (1999) Atlantin sillikoirailla toteuttamassa tutkimuksessa, myös tämän tutkielman koiraiden siittiösoluilla havaittiin korkkiruuvimaista liikettä, suoraviivaista liikettä sekä paikallaan värähteleviä ja täysin stabiileja siittiösoluja. Lisäksi tässä tutkielmassa samoin kuin Geffenin tutkimuksessa siittiöiden liikkeen havaittiin aktivoituvan vaihtelevalla viiveellä.

Airiston silakkakoirailla kutujakson alussa siittiöiden tiheys, GSI ja gonadipaino olivat suuremmat kutujakson loppuun verrattuna kuten oli myös hedelmöitystason osalta. Koirilla oli tällöin kutujakson alussa enemmän siittiösoluja maitimillilitrassa ja myös suurempi määrä maitia. Sillikaloiden koiraiden koon lisäksi pienen gonadikoon on havaittu vaikuttavan heikentävästi siittiösolujen laatuun (Evans & Geffen 1998; Geffen 1999, 2009). Tämän perusteella tässä tutkielmassa havaittujen suuremman gonadikoon, korkeamman GSI:n sekä suuremman siittiösolutiheyden perusteella siittiösolujen laadun ja hedelmöityskyvyn voitaisiin arvioida olevan korkeampia kutujakson alkupuolella. Tutkimustulosten perusteella näiden

koirasominaisuuksien ei kuitenkaan voida suoraan todeta vaikuttavan siittiöiden liikkuvuuteen tai hedelmöityskykyyn.

Silakkakoiraiden siittiösolujen liikkuvuuden mittaamiseen kokeiltiin menetelmänä OpenCASA-videonkäsittelyohjelmistoa. Menetelmätestauksessa kuitenkin havaittiin, että videon tulisi olla ominaisuuksiltaan tietynlainen onnistuneen analyysin saavuttamiseksi. Mikroskooppikameran tulisi olla tarkennettu riittäväällä terävyydellä pienelle alueelle ja siittiöiden näkyä hyvin selkeäraja- ja tarkkoina. Lisäksi videon tulisi olla kestoltaan lyhyt ja kontrastiltaan analyysiin soveltuva. Aineistossa esiintyvien todellisten erojen havaitsemiseksi videolaadun lisäksi otoskoon tulee olla riittävä. Toimivalla ohjelmistopohjaisella siittiöiden liikkuvuuden analysoimisella ja suuremmalla otoskoolla voitaisiin saada tarkempia tuloksia eroista liikkuvuudessa kutujakson edetessä ja yksilöiden välillä. Vastaavanlaisessa tutkimuksessa tulisi jatkossa huomioida nämä seikat onnistuneen analyysin saavuttamiseksi.

4.3 Hedelmöitysaste

Koiraiden hedelmöitysasteen havaittiin tutkielman tulosten perusteella olevan tilastollisesti merkitsevästi suurempi kutujakson alussa kutujakson loppuun verrattuna Airistolla. Airistolta toukokuussa pyydystettyjen koekalojen hedelmöitysaste oli keskimäärin noin 7,5 %-yksikköä kesäkuussa pyydystettyjä silakoita korkeampi. Hypoteesi suuremmasta hedelmöitysasteesta kutujakson alussa Airistolla kutujakson loppuun verrattuna toteutui. Vastaava tulos saatiin myös Rajasilta ym. (1997) tutkimuksessa, jossa silakoiden hedelmöitysasteen havaittiin laskevan kutujakson edetessä Airistolla. Kutujakson alussa Suomenlahden silakkakoiraiden hedelmöitysaste ja Airiston koiraiden hedelmöitysaste eivät eronneet merkitsevästi toisistaan, eli hypoteesi populaatioiden hedelmöitysasteen erosta ei saanut tukea. Suomenlahdella hedelmöitysaste oli kuitenkin jonkin verran suurempi kuin Airistolla. ICES:n (2025a, 2025b) Suomenlahden silakkakannan tilaa käsittelevien raporttien perusteella kannan tila on arvioitu heikoksi ja kannan lisääntymismenestys vaihtelee vuosittain. Suomenlahdella ympäristöolosuhteet ovat osin vaihtelevampia kuin Saaristomerellä, mikä saattaa vaikuttaa silakan lisääntymismenestykseen alueella.

Hedelmöitysasteen havaittiin tässä tutkielmassa olleen kesäkuussa huomattavasti korkeampi, kuin 1997 tutkimuksessa saaduissa tuloksissa (hedelmöitysaste kesäkuussa 1997 Airistolla oli keskimäärin 58,00 %, kun taas tässä tutkielmassa hedelmöitysaste oli keskimäärin 87,77 %).

Tämä johtuu todennäköisesti tutkimusmenetelmien kehittymisestä. Tässä tutkielmassa kutujakson lopulla havaittu siittiötiheyden lasku saattaa olla osaltaan yhteydessä alhaisempaan hedelmöitystasasteeseen, vaikkei tälle saatukaan tulosten osalta selkeää tukea. Aiemmin mainitut kutujakson alun suurempien gonadien mahdollistamat keskimäärin suurempi siittiösolutiheys ja maitimäärä vaikuttavat tulosten perusteella mahdollisesti kompensoivan kutujakson alussa osin heikompaa siittiöiden liikkuvuutta, sillä hedelmöitystasaste on korkea.

Aiemmissa tutkimuksissa siittiöiden tiheyden, aktivoitumiskyvyn ja -ajoituksen on havaittu vaikuttavan niiden hedelmöityskykyyn (Geffen 1999; Evans & Geffen 1998; Rosenthal ym. 1998). Atlantin sillillä suurikokoisten ja hyväkuntoisten koiraiden havaittiin myös tuottavan suhteessa enemmän elinkykyisiä siittiösoluja (Geffen 1999). Atlantin ja Tyynenmeren silleillä siittiösolujen suuren tiheyden on havaittu olevan yhteydessä korkeampaan hedelmöityskykyyn (Evans & Geffen 1998; Rosenthal ym. 1998). Tämän tutkielman tulosten perusteella siittiösolujen tiheyden ja hedelmöitystasasteen välillä kuitenkin ei havaittu suoraa yhteyttä. Aiemmissa tutkimuksissa myös siittiösolujen liikkuvuuden on havaittu olevan yhteydessä hedelmöitystasasteeseen (Evans & Geffen 1998; Cherr ym. 2008). Tässä tutkielmassa liikkuvuuden vaikutusta hedelmöitystasasteeseen ei voitu testata, sillä liikkuvuutta ei saatu arvioitua jatkuvalle asteikolle.

4.4 Silakka muuttuvassa elinympäristössä

Silakoiden kutu ajoittuu usean kuukauden ajalle, jolloin osa kaloista kutee alkukesästä ja osa myöhemmin, eli näin ollen eri kutuaalloissa (Hunter & Goldberg 1980; Rajasilta ym. 1993). Tällöin ympäristöolosuhteet ovat eri kutuaaltojen aikoina erilaiset mm. meriveden lämpötilan suhteen. Tässä tutkielmassa kutujakson alussa toukokuussa meriveden lämpötila oli Airistolla 7,3 °C, kun taas kesäkuussa kutujakson ollessa jo pidemmällä meriveden lämpötila oli 13,1 °C. Korkean lämpötilan on havaittu vaikuttavan mm. siittiösolujen rakenteeseen ja toimintaan heikentävästi (Polte ym. 2021; Rajasilta ym. 1997). Toisaalta loppukesästä silakanpoikasilla käytettävissä olevat ravintoresurssit ovat yleensä paremmat, mikä osaltaan tukee jälkeläisten elossasäilyvyyttä (Arrhenius & Hansson 1993). Lisäksi loppukesästä meriveden kohonnut lämpötila lisää rihmalevien kasvua (Ilus & Keskitalo 2008). Aiemmissa tutkimuksissa rihmalevien hajoamiskemikaalien on havaittu vaikuttavan heikentävästi silakanmunien hedelmöitykseen ja kehittymiseen (Aneer 1987; Rajasilta ym. 2006). Kutujakson edetessä tapahtuvat ympäristöolosuhteiden muutokset kuten meriveden lämpötilan nousu sekä

mahdolliset muut ympäristötekijät vaikuttavat siis mahdollisesti osaltaan silakkakoiraiden lisääntymismenestystä heikentävinä tekijöinä.

Muutokset silakoiden ravinnonsaannissa vaikuttavat hyvin merkittävästi niiden mahdollisuuksiin allokoida resurssejaan pelkän kasvun lisäksi lisääntymiseensä. Ympäristöolosuhteiden, kuten suolapitoisuuden ja lämpötilan muutokset, ajavat muutoksia silakan ravinnon lajistokoostumuksessa. Suolapitoisuuden taso vaikuttaa eläinplanktonin ja muiden ravintolajien fysiologiaan ja alueelliseen elinkykyyn. Vaikka ympäristömuutokset eivät kohdistuisi suoraan silakkaan, voi niillä olla laaja-alaisia vaikutuksia ravintoverkkoon, ja tätä kautta myös silakkaan. Itämeren alueella meriveden lämpötilan on ennustettu nousevan noin 2–4 °C ja suolapitoisuutta laskevan sadannan lisääntyvän etenkin pohjoisella Itämerellä jopa 30 % 2100 vuoteen mennessä (Andersson ym. 2015).

Itämeren ekosysteemin avainlajina silakan tila kertoo meille Itämeren tilasta yleisesti. Kannan tilassa on ollut merkittäviä muutoksia esimerkiksi silakoiden kunnossa ja kyyvyssä varastoida rasvaa; Lind ym. (2017) tutkimuksessa pitkän aikavälin seurannassa havaittiin silakoiden kunnan ja rasvanvarastoinnin heikentyneen ympäristötekijöiden ja ravinnon muutosten seurauksena. Ilmastonmuutoksesta aiheutuvilla ympäristömuutoksilla on ennalta-arvaamattomia seurauksia mm. ravintoverkkojen toimintaan. Minkä tahansa ravintoverkon osan tilan heikentyessä seuraukset heijastuvat mitä todennäköisimmin myös laajemmin muihin lajeihin. Tällöin silakka on sekä suoraan että epäsuorasti ympäristömuutosten armoilla.

Tässä tutkielmassa silakkakoiraiden ominaisuuksia tutkittiin kahdella populaatioalueella kutujakson eri vaiheissa. Selkeän kokonaiskuvan saavuttamiseksi tutkimusta olisi hyvä tehdä usein aikapistein pitkin kutujaksoa ja usealla populaatioalueella. Tällöin voitaisiin saavuttaa kattavampi näkemys silakkakoiraiden lisääntymisominaisuuksien ja -menestyksen nykytilasta kutujakson eri vaiheissa. Ympäristön ominaisuuksien vaihtelua mittaamalla voitaisiin saada tarkempaa tutkimustietoa ympäristötekijöiden vaikutuksista koiraiden lisääntymiseen. Myös eri populaatioalueiden tutkimusta olisi hyvä lisätä. Vertaileva tutkimus mahdollistaisi populaatioiden välisten erojen tutkimisen ja paikallisten elinympäristöstä aiheutuvien paineiden havaitsemisen. Tämän myötä silakoiden alueellisten kantojen tilat ja hyvinvointi olisi mahdollista huomioida resurssien suuntaamisessa.

Tämän tutkielman perusteella naaraiden lisäksi myös koirilla on huomattava vaikutus silakan lisääntymismenestykseen. Tulosten perusteella etenkin koiraiden painolla voi olla vaikutusta

lisääntymismenestykseen. Välillisiä viitteitä myös siittiösolutiheyden ja gonadien suhteellisen koon vaikutuksista lisääntymismenestykseen saatiin verrattaessa lisääntymismenestystä Airistolla kutujakson alussa ja lopussa. Tämän varmistaminen vaatisi suuremman aineiston, jossa olisi useampia populaatioita eri kutujakson aikoina. Tulokset antavat viitteitä siihen, että panostamalla kasvuun ennen lisääntymiskautta koiraat voivat saavuttaa paremman lisääntymismenestyksen. Resurssiallokaatiossa kasvuun suunnatun osuuden suuruuteen vaikuttavat kuitenkin vallitsevat ympäristöolosuhteet ja niiden muutokset etenkin tulevaisuudessa ilmastonmuutoksen ja ihmistoiminnan seurauksena.

Kiitokset

Suuret kiitokset tutkielmani kaikissa vaiheissa osoitetusta merkittävästä tuesta ohjaajilleni Katja Mäkiselle, Katja Anttilalle ja Eeva-Riikka Vehniäiselle. Kiitokset kenttäkauden käännteissä mukana pysyneelle silakkaprojektin työtiimille. Kiitos Ruotsin maatalousyliopiston rannikkolaboratorion Yvette Heimbrandille tutkimusyhteistyöstä ja opettavaisesta iänmääritysmenetelmien hiomisesta. Kiitos pitkän linjan silakkatutkija Gunnar Aneerille ainutlaatuisesta kohtaamisesta ja kenttätöiden suomien ilojen jakamisesta yhdessä ikään katsomatta. Suuret kiitokset edesmenneelle Marjut Rajasillalle ainutlaatuisista mahdollisuuksista, tuesta ja luottamuksesta uuden sukupolven nuoreen tutkijaan. Tutkielman tekemisessä hyödynnettiin FINMARI-infrastruktuuria.

Lähteet

- Aas GH, Refstie T & Gjerde B (1991). Evaluation of milt quality of Atlantic salmon. *Aquaculture*, 95(1–2), 125–132. DOI: [https://doi.org/10.1016/0044-8486\(91\)90079-m](https://doi.org/10.1016/0044-8486(91)90079-m)
- Alquézar-Baeta C, Gimeno-Martos S, Miguel-Jiménez S, Santolaria P, Yániz J, Palacín I, Casao A, Cebrián-Pérez JÁ, Muiño-Blanco T & Pérez-Pé R (2019). OpenCASA: A new open-source and scalable tool for sperm quality analysis. *PLoS Computational Biology*, 15, e1006691. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1006691>
- Andersson L, André C, Johannesson K & Pettersson M (2023). Ecological adaptation in cod and herring and possible consequences of future climate change in the Baltic Sea. *Frontiers in Marine Science*, 10, 1101855. DOI: <https://doi.org/10.3389/fmars.2023.1101855>
- Andersson A, Meier HEM, Ripszám M, Rowe O, Wikner J, Haglund P, Eilola K, Legrand C, Figueroa D, Paczkowska J, Lindehoff E, Tysklind M & Elmgren R (2015). Projected future climate change and Baltic Sea ecosystem management. *AMBIO*, 44, 345–356. DOI: <https://doi.org/10.1007/s13280-015-0654-8>
- Aneer G (1987). High natural mortality of Baltic herring (*Clupea harengus*) eggs caused by algal exudates? *Marine Biology*, 94, 163–169. DOI: <https://doi.org/10.1007/bf00392928>
- Aneer G, Florell G, Kautsky U, Nellbring S & Sjöstedt L (1983). In-situ observations of Baltic herring (*Clupea harengus membras*) spawning behaviour in the Askö-Landsort area, northern Baltic proper. *Marine Biology*, 74, 105–110. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF00413912>
- Arrhenius F & Hansson S (1993). Food consumption of larval, young and adult herring and sprat in the Baltic Sea. *Marine Ecology Progress Series*, 96, 125–137. DOI: <https://doi.org/10.3354/meps096125>
- Arula T, Raid T, Simm M & Ojaveer H (2015). Temperature-driven changes in early life-history stages influence the Gulf of Riga spring spawning herring (*Clupea harengus m.*) recruitment abundance. *Hydrobiologia*, 767, 125–135. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10750-015-2486-8>
- Arula T, Shpilev H, Raid T & Sepp E (2019). Thermal conditions and age structure determine the spawning regularities and condition of Baltic herring (*Clupea harengus membras*) in the NE of the Baltic Sea. *PeerJ*, 7, e7345. DOI: <https://doi.org/10.7717/peerj.7345>
- Bagenal TB & Braum E (1971). Eggs and early life history. *Teoksessa: Methods for assessment of fish production in fresh waters* (Ricker WE, toim.), 166–198. Blackwell, Oxford.
- Bartoń K (2023). MuMIn: Multi-Model Inference. Saatavilla: <https://CRAN.R-project.org/package=MuMIn> (viitattu 24.3.2026)
- Bates D, Mächler M, Bolker B & Walker S (2015). Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67, 1–48. DOI: <https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01>
- Bernreuther M, Herrmann J-P, Peck MA & Temming A (2012). Growth energetics of juvenile herring, *Clupea harengus* L.: food conversion efficiency and temperature dependency of metabolic rate. *Journal of Applied Ichthyology*, 29, 331–340. DOI: <https://doi.org/10.1111/jai.12045>
- Blaxter JHS & Hempel G (1966). Utilization of yolk by herring larvae. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 46, 219–234. DOI: <https://doi.org/10.1017/s0025315400027090>

- Brooks ME, Kristensen K, van Benthem KJ, Magnusson A, Berg CA, Nielsen A, Skaug HJ, Mächler M & Bolker BM (2017). glmmTMB Balances Speed and Flexibility Among Packages for Zero-inflated Generalized Linear Mixed Modeling. *The R Journal*, 9(2), 378–400. DOI: <https://doi.org/10.32614/RJ-2017-066>
- Bucholtz RH, Tomkiewicz J, Nyengaard JR & Andersen JB (2013). Oogenesis, fecundity and condition of Baltic herring (*Clupea harengus* L.): A stereological study. *Fisheries Research*, 145, 100–113. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2013.02.003>
- Casini M, Bartolino V, Molinero JC & Kornilovs G (2010). Linking fisheries, trophic interactions and climate, threshold dynamics drive herring *Clupea harengus* growth in the central Baltic Sea. *Marine Ecology Progress Series*, 413, 241–252. DOI: <https://doi.org/10.3354/meps08592>
- Checkley DM, Alheit J, Oozeki Y & Roy C (2009). *Climate change and small pelagic fish*. Cambridge University Press, Cambridge. DOI: <https://doi.org/10.1017/cbo9780511596681>
- Checkley DM, Asch RG & Rykaczewski RR (2017). Climate, anchovy, and sardine. *Annual Review of Marine Science*, 9, 469–493. DOI: <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-122414-033819>
- Cherr GN, Morisawa M, Vines CA, Yoshida K, Smith EH, Matsubara T, Pillai MC, Griffin FJ & Yanagimachi R (2008). Two egg-derived molecules in sperm motility initiation and fertilization in the Pacific herring (*Clupea pallasii*). *The International Journal of Developmental Biology*, 52, 743–752. DOI: <https://doi.org/10.1387/ijdb.072566gc>
- Dam HG & Baumann H (2017). Climate change, zooplankton and fisheries. *Teoksessa: Climate change impacts on fisheries and aquaculture: A global analysis* (Cheung WWL, Alheit J, Pauly D & Palomares MLD, toim.), 2, 851–874. Wiley, Hoboken. DOI: <https://doi.org/10.1002/9781119154051.ch25>
- Dodson JJ, Daigle G, Hammer C, Polte P, Kotterba P, Winkler G & Zimmermann C (2018). Environmental determinants of larval herring (*Clupea harengus*) abundance and distribution in the western Baltic Sea. *Limnology and Oceanography*, 64, 317–329. DOI: <https://doi.org/10.1002/lno.11042>
- Dormann CF, Elith J, Bacher S, Buchmann C, Carl G, Carré G, Jaime R, Marquéz G, Gruber B, Lafourcade B, Leitão PJ, Münkemüller T, McClean C, Osborne PE, Reineking B, Schröder B, Skidmore AK, Zurell D & Lautenbach S (2013). Collinearity: a review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography*, 36, 27–46. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2012.07348.x>
- Engelhard GH & Heino M (2005). Scale analysis suggests frequent skipping of the second reproductive season in Atlantic herring. *Biology Letters*, 1, 172–175. DOI: <https://doi.org/10.1098/rsbl.2004.0290>
- Evans JP & Geffen AJ (1998). Male characteristics, sperm traits, and reproductive success in winter-spawning Celtic Sea Atlantic herring, *Clupea harengus*. *Marine Biology*, 132, 179–186. DOI: <https://doi.org/10.1007/s002270050384>
- Flinkman J, Vuorinen I & Aro E (1992). Planktivorous Baltic Herring (*Clupea harengus*) Prey Selectively on Reproducing Copepods and Cladocerans. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 49, 73–77. DOI: <https://doi.org/10.1139/f92-008>
- Fox J & Weisberg S (2019). *An R Companion to Applied Regression*. 3. painos. Sage, Thousand Oaks. Saatavilla: <https://socialsciences.mcmaster.ca/jfox/Books/Companion/>

- Geffen AJ (1999). Variations in sperm motility of the Atlantic herring *Clupea harengus*. *Marine Biology*, 134, 637–643. DOI: <https://doi.org/10.1007/s002270050579>
- Geffen AJ (2009). Advances in herring biology: from simple to complex, coping with plasticity and adaptability. *ICES Journal of Marine Science*, 66, 1688–1695. DOI: <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsp028>
- Griffin FJ, Vines CA, Pillai MC, Yanagimachi R & Cherr GN (1996). Sperm motility initiation factor is a minor component of the Pacific herring egg chorion. *Development, growth & differentiation*, 38, 193–202. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1440-169X.1996.t01-1-00009.x>
- Gronczewska J, Niedźwiecka N, Grzyb K, Skorkowski EF (2019). Bioenergetics of fish spermatozoa with focus on some herring (*Clupea harengus*) enzymes. *Fish Physiology and Biochemistry*, 45, 1615–1625. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10695-019-00650-5>
- Hahtonen L & Joensuu O (1984). Spawning shoal structure and spawning time of the herring (*Clupea harengus*) in the northeastern part of the Bothnian Bay. *Bothnian Bay Reports*, 3, 3–12.
- Hartig F, Lohse L & de Souza Leite M (2022). DHARMA: Residual Diagnostics for Hierarchical (Multi-Level / Mixed) Regression Models. Saataavilla: <https://CRAN.R-project.org/package=DHARMA> (viitattu 24.3.2026)
- Huang AT, Alter K, Polte P & Peck MA (2022). Disentangling seasonal from maternal effects on egg characteristics in western Baltic spring-spawning herring *Clupea harengus*. *Journal of Fish Biology*, 101, 1428–1440. DOI: <https://doi.org/10.1111/jfb.15210>
- Huang AT, Alter K, Polte P & Peck MA (2025). Maternal, temperature, and seasonal effects on yolk-sac larvae of Atlantic herring *Clupea harengus* in the western Baltic Sea. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 589, 152109. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2025.152109>
- Hunter JR & Goldberg SR (1980). Spawning incidence and batch fecundity in northern anchovy, *Engraulis mordax*. *Fishery Bulletin*, 77, 641–652.
- Hänninen J & Sahlstén J (2021). Rysäkalastuksen tekniikka ja ammatillinen tietotaito silakan tutkimuksen käyttöön – pilottitutkimus 2019–2021. Loppuraportti: hankenumero 93977. [Trap net fishing technology and vocational know-how for the use of herring research – pilot study 2019–2021. Final research report no 93977]. SEILI Archipelago Research Institute Publications 8.
- Hänninen J, Vuorinen I, Helminen H, Kirkkala T & Lehtilä K (2000a). Trends and gradients in nutrient concentrations and loading in the Archipelago Sea, Northern Baltic, in 1970–1997. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, 50, 153–171. DOI: <https://doi.org/10.1006/ecss.1999.0568>
- Hänninen J, Vuorinen I & Hjelt P (2000b). Climatic factors in the Atlantic control the oceanographic and ecological changes in the Baltic Sea. *Limnology and Oceanography*, 45, 703–710. DOI: <https://doi.org/10.4319/lo.2000.45.3.0703>
- Ilus E & Keskitalo J (2008). The response of phytoplankton to increased temperature in the Loviisa archipelago, Gulf of Finland. *Boreal Environment Research*, 13, 503–516. DOI: <https://doi.org/10.60910/azf9-jzmq>

- International Council for the Exploration of the Sea (ICES) (2010). Life-cycle spatial patterns of small pelagic fish in the Northeast Atlantic. *ICES Scientific Reports*.
- International Council for the Exploration of the Sea (ICES) (2018). Report of the Herring Assessment Working Group for the Area South of 62°N (HAWG). *ICES Scientific Reports*.
- International Council for the Exploration of the Sea (ICES) (2025a). Overview of possible spawning grounds of the central Baltic herring stock and the seasonality of spawning (Ad hoc report). *ICES Scientific Reports*.
- International Council for the Exploration of the Sea (ICES) (2025b). Herring (*Clupea harengus*) in subdivisions 25–29 and 32, excluding the Gulf of Riga (central Baltic Sea). *ICES Scientific Reports*.
- International Council for the Exploration of the Sea (ICES) (2025c). Herring (*Clupea harengus*) in subdivisions 30 and 31 (Gulf of Bothnia). *ICES Scientific Reports*.
- Junttila V, Vähä E, Perkola N, Räike A, Siimes K, Mehtonen J, Kankaanpää H & Mannio J (2019). PFASs in Finnish rivers and fish and the loading of PFASs to the Baltic Sea. *Water*, 11, 870. DOI: <https://doi.org/10.3390/w11040870>
- Kankaanpää HT, Alenius P, Kotilainen P & Roiha P (2023). Decreased surface and bottom salinity and elevated bottom temperature in the Northern Baltic Sea over the past six decades. *Science of the total environment*, 859, 160241. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.160241>
- Kanstinger P, Behr J, Grenzdörffer G, Hammer C, Huebert KB, Stepputis D & Peck MA (2016). What is left? Macrophyte meadows and Atlantic herring (*Clupea harengus*) spawning sites in the Greifswalder Bodden, Baltic Sea. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 201, 72–81. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2016.03.004>
- Kennedy J, Skjæraasen JE, Nash RDM, Thorsen A, Slotte A, Hansen T & Kjesbu OS (2009). Do capital breeders like Atlantic herring (*Clupea harengus*) exhibit sensitive periods of nutritional control on ovary development and fecundity regulation? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 67, 16–27. DOI: <https://doi.org/10.1139/f09-159>
- Klinkhardt M (1984). Zum Einfluss des Salzgehaltes auf die Befruchtungsfähigkeit des Laiches der Rügenischen Frühjahrsheringe. *Fischerei-Forschung Wissenschaftliche Schriftenreihe* 22, 73–75.
- Kumar E, Koponen J, Rantakokko P, Airaksinen R, Ruokojärvi P, Kiviranta H, Vuorinen PJ, Myllylä T, Keinänen M, Raitaniemi J, Mannio J, Junttila V, Nieminen J, Venäläinen E & Jestoi M (2021). Distribution of perfluoroalkyl acids in fish species from the Baltic Sea and freshwaters in Finland. *Chemosphere*, 291, 132688. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2021.132688>
- Kääriä J, Rajasilta M, Kurkilahti M & Soikkeli M (1997). Spawning bed selection by the Baltic herring (*Clupea harengus membras*) in the Archipelago of SW Finland. *ICES Journal of Marine Science*, 54, 917–923. DOI: <https://doi.org/10.1006/jmsc.1996.0204>
- Laine P & Rajasilta M (1999). The hatching success of Baltic herring eggs and its relation to female condition. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 237, 61–73. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(98\)00213-5](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(98)00213-5)

- Lankov A, Ojaveer H, Simm M, Pöllupüü M & Möllmann C (2010). Feeding ecology of pelagic fish species in the Gulf of Riga (Baltic Sea): the importance of changes in the zooplankton community. *Journal of Fish Biology*, 77, 2268–2284. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2010.02805.x>
- Lenth RV, Piaskowski J, Banfai B, Bolker B, Buerkner P, Giné-Vázquez I, Hervé M, Jung M, Love J, Miguez F, Riebl H & Singmann H (2023). emmeans: Estimated Marginal Means, aka Least-Squares Means. Saatavilla: <https://CRAN.R-project.org/package=emmeans> (viitattu 24.3.2026)
- Leppäranta M & Myrberg K (2009). *Physical oceanography of the Baltic Sea*. Springer, Berliini. DOI: <https://doi.org/10.1007/978-3-540-79703-6>
- Lind Y, Huovila T & Käckelä R (2017). A retrospective study of fatty acid composition in Baltic herring (*Clupea harengus membras*) caught at three locations in the Baltic Sea (1973–2009). *ICES Journal of Marine Science*, 75, 330–339. DOI: <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsx127>
- Lindegren M, Östman Ö & Gårdmark A (2011). Interacting trophic forcing and the population dynamics of herring. *Ecology*, 92, 1407–1413. DOI: <https://doi.org/10.1890/10-2229.1>
- Livdāne L, Putnis I, Rubene G, Elferts D & Ikauniece A (2016). Baltic herring prey selectively on older copepodites of *Eurytemora affinis* and *Limnocalanus macrurus* in the Gulf of Riga. *Oceanologia*, 58, 46–53. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.oceano.2015.09.001>
- Lloret-Lloret E, Albo-Puigserver M, Giménez J, Navarro J, Pennino MG, Steenbeek J, Bellido JM & Coll M (2022). Small pelagic fish fitness relates to local environmental conditions and trophic variables. *Progress in Oceanography*, 202, 102745. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2022.102745>
- Lowerre-Barbieri S, DeCelles G, Pepin P, Catalán IA, Muhling B, Erisman B, Cadrin SX, Alós J, Ospina-Alvarez A, Stachura MM, Tringali MD, Walters Burnsed S & Paris CB (2017). Reproductive resilience: A paradigm shift in understanding spawner-recruit systems in exploited marine fish. *Fish and Fisheries*, 18, 285–312. DOI: <https://doi.org/10.1111/faf.12180>
- Lüdecke D, Ben-Shachar MS, Patil I, Waggoner P & Makowski D (2021). performance: An R Package for Assessment, Comparison and Testing of Statistical Models. *The Journal of Open Source Software*, 6, 3139. DOI: <https://doi.org/10.21105/joss.03139>
- Meier HE, Kniebusch M, Dieterich C, Gröger M, Zorita E, Elmgren R, Myrberg K, Ahola MP, Bartosova A, Bonsdorff E, Börgel F, Capell R, Carlén I, Carlund T, Carstensen J, Christensen OB, Dierschke V, Frauen C, Frederiksen M, Gaget E, Galatius A, Haapala JJ, Halkka A, Hugelius G, Hünicke B, Jaagus J, Jüssi M, Käyhkö J, Kirchner N, Kjellström E, Kulinski K, Lehmann A, Lindström G, May W, Miller PA, Mohrholz V, Müller-Karulis B, Pavón-Jordán D, Quante M, Reckermann M, Rutgersson A, Savchuk OP, Stendel M, Tuomi L, Viitasalo M, Weisse R & Zhang W (2022). Climate change in the Baltic Sea region: a summary. *Earth System Dynamics*, 13, 457–593. DOI: <https://doi.org/10.5194/esd-13-457-2022>
- Mäkinen K, Rajasilta M, Ruuskanen S, Karpela T, Lauerma A & Sahlstén J (2023). Effects of incubation temperature and maternal phenotype on Baltic herring (*Clupea harengus membras*) eggs and larvae: an experimental study. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 81, 1052–1065. DOI: <https://doi.org/10.1139/cjfas-2023-0032>

- Möllmann C, Kornilovs G, Fetter M & Köster FW (2005). Climate, zooplankton, and pelagic fish growth in the central Baltic Sea. *ICES Journal of Marine Science*, 62, 1270–1280. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.icesjms.2005.04.021>
- Ogonowski M (2012). *Studies on Baltic Sea mysids* [Doctoral thesis in Marine Ecology]. Stockholm University, Stockholm.
- Oksanen J, Simpson GL, Blanchet FG, Kindt R, Legendre P, Minchin PR, O'Hara RB, Solymos P, Stevens MHH, Szoecs E, Wagner H, Barbour M, Bedward M, Bolker B, Borcard D, Borman T, Carvalho G, Chirico M, De Caceres M, Durand S, Evangelista HBA, FitzJohn R, Friendly M, Furneaux B, Hannigan G, Hill MO, Lahti L, Martino C, McGlenn D, Ouellette MH, Ribeiro Cunha E, Smith T, Stier A, Ter Braak CJF & Weedon J (2022). *vegan: Community Ecology Package*. Saatavilla: <https://CRAN.R-project.org/package=vegan> (viitattu 24.3.2026)
- Óskarsson GJ & Taggart CT (2006). Fecundity variation in Icelandic summer-spawning herring and implications for reproductive potential. *ICES Journal of Marine Science*, 63, 493–503. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.icesjms.2005.10.002>
- Peck MA, Kanstinger P, Holste L & Martin M (2012). Thermal windows supporting survival of the earliest life stages of Baltic herring (*Clupea harengus*). *ICES Journal of Marine Science*, 69, 529–536. DOI: <https://doi.org/10.1093/icesjms/fss038>
- Peltonen H, Raitaniemi J, Parmanne R, Eklund J, Nyberg K & Halling F (2002). Age determination of Baltic herring from whole otoliths and from neutral red stained otolith cross sections. *ICES Journal of Marine Science*, 59, 323–332. DOI: <https://doi.org/10.1006/jmsc.2001.1156>
- Poirier M, Listmann L & Roth O (2017). Selection by higher-order effects of salinity and bacteria on early life-stages of Western Baltic spring-spawning herring. *Evolutionary Applications*, 10, 603–615. DOI: <https://doi.org/10.1111/eva.12477>
- Polte P, Gröhsler T, Kotterba P, von Nordheim L, Moll D, Santos J, Rodriguez-Tress P, Zablotki Y & Zimmermann C (2021). Reduced Reproductive Success of Western Baltic Herring (*Clupea harengus*) as a Response to Warming Winters. *Frontiers in Marine Science*, 8, 589242. DOI: <https://doi.org/10.3389/fmars.2021.589242>
- Popovik NT, Cizmek L, Babic S, Strunjak-Perovic I & Coz-Rakovac R (2023). Fish liver damage related to the wastewater treatment plant effluents. *Environmental Science and Pollution Research*, 30, 48739–48768. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11356-023-26187-y>
- Rahikainen M, Hoviniemi K, Mäntyniemi S, Vanhatalo J, Helle I, Lehtiniemi M, Pönni J & Kuikka S (2017). Impacts of eutrophication and oil spills on the Gulf of Finland herring stock. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 74, 1218–1232. DOI: <https://doi.org/10.1139/cjfas-2016-0108>
- Rajasilta M & Aneer G. (toim.) (2006). *Herring spawning and spawning grounds in the northern Baltic Sea: present knowledge and recommendations for regular monitoring*. Tutkimusraportti, Pohjoismaiden ministerineuvosto, 65 p.
- Rajasilta M, Eklund J, Hänninen J, Kurkilahti M, Kääriä J, Rannikko P & Soikkeli M (1993). Spawning of herring (*Clupea harengus membras* L.) in the Archipelago Sea. *ICES Journal of Marine Science* 50, 233–246. DOI: <https://doi.org/10.1006/jmsc.1993.1026>

- Rajasilta M, Eklund J, Hänninen J, Vuorinen I & Laine P (2015). Female Baltic herring *Clupea harengus* allocate resources from growth to reproduction in poor feeding conditions. *Journal of Fish Biology*, 86, 575–591. DOI: <https://doi.org/10.1111/jfb.12577>
- Rajasilta M, Hänninen J & Vuorinen I (2014). Decreasing salinity improves the feeding conditions of the Baltic herring (*Clupea harengus membras*) during spring in the Bothnian Sea, northern Baltic. *ICES Journal of Marine Science*, 71, 1148–1152. DOI: <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsu047>
- Rajasilta M, Laine P & Eklund J (2006). Mortality of Herring Eggs on Different Algal Substrates (*Furcellaria* spp. and *Cladophora* spp.) in the Baltic Sea – An Experimental Study. *Hydrobiologia*, 554, 127–130. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10750-005-1012-9>
- Rajasilta M, Laine P & Hänninen J (2001). Ovarian weight of the Baltic herring (*Clupea harengus membras*) in relation to spawning time in the Archipelago Sea, northern Baltic. *ICES Journal of Marine Science*, 58, 106–113. DOI: <https://doi.org/10.1006/jmsc.2000.0994>
- Rajasilta M, Mäkinen K, Ruuskanen S, Hänninen J & Laine P (2021). Long-Term data reveal the associations of the egg quality with abiotic factors and female traits in the Baltic herring under variable environmental conditions. *Frontiers in Marine Science*, 8, 698480. DOI: <https://doi.org/10.3389/fmars.2021.698480>
- Rajasilta M, Paranko J & Laine PT (1997). Reproductive characteristics of the male herring in the northern Baltic Sea. *Journal of Fish Biology*, 51, 978–988. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1997.tb01536.x>
- Rosciszewski-Dodgson MJ & Cirella GT (2024). Environmental drivers affecting the status of top commercial fish stocks in the Baltic Sea: review. *Frontiers in Marine Science*, 11, 1399707. DOI: <https://doi.org/10.3389/fmars.2024.1399707>
- Rosenthal H, Klumpp D & Willführ J (1988). Influence of sperm density and contact time on herring egg fertilization. *Journal of Applied Ichthyology*, 4, 79–86. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.1988.tb00470.x>
- Rönkkönen S, Ojaveer E, Raid T & Viitasalo M (2004) Long-term changes in Baltic herring (*Clupea harengus membras*) growth in the Gulf of Finland. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 61, 219–229. DOI: <https://doi.org/10.1139/f03-167>
- Silva FFG, Slotte A, Johannessen A, Kennedy J & Kjesbu OS (2013). Strategies for partition between body growth and reproductive investment in migratory and stationary populations of spring-spawning Atlantic herring (*Clupea harengus* L.). *Fisheries Research*, 138, 71–79. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2012.07.013>
- Suikkanen S, Pulina S, Engström-Öst J, Lehtiniemi M, Lehtinen S & Brutemark A (2013). Climate change and eutrophication induced shifts in northern summer Plankton communities. *PLoS ONE*, 8, e66475. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0066475>
- Takasuka A (2018). Biological mechanisms underlying climate impacts on population dynamics of small pelagic fish. Teoksessa: *Fish population dynamics, monitoring, and management: Sustainable fisheries in the Eternal Ocean* (Smith JA, Tanaka H toim.), 19–50. Springer, Tokio. DOI: https://doi.org/10.1007/978-4-431-56621-2_3
- Valjus J (2018). Turun edustan merialueen kalataloudellinen yhteistarkkailu 2017–2018. Länsi-Uudenmaan vesi ja ympäristö ry, raportti 724.

- Van Damme CJG, Dickey-Collas M, Rijnsdorp AD & Kjesbu OS (2009). Fecundity, atresia, and spawning strategies of Atlantic herring (*Clupea harengus*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 66, 2130–2141. DOI: <https://doi.org/10.1139/f09-153>
- Viitasalo M & Bonsdorff E (2022). Global climate change and the Baltic Sea ecosystem: direct and indirect effects on species, communities and ecosystem functioning. *Earth System Dynamics*, 13, 711–747. DOI: <https://doi.org/10.5194/esd-13-711-2022>
- Vines CA, Yoshida K, Griffin FJ, Pillai MC, Morisawa M, Yanagimachi R & Cherr GN (2001). Motility initiation in herring sperm is regulated by reverse sodium-calcium exchange. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 99, 2026–2031. DOI: <https://doi.org/10.1073/pnas.042700899>
- Wickham H (2016). *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer, Cham. DOI: <https://doi.org/10.1007/978-3-319-24277-4>
- Xie X, Zhang C, Zulfahmi I, Mbokane E & Cao Q (2026). Fatty liver in fish: metabolic drivers, molecular pathways and physiological solutions. *Animals*, 16, 236. DOI: <https://doi.org/10.3390/ani16020236>

Liitteet

Liite 1. Koiraiden ominaisuuksien tilastolliset erot

Taulukko 1. Tutkimusalueiden koiraiden ominaisuuksien tilastollisesti merkitsevät erot toisiinsa nähden Kruskal-Wallis testin ja pareittain Wilcoxonin-testin pohjalta. Taulukossa on ilmoitettu Kruskal-Wallis testin testisuureen arvo (χ^2), vapausasteet (df), p-arvo (tilastollisesti merkitsevät p-arvot on lihavoitu) ja parivertailujen merkitsevyys. Parivertailun ns tarkoittaa ei-merkitsevää, tilastollisesti merkitsevät parivertailut on merkitty kirjaimin: L Lauttasaari (n = 15), V Viittakari (n = 15) ja G Grangrundet (n = 15), (N = 45). Näytteet on kerätty aikavälillä 28.4.- 3.6.2025. Ominaisuuksista som. K tarkoittaa somaattista kuntokerrointa, Fulton K Fultonin kuntokerrointa, GSI gonadosomaattista indeksiä ja HSI hepatosomaattista indeksiä.

	χ^2	df	p-arvo	parivertailut
pituus (cm)	6,65	2	0,04	ns
paino (g)	14,61	2	< 0,001	L-V, V-G
gonadipaino (g)	14,88	2	< 0,001	L-V, V-G
ikä (v)	5,93	2	0,052	ns
som. K	7,92	2	0,02	L-V
Fulton K	14,25	2	< 0,001	L-V, V-G
GSI	12,99	2	0,002	L-V, V-G
HSI	34,38	2	< 0,001	L-V, L-G V-G
hedelmöitysaste (%)	30,96	2	< 0,001	L-V, L-G V-G
siittiösolutiheys (milj./ml)	24,49	2	< 0,001	L-G, V-G

Liite 2. Koiraiden siittiösolujen tiheys tutkimusalueittain

Taulukko 2. Siittiösolujen määrä (milj./ml) tutkimusalueiden silakkakoirilla. Siittiösolutiheyden koiraskohtainen keskiarvo \pm keskihajonta. Koiraskohtainen siittiösolutiheys on laskettu kuuden kyvettiruudun tiheyksien keskiarvona.

Suomenlahti, kutujakson alku 28.4.2025	Airisto, kutujakson alku 12.5.2025	Airisto, kutujakson loppu 3.6.2025
79,00 \pm 12,28	87,00 \pm 7,95	40,50 \pm 5,43
43,50 \pm 7,31	66,67 \pm 6,89	49,83 \pm 7,22
32,00 \pm 5,25	82,17 \pm 11,13	52,17 \pm 14,70
41,00 \pm 8,65	84,17 \pm 11,94	40,00 \pm 7,04
38,83 \pm 9,45	101,00 \pm 19,85	24,67 \pm 2,73
33,50 \pm 13,90	118,50 \pm 8,92	41,17 \pm 1,83
43,67 \pm 4,23	44,33 \pm 5,99	38,50 \pm 4,28
53,17 \pm 7,39	70,50 \pm 18,49	22,83 \pm 7,99
52,33 \pm 4,72	73,17 \pm 17,39	47,17 \pm 4,71
41,17 \pm 10,26	69,67 \pm 11,71	49,17 \pm 7,11
45,00 \pm 8,22	72,17 \pm 6,94	54,50 \pm 3,39
50,33 \pm 9,16	61,33 \pm 15,91	59,50 \pm 4,76
44,50 \pm 6,75	67,17 \pm 17,00	36,83 \pm 6,68
45,00 \pm 3,29	64,17 \pm 4,83	30,50 \pm 6,66
40,33 \pm 14,51	113,33 \pm 40,79	41,67 \pm 5,01

Liite 3. Koiraiden hedelmöityssaste (%) tutkimusalueittain

Taulukko 3. Hedelmöityssasteet (%) tutkimusalueiden silakkakoirilla. Hedelmöityssasteen koiraskohtainen keskiarvo \pm keskihajonta. Koiraskohtainen hedelmöityssaste on laskettu kolmen toiston keskiarvona.

	Suomenlahti, kutujakson alku 28.4.2025	Airisto, kutujakson alku 12.5.2025	Airisto, kutujakson loppu 3.6.2025
	96,88 \pm 0,65	92,17 \pm 2,78	88,22 \pm 6,39
	98,07 \pm 0,97	96,50 \pm 1,74	90,52 \pm 2,88
	97,80 \pm 0,56	95,92 \pm 1,19	88,41 \pm 1,71
	97,33 \pm 1,22	95,51 \pm 0,86	84,90 \pm 2,51
	97,88 \pm 1,33	96,70 \pm 1,97	89,46 \pm 1,74
	97,36 \pm 1,58	93,29 \pm 2,60	83,51 \pm 6,74
	97,69 \pm 0,98	92,95 \pm 3,91	84,54 \pm 3,36
	97,44 \pm 1,06	94,32 \pm 4,29	83,33 \pm 3,54
	93,18 \pm 1,88	91,13 \pm 0,87	87,24 \pm 2,53
	93,38 \pm 0,85	98,02 \pm 1,05	85,07 \pm 1,17
	97,67 \pm 1,63	95,97 \pm 0,18	88,20 \pm 3,70
	96,34 \pm 1,91	96,66 \pm 1,06	92,99 \pm 0,73
	93,42 \pm 3,03	96,72 \pm 1,89	90,80 \pm 3,27
	95,74 \pm 0,91	95,97 \pm 3,13	91,44 \pm 1,74
	95,34 \pm 1,15	96,65 \pm 1,71	87,89 \pm 1,25

Liite 4. Naaraiden ominaisuudet

Taulukko 4. Tutkimusalueiden naaraiden biologiset ominaisuudet ja hedelmöityssaste. Hedelmöityssasteelle on esitetty keskihajonta. Otoskoot: Lauttasaari (n = 3); Grangrundet (n = 3); Viittakari (n = 3). Näytteet on kerätty aikavälillä 28.4.- 3.6.2025.

Tutkimusalue	pituus (cm)	paino (g)	gonadipaino (g)	munapaino (mg)	hedelmöityssaste (%)
Lauttasaari	17,1	32,8	3,81	0,13	97,59 \pm 0,48
Lauttasaari	23,5	100,2	17,85	0,14	96,81 \pm 2,07
Lauttasaari	17,6	32,4	5,21	0,13	95,70 \pm 1,55
Grangrundet	16,7	28,4	4,01	0,12	95,36 \pm 1,84
Grangrundet	15,9	23,4	3,00	0,15	93,94 \pm 2,55
Grangrundet	17,1	28,9	4,11	0,16	96,39 \pm 0,39
Viittakari	17,9	35,2	3,69	0,17	88,30 \pm 2,11
Viittakari	17,5	31,7	5,30	0,15	84,74 \pm 1,57
Viittakari	16,5	25,6	2,19	0,10	90,26 \pm 2,18