

PRO GRADU –TUTKIELMA

SIROKATKARAVUN VAIKUTUS KOLMIPIIKKIIN JA  
PERUSTUOTANTOON POHJOISELLA ITÄMERELLÄ

Jarkko Kallio

HELSINGIN YLIOPISTO  
Ympäristötieteiden Laitos  
Ympäristöekologia  
Helmikuu 2017



Tiedekunta - Fakultet - Faculty Bio- ja Ympäristötieteellinen tdk		Laitos - Institution - Department Ympäristötieteiden laitos	
Tekijä - Författare - Author Jarkko Kallio			
Työn nimi - Arbetets titel Sirokatkaravun vaikutus kolmipiikkiin ja perustuotantoon pohjoisella Itämerellä			
Oppiaine - Läroämne - Subject Ympäristöekologia			
Työn laji/ Ohjaaja - Arbetets art/Handledare - Level/Instructor Maisterin tutkielma / Ulrika Candolin		Aika - Datum - Month and year Helmikuu 2017	Sivumäärä - Sidoantal - Number of pages 66 pp.
<p>Tiivistelmä - Referat – Abstract</p> <p>Ihmisen toiminnan seurauksena tapahtuva tulokaslajien leviäminen on kasvava ongelma. Tulokaslajeilla oletetaan yleensä olevan negatiivisia vaikutuksia ekosysteemeihin, sillä ne uhkaavat biodiversiteettiä ja ekologisten systeemien tasapainoa. Invaasion kanssa samanaikaiset muutokset ekosysteemissä voivat vaikuttaa invaasioon tai voimistaa tulokaslajin aiheuttamia vaikutuksia. Sirokatkarapu <i>Palaemon elegans</i> on tulokaslaji, joka on viime aikoina levinnyt pohjoisen Itämeren alueelle. Alueella on tapahtunut monia ekologisia muutoksia viime vuosikymmenten aikana, ja ennen kaikkea perustuotanto on lisääntynyt. Yleinen keskitason saalistaja, Kolmipiikki <i>Gasterosteus aculeatus</i>, Saalistaa laiduntajia ja sitä kautta lisää perustuotannon määrää. Sirokatkarapu sen sijaan on omnivori joka syö sekä levää että eläimiä. Kolmipiikin yksilötiheys on lisääntynyt viime vuosikymmeninä, mikä on voinut olla osasy perustuotannon lisääntymiseen. Mikäli sirokatkaravun invaasio vaikuttaa kolmipiikin levinneisyyteen, se voisi vaikuttaa myös perustuotannon määrään. Viimeaikaiset tutkimukset osoittavat, että sirokatkaravut vaikuttavat kolmipiikin lisääntymiskäyttäytymiseen, mutta vaikutusta lisääntymisen onnistuvuuteen tai poikasten selviytymiseen ei tunneta.</p> <p>Tässä tutkimuksessa selvitettiin, vaikuttaako sirokatkarapu kolmipiikin yksilömääriin tai poikasten selviytymiseen. Tutkimus koostui kahdessa osasta: Kenttäseurannasta ja mesokosmikokeesta. Kenttäseurannassa kolmipiikki- ja sirokatkarapuyksilöitä pyydystettiin pleksiansoilla kolmesta matalasta lahdesta kahdesta syvyydestä. Seuranta tehtiin touko- elokuussa 2015. Alueiden yksilömäärien ja pituuksien suhteen tutkimiseen käytettiin Kruskal-Wallisn varianssianalyysillä ja syvyyksien välisiä Mann-Whitneyn U-testillä. Sirokatkaravun vaikutusta kolmipiikkiin tutkittiin Kovarianssianalyysillä. Hypoteesinä oli, että kolmipiikin ja sirokatkaravun yksilömäärät ja/tai koko korreloisivat negatiivisesti, mikä kertoisi niiden välisestä peto-saalistussuhteesta tai resurssikilpailusta. Mesokosmikokeessa kolmipiikin poikasia altistettiin sirokatkaravuille sekä vieraalle kolmipiikille, ja eri käsittelyiden välisiä muuttujia tutkittiin Kruskal-Wallisn varianssianalyysin avulla. Lisäksi muuttujien välisiä korrelaatioita tutkittiin Spearmanin korrelaatiokertoimen avulla.</p> <p>Kolmipiikin ja sirokatkaravun esiintymisessä ei havaittu kenttäseurannan perusteella merkitseviä yhteyksiä, eikä sirokatkaravun katsottu tämän tutkimuksen perusteella vaikuttavan kolmipiikin populaatioon. Sen sijaan alueellisia eroja havaittiin molempien esiintymisessä. Mesokosmikokeessa ongelmaksi muodostui, ettei toistoja saatu riittävästi, joten tulosten merkittävyys jäi kyseenalaiseksi. Sirokatkarapujen yksilömäärän kasvu ei todennäköisesti vaikuta kolmipiikin pesinnän onnistumiseen, sillä sirokatkarapujen määrä rannikolla lähti kasvuun vasta kesä-heinäkuussa, kun taas kolmipiikit aloittavat pesinnän aiemmin keväällä. Kolmipiikkikoiraat myös puolustavat pesäänsä aggressiivisesti, ja saalistus ei ole omnivoriselle sirokatkaravuille välttämätöntä. Ensisijaisesti ne laiduntavat rihmamaista viherlevää ja saalistavat sen seassa eläviä selkärangattomia. Sirokatkaravut syövät kuitenkin mätiä, jos sitä tarjotaan, joten ne voisivat olla uhka kaloille jotka eivät hoida mätiä tai poikasia aktiivisesti. Sirokatkaravun invaasio Itämereen on vasta hyvin tuore tapaus, mutta se voi vaikuttaa rihmamaisen levän kertymiseen rannikoilla. Se saalistaa joitain selkärangattomia, mutta voi olla myös itse ravinnon lähde esimerkiksi turskalle.</p>			
Avainsanat - Nyckelord Sirokatkarapu, kolmipiikki, vieraslaji, Itämeri, rehevöityminen			
Säilytyspaikka - Förvaringsställe - Where deposited Ympäristötieteiden laitos			
Muita tietoja - Övriga uppgifter - Additional information			





Faculty Faculty of Biological and environmental sciences	Department Department of environmental sciences	
Author Jarkko Kallio		
Title The effect of <i>Palaemon elegans</i> on a native fish and the accumulation of primary production in the northern Baltic sea		
Subject Environmental ecology		
Level/Instructor Master's thesis / Ulrika Candolin	Month and year February 2017	Number of pages 66 pp.
Abstract <p>The spreading of non-indigenous species by human activities is a growing problem globally. Invasive species are generally assumed to have negative impacts on ecosystems, because they threaten biodiversity and the balance of ecological systems. Other simultaneous changes in the ecosystem can impact, or intensify the effects of, the invasion. The invasive rock shrimp <i>Palaemon elegans</i>, is an invasive species that has spread to the Baltic sea via human introduction in the early 2000's. There have also been drastic changes in the ecology of Baltic sea, particularly the increase of primary production. A common mesopredator, the three-spined stickleback <i>Gasterosteus aculeatus</i>, has greatly increased in number in the Baltic sea in recent years. It is presumed to influence the primary production by predation of zooplankton grazers. <i>P. elegans</i> is an omnivore that both grazes filamentous green algae, as well as preys upon the invertebrate grazers that live amongst the algae. If the invasion of <i>P. elegans</i> influences the populations of stickleback, it might also influence the accumulation of primary production. Recent studies have shown, that <i>P. elegans</i> can potentially influence the reproductive behavior of stickleback, but the effect on the success of reproduction has not been proven.</p> <p>This study was composed of two parts: field monitoring and a mesocosm experiment. In the monitoring, individuals of stickleback and <i>P. elegans</i> were caught, counted and measured in three shallow bays and two depths from May to August of 2015. The differences in number of caught individuals were analyzed using Kruskal-Wallis analysis of variance and differences in lengths were analyzed with Mann-Whitney U-test. The effect of <i>P. elegans</i> on sticklebacks was analyzed using covariance analysis. The hypothesis was, that the amount of <i>P. elegans</i> and stickleback or their lengths would show negative correlation, which could be a sign of interaction through predation or resource competition. In the mesocosm experiment stickleback fry were exposed to <i>P. elegans</i> or a non-parent stickleback in tanks with filamentous algae <i>Cladophora glomerata</i> and associated fauna. The resulting differences in fry number, fry size and the amount of algae between treatments in the tanks were analyzed with Kruskal-Wallis analysis of variance. Correlations between variables were analyzed using Spearman's rank-order correlation. The hypothesis was that <i>P. elegans</i> would have a negative effect on the amount of fry through predation, or the size of the fry through perceived predation risk.</p> <p>In the field study, no significant correlations were found between <i>P. elegans</i> and sticklebacks, and therefore the results do not suggest a causal link between the two species. Differences between the areas were found, which were attributed to physical differences between the areas. In the mesocosm experiment not enough repetitions were accumulated to provide reliable results.</p> <p>The increase of <i>P. elegans</i> in the Baltic sea is most likely not going to affect the three-spined stickleback via direct predation. <i>P. elegans</i> appears in the shallow bays where sticklebacks reproduce later in the year and it consumes mainly algae and invertebrates. Even though <i>P. elegans</i> will feed on fish eggs if there is an opportunity, stickleback males defend their nests fiercely. The invasion of <i>P. elegans</i> in the Baltic sea is very recent, but it can affect the accumulation of filamentous algae due to their great number. It feeds on invertebrates, but can itself be a potential food item in the diet of ie. cod.</p>		
Keywords <i>Palaemon elegans</i> , Three-spined stickleback, invasive species, Baltic sea, eutrophication		
Where deposited Department of environmental sciences		
Additional information		



## SISÄLLYSLUETTELO

<b>JOHDANTO</b> .....	<b>1</b>
1.1 TULOKASLAJIT .....	1
1.1.1 Tulokaslajit vesiekosysteemeissä .....	2
1.1.2 Tulokaslajit ravintoverkossa .....	3
1.2 ITÄMERI .....	5
1.2.1 Lajisto.....	7
1.2.2 Rehevöityminen .....	8
1.2.3 Tulokaslajit Itämeressä.....	10
1.2.4 Ravintoverkkojen muutokset .....	11
1.3 KOLMIPIIKKI.....	13
1.3.1 Habitaatti ja Ravinto.....	14
1.3.2 Lisääntyminen.....	15
1.3.3 Ympäristön muutosten vaikutus kolmipiikkiin.....	16
1.4 PALAEMON ELEGANS.....	18
1.4.1 Habitaatti ja ekologia .....	19
1.4.2 Ravinto ja merkitys saaliina.....	20
1.4.3 Lisääntyminen .....	21
1.5 TUTKIMUKSEN TARKOITUS.....	22
<b>2 MATERIAALIT JA METODIT</b> .....	<b>23</b>
2.1 KENTTÄTUTKIMUS.....	23
2.1.1 Tutkimuksen ajanjakso, yksilöiden lasku ja mittaus .....	24
2.1.2 Tutkimusalueet .....	25
2.2 MESOKOSMIKOE.....	28
2.2.1 Koirasaltaat .....	29
2.2.2 Mesokosmit.....	30
2.2.3 Kokeen aloitus.....	30
2.2.4 Kokeen ajanjakso .....	31
2.2.5 Kokeen lopetus .....	31
2.3 TILASTOLLISET ANALYYSIT.....	32
2.3.1 Kenttäkoe .....	32
2.3.2 Mesokosmikoe.....	34

<b>3</b>	<b>TULOKSET .....</b>	<b>35</b>
3.1	KENTTÄTUTKIMUS.....	35
3.1.1	<i>Yksilömäärä .....</i>	<i>35</i>
3.1.2	<i>Pituus .....</i>	<i>39</i>
3.1.3	<i>Sirokatkaravun vaikutus kolmiipiikin yksilömääriin.....</i>	<i>43</i>
3.2	MESOKOSMIKOE.....	44
3.2.1	<i>Käsittelyn vaikutus .....</i>	<i>45</i>
3.2.2	<i>Spearmanin järjestyskorrelaatiokerroin.....</i>	<i>47</i>
<b>4</b>	<b>TULOSTEN TARKASTELU .....</b>	<b>48</b>
4.1	SIROKATKARAVUN VAIKUTUS KOLMIPIIKIN POPULAATIOON .....	48
4.2	AJAN JA PAIKAN VAIKUTUS LAJIEN ESIINTYVYYTEEN .....	49
4.3	REHEVÖITYMINEN .....	50
4.4	MERKITYS RAVINTOVERKOLLE JA MUILLE LAJEILLE .....	52
4.5	UUSIA KYSYMYKSIÄ JA TULEVAISUUDEN TUTKIMUSKOhteITA .....	53
<b>5</b>	<b>KIITOKSET .....</b>	<b>55</b>
<b>6</b>	<b>LÄHTEET .....</b>	<b>55</b>



## **Johdanto**

### **1.1 Tulokaslajit**

Ihminen on aina levittänyt mukanaan joko tahallisesti ja tahattomasti lajeja, kuten kotieläimiä, satokasveja, tai tuholaisia, ja tämän seurauksena suurinta osaa maapallon alueista dominoivat tänä päivänä tulokaslajit (Didham et al. 2005). Tulokaslajien leviäminen on edelleen kasvava ilmiö, jota pidetään vakavana uhkana monille ekosysteemeille. Tulokaslajit uhkaavat biodiversiteettiä, ekosysteemien tasapainoa, ekosysteemipalveluita sekä taloudellista toimintaa kuten kalastusta (Kolar & Lodge, 2001; Simberloff et al., 2013). Tulokaslajien leviämistahti kiihtyy edelleen, pääasiassa globaalin tavaraliikenteen kasvun myötä (Mooney & Cleland, 2001). Suuret samanaikaiset muutokset ympäristössä voivat helpottaa vieraslajien invaasiota, sillä elinympäristössä tapahtuvat muutokset horjuttavat sen tasapainoa ja luovat mahdollisia ekolokeroita uusille lajeille (Didham et al., 2007).

Tulokaslajeja pidetään yleisesti ottaen ongelmallisina niiden valtaamalleen ekosysteemille aiheuttaman potentiaalisen uhan vuoksi, mutta ekologisten systeemien ja tulokaslajien monimuotoisuuden vuoksi invaasioiden todellisia vaikutuksia on hyvin hankala arvioida (Blackburn et al., 2011; Didham et al. 2005; Kolar & Lodge, 2001; van Kleunen et al. 2010). Suurin osa Eurooppaan vakiintuneista vieraslajeista on terrestrisiä kasveja tai selkärangattomia, mutta suhteessa suurempi osa Euroopan akvaattisista vieraslajeista aiheuttaa muutoksia ekosysteemeissä ja voi uhata biodiversiteettiä. Etenkin Pohjanmeri ja Itämeri ovat alueita, joilla on paljon vieraslajeja jotka aiheuttavat jonkinlaisia muutoksia (Vilà et al., 2010).

Ekosysteemissä tapahtuvat samanaikaiset muutokset vaikeuttavat osaltaan invaasion ekologisten vaikutusten ennustamista ja myöhempää arvioimista

(Blackburn et al., 2011; van Kleunen et al. 2010). Useimmiten uudet tulokkaat eivät sopeudu niille vieraaseen elinympäristöön, mutta mikäli eliö selviytyy ja perustaa pysyvän kannan, se voi olla joko hyvin harmiton ja jopa täydentää ekosysteemin toimintaa, tai se voi aiheuttaa suuria negatiivisia vaikutuksia ekosysteemipalveluihin tai muiden lajien kykyyn selvitä ympäristössä vaikuttaen siten myös niiden evoluutioon (Didham et al. 2005; Mooney & Cleland, 2001; Olenin et al. 2006). Tulokaslajit voivat myös toimia vektoreina alkuperäispopulaatioille vaarallisille taudinaiheuttajille tai parasiiteille, joille ne ovat itse vastustuskykyisiä (Martorelli et al. 2012).

Tulokaslajin aiheuttamat välittömät seuraukset voivat olla tuhoisia, mutta sen luomat uudet olosuhteet ekosysteemissä vaikuttavat muiden lajien elinolosuhteisiin, ja ajan myötä muut lajit sopeutuvat uuden lajin aiheuttamaan tilanteeseen (Freeman & Byers, 2006; Mooney & Cleland, 2001). Vieraslajit voivat aiheuttaa sukupuuttoja tai myötävaikuttaa niiden syntymiseen esimerkiksi predaation, resurssikilpailun tai ympäristön muokkaamisen myötä, mutta on usein vaikeaa määrittää, kuinka suuri osuus jonkin lajin sukupuutosta on vieraslajin aiheuttamaa, sillä niin monet ympäristötekijät vaikuttavat lajin kykyyn selvitä elinympäristössään (Gurevitch & Padilla, 2004).

### **1.1.1 Tulokaslajit vesiekosysteemeissä**

Terrestrisiin lajeihin verrattuna akvaattiset lajit voivat hyödyntää paremmin ympäristöä myös vertikaaliseen suuntaan, ja voivat kulkea pitkiäkin matkoja passiivisesti veden mukana. Lajeja on kulkeutunut ihmisen mukana aina joko tahallisesti tai tahattomasti. Laivaliikenne on edelleen, ja kasvavassa määrin, merkittävin tulokaslajeja levittävä tekijä maailman vesistöjen välillä, sillä rahtilaivojen painolastivesien mukana kulkeutuu runsaasti eliöitä (Galil et al., 2014). Muita keinoja leviämiseksi ovat esimerkiksi tahallinen istutus tai laivojen runkoihin kiinnittyminen.

Tulokaslajit aiheuttavat muutoksia biodiversiteetissä ja ekosysteemien toiminnassa luomalla uusia lajisuhteita, vaikka ne eivät kuitenkaan Euroopassa ole yleisesti ottaen uhanneet ekosysteemien toimintaa (Olenin et al., 2006). Itämeren vieraslajeista noin 43 %:n on todettu aiheuttavan muutoksia ekosysteemissä (Vilà et al., 2010). Hyvin tunnettu esimerkki tästä on koukkuvesikirppu *Cercopagis pengoi*, joka on vakiintunut merkittäväksi osaksi monien Itämeren planktivorien ravintoa, ja vaikuttaa siten energian kulkeutumiseen pelagisessa ravintoverkossa (Antsulevich & Välipakka, 2000; Ojaveer et al., 1998).

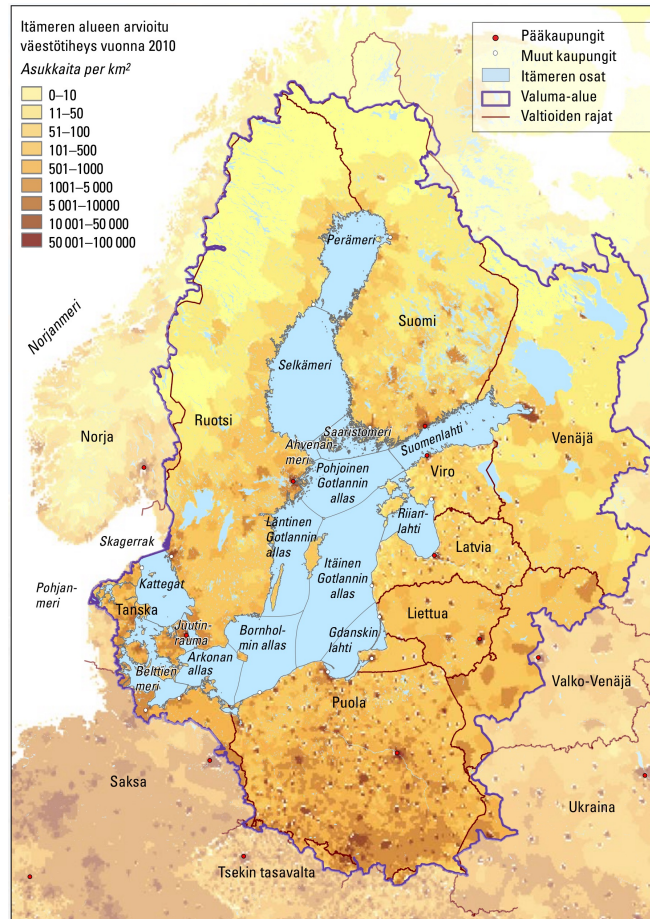
### 1.1.2 Tulokaslajit ravintoverkossa

Uudella alueella tulokaslajit joutuvat sopeutumaan paikalliseen ravintoverkkoon, jolloin ne muuttavat kotoperäistenkin lajien ravinnonsaantia tai saalistuksen uhkaa. Dramaattisimmat tulokaslajien vaikutukset liitetään usein tapauksiin, joissa tehokas petoeläin tuhoaa endeemisiä lajeja alueilta, jotka ovat ennen olleet pedoista vapaita. Kuuluisa esimerkki on Guamin saarelle ihmistoiminnan mukana levinnyt Ruskopuukäärme *Boiga irregularis*, joka aiheutti nopeasti paikallisten lintulajien kantojen romahduksen, ja on lisäksi aiheuttanut merkittävää vahinkoa lisko- ja lepakkolajistolle sekä paikallisten ihmisten harjoittamalle kanankasvatukselle (Rodda & Savidge, 2007). Saaliseläimet ovat evoluution myötä kehittäneet monia keinoja petojen välttelyyn, mutta ne eivät välttämättä reagoi akuutisti uuden vieraslajisaalistajan läsnäoloon, vaikka tämä muistuttaisi läheisesti alueella luontaisesti esiintyvää saalistajaa, sillä tulokkaan ulkoasu tai sen lähettämät kemialliset signaalit saattavat erota ratkaisevasti kotoperäisestä saalistajasta (Freeman & Byers, 2006; Kuehne & Olden, 2012).

Uudet lajit vaikuttavat väistämättä ekosysteemin energian ja ravinteiden kiertoon. Detrituksen hajotus on ekosysteemin toiminnan kannalta oleellinen prosessi, ja vieraslajit voivat muuttaa ravinteiden kiertoa esimerkiksi tuottamalla uudenlaista hajotettavaa kariketta, tai toimimalla tehokkaampina hajottajina ja hajottajayhteisön saalistajana (Ashton et al. 2005; Carvalho et al., 2016).

Tulokaslajit voivat muuttaa kotoperäisten petojen saalistuskäyttäytymistä ja tarjota vaihtoehtoisen saalistuskohteen, mikä voi suojata näiden aiemmin saalistamia lajeja predaatiolta ja kasvattaa petojen populaatioita lisääntyneen ravinnonsaannin myötä (Johnson et al., 2010; Rakauskas et al., 2013). Esimerkiksi koukkuvesikirppu *Cercopagis pengoi* on tulokaslaji, joka muodostaa nykyään tärkeän osan Itämeren pelagisten planktivorien ravinnosta (Antsulevich & Välipakka, 2000; Peltonen et al. 2004). Mustatäplätokosta on tullut invaasionsa jälkeen merkittävä saalislaji kalastaville linnuille ja kaloille Yhdysvaltain koillisosassa (Johnson et al., 2010) ja Itämeressä Liettuan rannikolla, ja lisäksi sen omaan ruokavalioon kuuluu Itämeren toinen tulokaslaji, vaeltajasimpukka *Dreissena polymorpha* (Rakauskas et al. 2013).

## 1.2 Itämeri



Kuva 0.1. Itämeren valuma-alue, altaan jakautuminen osiin ja väestön tiheys valuma-alueella © SYKE 2014

Itämeri on geologisesti nuori murtovesiallas, joka on muodostunut viime jääkauden jälkeen, ja maankohoamisen myötä, nykyisen kaltaiseksi noin 2000-3000 vuotta sitten. Se on maailman toiseksi suurin murtoveden allas, joka on eristynyt muista suolaisen- ja makean veden altaista. Sen keskisyvyys on alle 60 metriä, ja pohja on jakautunut kynnysten erottamiksi altaiksi (kuva 1.1). Ainoa yhteys muuhun mereen ovat kapeat Tanskan salmet, ja siksi valuma-alueelta tulevan valunnan osuus Itämereen tulevasta vedestä on erittäin merkittävä. Veden

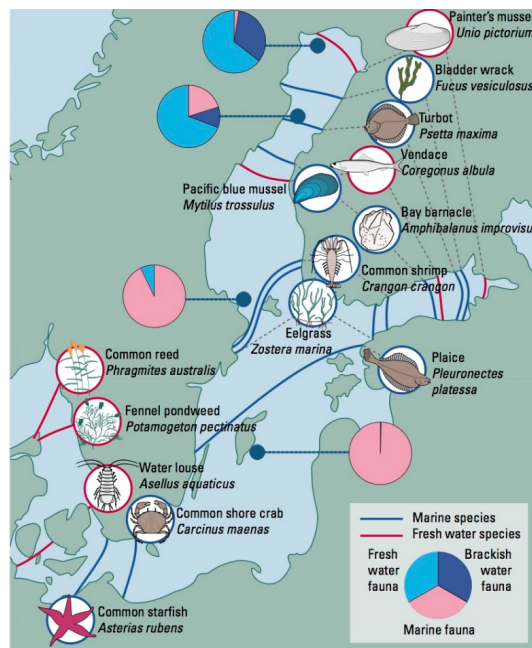
virtaus Tanskan salmissa on tavallisesti pois päin Itämerestä, sillä Itämereen tulee valuma-alueelta enemmän vettä kuin mitä siitä haihtumalla poistuu (Hänninen et al. 2000).

Valuma-alueelta tuleva makeampi vesi kerrostuu suolaisemman veden päälle, mikä aiheuttaa veden hitaan vaihtuvuuden kanssa sen, että eliöt kuluttavat pohjaa lähellä olevan suolaisen veden hapen loppuun. Kun vesi ei pääse vaihtumaan, syvänteisiin syntyy happikatoja. Itämereen virtaa kuitenkin Tanskan salmien läpi jonkin verran suolaista vettä jatkuvasti, ja suolapitoisuus kasvaa mitä lähempänä salmia ollaan (Hänninen et al., 2000). Veden virtaus salmissa voi oikeissa olosuhteissa kääntyä voimakkaasti Itämereen päin, mikä aiheuttaa niin sanotun suolapulssin, jolloin Itämeren syvänteisiin virtaa runsaasti hapekasta ja suolaista vettä. Suolapitoisuuden muutokset Itämeressä määrittävät hyvin pitkälti sen lajien, etenkin planktonlajien, esiintyvyyden, ja ilmastonmuutoksen myötä lisääntyvän sadannan arvioidaan vähentävän suolapitoisuutta ja vaikeuttavan siten merilajien selviytymistä Itämeressä (Hänninen et al., 2000; Snickars et al., 2015). Suolaisuus vaikuttaa ennen kaikkea planktonyhteisöihin ja sitä kautta koko ravintoverkkoon (Hänninen et al., 2000).

Itämeren tiheään asuttu ja suuri valuma-alue, kerrostuminen, hidas veden vaihtuvuus (noin 25 vuotta), satunnaiset suolapulssit ja sen vähäinen lajisto tekevät siitä alttiin ympäristössä tapahtuville muutoksille kuten ravinteiden ulkopuoliselle lisäykselle (Jansson, 1997). Pohjois-Atlantin ilmasto vaikuttaa merkittävästi Itämeren olosuhteisiin, sillä se määrittää Tanskan salmien kautta tulevien suolapulssien voimakkuuden ja yleisyyden, jotka ovat elintärkeitä useille Itämeren merilajeille (Hänninen et al., 2000).

### 1.2.1 Lajisto

Itämeren historiaan kuuluu viimeisintä jääkautta seuranneita makean-, suolaisen- ja murtoveden jaksoja, joten sen lajisto on sekoitus meri- ja makeanveden lajeja sekä vieraslajeja, joiden esiintyvyyden rajat ovat monesti yhteydessä Itämeren suolapitoisuuden sen eri osissa. Itämeressä on suhteellisen vähän lajeja, johtuen sen lyhyestä geologisesta iästä sekä eristäytyneisyydestä, joten kilpailu on rajoittunutta mikä tekee Itämerestä otollisen vieraslajien invaasioille (Bonsdorff, 2006). Makean veden lajien esiintyvyys on rajoittunut lähinnä rannikon lähetyville sekä Suomen- ja Pohjanlahden pohjukoihin joissa suolapitoisuus on matala (Kuva 1.2). Itämeren merilajien määrä vähenee suolagradientin mukana Tanskan salmista poispäin kuljettaessa siten, että Suomen- ja Pohjanlahden perukoilla esiintyy enää murto-osa Tanskan salmissa elävistä lajeista (Leppäkoski et al., 2002).



Kuva 0.2. Itämeren joidenkin lajien esiintyvyyksien rajat, mistä huomataan kuinka makean veden lajien lukumäärä kasvaa Suomen- ja pohjanlahden pohjukoihin kohti, kun taas merilajit vähenevät (Furhman et al., 2014)

Itämeren vähälajisuus tarkoittaa, että sen ravintoverkot ovat suhteellisen yksinkertaisia, jolloin muutos yhden lajin yksilömäärissä ulkoisen tekijän toimesta voi aiheuttaa merkittäviä muutoksia koko ravintoverkkoon.

### 1.2.2 Rehevöityminen

Itämeri on 1960-luvun jälkeen lisääntyneen ravinteiden valunnan myötä muuttunut kirkasvetisestä ja oligotrofisesta vesialueesta hyvin rehevöityneeksi (HELCOM, 2011). Rehevöitymistä pidetään suurimpana uhkana Itämeren ekosysteemeille ja sen tuottamille ekosysteemipalveluille (Bonsdorff et al., 1997). Noin 5% ravinteista on peräisin rannikolla sijaitsevista pistelähteistä, ja loput tulevat jokien mukana valuma-alueilta (HELCOM, 2011). Ravinteiden pitoisuudet ja suhteet vaihtelevat kuitenkin myös Itämeren eri osissa (Andersen et al., 2011). 60- ja 70-lukujen aikana herännyt ympäristötietoisuus ja huoli Itämeren tilasta johtivat toimenpiteisiin, joiden avulla Itämereen kohdistuvia ravinne- ja kemikaalipäästöjä on saatu hillittyä, mutta rehevöityminen ja syvänteiden happikadot ovat edelleen suuri ongelma ja ilmastonmuutos uhkaa romuttaa jo saavutettuja päämääriä (Elmgren et al. 2015).

Ravinteiden lisääntyneet määrät ovat aiheuttaneet etenkin yksivuotisten viherlevien, esimerkiksi *Cladophora glomerata* tai *Ulva spp.* biomassan lisääntymistä monivuotisten levien, kuten hyvänä Itämeren tilan indikaattorina pidetyn ja monille lajeille habitaatin kannalta tärkeän rakkolevän *Fucus vesiculosus*, kustannuksella. Myös keväinen uusien leväalkioiden määrä on tärkeä rihmamaisten levien leväkukintojen voimakkuuden määrittäjä, johon laiduntajien määrä ja yhteisö rakenne vaikuttaa merkittävästi (Eriksson et al. 2009; Lotze et al. 2000). Rehevöityminen yhdessä laiduntajiin kohdistuvan muuttuneen predaatiopaineen kanssa vaikuttaa merkittävästi levän kokonaistuotantoon (Sieben et al., 2011).



### 1.2.2.1 Ravinnepäästöjen lähteet

Pääasialliset ravinteiden kanavat Itämereen ovat jokien valunta, ilmakehän laskeuman mukana tuleva typpi, rannikon pistelähteet, hajakuormitus ja laivojen päästöt. Lisäksi pohjaan sedimentoituneet ravinteet, pääasiassa fosfori, voivat kiertoon palatessaan aiheuttaa sisäistä kuormitusta (HELCOM, 2014). Itämeren vähäisistä veden liikkeistä ja jakautuneesta pohjanmuodosta johtuen pistemäiset päästölähteet vaikuttavat pääasiassa paikallisesti, vaikka rehevöitymisongelma on koko Itämeren laajuinen (Bonsdorff et al. 1997).

Lisääntynyt orgaaninen aines lisää pohjaan vajotessaan hajottajien hapenkulutusta, mikä yhdessä veden hitaan vaihtuvuuden kanssa aiheuttaa Itämeren syvänteisiin happikatoja. Hapettomat alueet eivät voi ylläpitää kuin hyvin rajallista eliöyhteisöä, ja syvänteisiin kerääntyy eliöille myrkyllistä rikkivetyä. Itämeren hapettomat alueet ovat kymmenkertaistuneet viime vuosisadan aikana, mikä yhdistetään lisääntyneiden ravinnepäästöjen lisäksi ilmaston lämpenemiseen, mikä lisää eliöiden hapenkulutusta edelleen ja pahentaa siten ongelmaa (Carstensen et al. 2014).

### 1.2.2.2 Rehevöitymisen vaikutukset eliöihin

Rehevöityminen näkyy selkeimmin tavallisille asukkaille kiusallisina syanobakteerikukintoina ja veden samentumisena mökkirannassa. Sillä on kuitenkin pitkälle kantautuvia vaikutuksia ravintoverkkojen rakenteeseen ja eliöiden käyttöön muuttuneiden elinolosuhteiden kautta. Rehevöitymisen on todettu vaikuttavan kalojen lisääntymiskäyttäytymiseen (Candolin et al. 2007; Candolin & Salesto 2006) sekä muuttavan kalanpoikasten reagoitua petojen läsnäoloon (Engström-Öst et al. 2007). Se muuttaa myös leväkasvuston seasta suojaa hakevien poikasten käyttäytymistä, kun entisen kaltaisia habitaatteja on vähemmän käytettävissä (Engström-Öst et al., 2007). Myös petokalojen

ravinnonsaanti voi heikentyä sameammassa vedessä, varsinkin jos peto saalistaa pääasiassa näön avulla (Pekcan-Hekim et al. 2013). Sameuden on havaittu vaikuttavan myös hauen poikasten piiloutumishalukkuutta vähentävästi saalistajan kemiallisten signaalien vaikutuksesta (Lehtiniemi et al., 2005). 1970-luvun alusta asti Rehevöitymistä on pidetty ensisijaisena uhkana saaristomeren ekosysteemeille lisääntyneen perustuotannon aiheuttaman samentumisen, ajalehtivien levälautojen ja kala- sekä pohjaeläinyhteisöjen muutosten vuoksi (Bonsdorff et al., 1997).

### 1.2.3 Tulokaslajit Itämeressä

Itämeren murtovetisyys tekee siitä vaikean valloittaa meri- tai makean veden lajeille luontaisen leviämisen kautta, mutta laivaliikenne ja muu ihmisen toiminta on poistanut maantieteelliset esteet muihin murtovesialueisiin, ja tämä on mahdollistanut paremmin Itämeren oloihin sopeutuvien tulokaslajien pääsyn Itämereen. Tulokaslajeja on Itämeren joka osassa, mutta eniten niitä tavataan Puolan ja Suomen rannikolla ja vähiten Pohjanlahdessa (Galil et al., 2014; HELCOM, 2012). Vuosien 1970 ja 2013 välisenä aikana vieraslajien määrä Itämeressä on kasvanut 86 %; Itämeressä oli vuonna 2012 havaittu 118 tulokaslajia, joista noin 90 muodosti pysyviä kantoja (Galil et al., 2014; HELCOM, 2012). Itämeren tulokaslajit ovat pääasiassa peräisin Kaspian- ja Mustanmeren alueelta (n. 29 %), josta ne saapuvat Volga-Itämeren-vesireittiä pitkin, sekä Pohjois-Amerikasta (n. 23 %) (HELCOM, 2012).

Tulokaslajit ovat Itämeressä, kuten muissakin vesistöissä, uhka biodiversiteetin lisäksi ekosysteemipalveluille sekä ihmisten elinkeinoille. Mittavia taloudellisia vahinkoja ovat aiheuttaneet ainakin Kaspianpolyyyppi *Cordylophora caspia*, Merirokko *Balanus improvisus*, Koukkuvesikirppu *Cercopagis pengoi* ja vaeltajasimpukka *Dreissena polymorpha* (Leppäkoski et al., 2002). Koukkuvesikirppu vaikuttaa predaation kautta monille kalalajeille tärkeän ravintokohteen, *Eurytemora affinis* –hankajalkaisen, populaatioihin (Maiju

Lehtiniemi & Gorokhova, 2008). Tulokaslajien ei tiedetä aiheuttaneen minkään lajin sukupuuttoa Itämeressä, vaikka joidenkin paikallisten lajien populaatiot ovatkin vähentyneet (Leppäkoski et al., 2002).

#### 1.2.4 Ravintoverkkojen muutokset

Itämeren nykyinen tila on ravinnekuorman ja oseanografisten prosessien lisäksi muotoutunut ihmisen ravintoverkkoihin aiheuttamien muutosten myötä. Huippupetojen, turskan *Gadus morhua* sekä eri hyljelajien, kantojen romahdus pyynnin, ja turskan tapauksessa Itämeren suolapitoisuuden muutosten myötä, on vähentänyt pieniin pelagisiin planktivorikaloihin, pääasiassa silakkaan *Clupea harengus membras* ja kilohailiin *Sprattus sprattus*, kohdistuvaa predaatiopainetta viime vuosisadan alun jälkeen, mikä on mahdollistanut niiden kantojen kasvun ja nousemisen avainlajiasemaan (Österblom et al., 2007). Turskan kanta oli vähentynyt 80-luvulla oletettavasti myös huonontuneiden fysiologisten olosuhteiden myötä, mutta viime aikoina parantunut suola- ja happipitoisuus ei ole auttanut turskan kantoja elpymään, oletettavasti koska kasvanut kilohailipopulaatio saalistaa tehokkaasti turskanpoikasille tärkeää *Pseudocalanus* spp- eläinplanktonia, jolloin ravinnonsaanti rajoittaa turskanpoikasten selviytymistä (Casini et al., 2009). Kilpailu eläinplanktonravinnosta on myös todennäköisin syy viime vuosikymmeninä tapahtuneeseen ahvenen *Perca fluviatilis* ja hauen *Esox lucius* kantojen romahdukseen (Ljunggren et al., 2010; Nilsson et al., 2004).

Tämän suuntaista kehitystä on havaittu myös muissa merissä: Mustassa meressä petokalojen ylikalastus on johtanut 1970-luvulla ravintoverkkojen balanssin horjumiseen ja pienikokoisten planktivorien kantojen kasvuun, vaikuttaen siten merkittävästi meren tilaa huonontavasti voimistaen etenkin samanaikaisen ravinteiden lisäyksen vaikutusta rehevöitymiseen (Daskalov, 2002). Myös Frank et al. (2005) osoittivat tutkimuksessaan, kuinka kaupallinen, etenkin turskaan

kohdistunut, kalastus on ajanut yhdessä ravinteiden lisäyksen kanssa koillis-Atlantin ravintoverkkojen muutosta huippupedoista aina perustuottajiin asti. Petokalojen ylippyynti on aiheuttanut Itämeressä keskitason saalistajien määrän kasvun, mikä on vaikuttanut laiduntajien vähenemiseen ja siten kasvattanut perustuotantoa yhdessä lisääntyneen ravinteiden valunnan kanssa (Eriksson et al., 2009; Ljunggren et al., 2010).

#### **1.2.4.1** *Muuttuneen saalistuksen vaikutus ravintoverkkoon ja perustuotantoon*

Petojen ravintoverkkoon aiheuttama top-down-kontrolli on ravinteiden lisäästä (bottom-up) merkittävämpi tekijä eliöyhteistön rakenteen kannalta (Daskalov, 2002). Petojen vaikutus perustuotantoon riippuu kuitenkin niiden välisten trofiatasojen, etenkin eläinplanktonin, määrästä sekä lajikoostumuksesta (Eriksson et al., 2009). Muutokset laiduntajayhteisöissä vaikuttavatkin laidunnuksen tehokkuuteen, vaikka laiduntajien biomassassa pysyisikin näennäisesti samanlaisena (Sieben et al. 2011b). Trofiatasojen määrä, etenkin petojen läsnäolo, vaikuttaa hyvin paljon ekosysteemin kykyyn reagoida muihin samanaikaisiin häiriötekijöihin, kuten rehevöitymiseen (Eriksson et al. 2012). Pedon lisääntyneet kannat vaikuttavat sen saalistamien lajien trofiatason lajikoostumukseen suosien saalistusta hyvin vastustavia lajeja kuten kotiloita (Sieben et al. 2011b). Usein ravintoverkon muutoksilla on kauaskantoisia vaikutuksia, joita ei voida havaita välittömästi (Eriksson et al., 2012).

### 1.3 Kolmipiikki



© SHL 2012

Kuva 0.3. Kolmipiikki. © lapinkalatalouskeskus.net

Kolmipiikki *Gasterosteus aculeatus* on Itämeressä kotoperäisesti esiintyvä pienikokoinen keskitason saalistaja, jonka kannat ovat lähteneet jyrkkään nousuun 2000-luvulla seuraten petokalojen kantojen laskua, mikä viittaa kolmipiikin vapautumiseen predaatiokontrollista (Bergström et al., 2015). Kolmipiikin kasvaneiden kantojen on myös useissa tutkimuksessa todettu vaikuttavan negatiivisesti rannikon petokalojen populaatioihin (Bergström et al., 2015; Byström et al., 2015; Eriksson et al., 2011; Nilsson, 2006). Saalistuksensa, mikä kohdistuu lähinnä eläinplanktoniin ja levää laiduntaviin selkärangattomiin, kautta kolmipiikki voi vaikuttaa perustuotannon lisääntymiseen ja sen runsastuminen voi pahentaa Itämerta vaivaavaa rehevöitymisongelmaa (Ljunggren et al., 2010; Sieben et al., 2011). Kolmipiikkiyksilöiden fyysiset ominaisuudet muuttuvat nopeasti kun ne altistetaan erilaisiin ympäristöoloihin, mikä auttaa niitä sopeutumaan vaihteleviin oloihin (Garduño-Paz et al. 2010).

Kolmipiikeistä on voinut tulla avainlaji Itämeren rannikoiden ravintoverkoissa, sillä ne ovat tärkeä saaliskala ahvenelle ja hauelle, planktivoreina ne kilpailevat ravinnosta muiden kalojen kanssa ja keväisten vaellustensa myötä ne yhdistävät rannikon ja syvemmän veden ekosysteemejä. (Bergström et al., 2015). Itämeren pääaltaassa kolmipiikkien populaatiot voivat jo kasvaneet niin suuriksi, että ne alkavat olla resurssirajoitteisia (Lefébure et al., 2014).

### 1.3.1 Habitaatti ja Ravinto

Itämeren kolmipiikit viettävät suurimman osan vuodesta ulappa-alueilla, mutta sukukypsät yksilöt saapuvat huhti-toukokuussa rannikon mataliin lahtiin lisääntymään, josta ne palaavat ulapalle elo-syyskuussa valon määrän vähenemisen ja lämpötilan laskun myötä (Vrat, 1949). Kolmipiikin vapautuminen predaatiosta vähentää niiden saalistamia laiduntajia ja vaikuttaa energian siirtymiseen alemmilla trofiatasoilla ylemmäs (Sieben et al., 2011a).

Kolmipiikin ravinto on monipuolista; se suosii eläinplanktonravintoa, mutta sen vähentyessä siirtyy saalistamaan enenevässä määrin pohjaeläimiä ja muita ravintokohteita (Ibrahim & Huntingford, 1989). Kolmipiikin tärkeintä talviravintoa on isokokoinen eläinplankton, joka ovat sille kaikkein energiatehokkainta ravintoa (Ibrahim & Huntingford 1989; Peltonen et al., 2004). Keväisten kutumuuttojensa aikana kolmipiikki saalistaa eläinplanktonin lisäksi pohjaeläimiä sekä muiden kalojen mätiä ja pieniä poikasia, voidaan tuhota kokonaisen vuosiryhmän samalta alueelta jossa se lisääntyy (Nilsson, 2006), millä on merkittävä vaikutus sitä saalistavien petojen kantoihin paikallisesti (Bergström et al., 2015). Kolmipiikin pienen koon vuoksi on kuitenkin erittäin merkittävää, mihin aikaan kolmipiikit ja petokalat lisääntyvät, sillä nopeasti kasvavat petokalojen poikaset ovat alttiita kolmipiikin saalistukselle vain kehityksensä alkuvaiheessa (Byström et al., 2015). Monimuutteisessa habitaatissa kolmipiikeissä on havaittu tapahtuvan fenotyypinen ruumiinmuodon muutos, jossa muiden muutosten ohella niiden suu pienenee ja siirtyy lähemmäs kuonoa (Garduño-Paz et al., 2010). Koska pienikokoisena kalana sen saalistuskyky on vahvasti saaliin koosta riippuvaista (Byström et al., 2015), tämä voi heikentää niiden kykyä saalistaa petokalojen poikasia keväisin ja edesauttaa niiden kantojen palautumista. Se on myös esimerkki kolmipiikin kyvystä mukautua nopeasti muuttuviin oloihin jopa yhden sukupolven sisällä.

### 1.3.2 Lisääntyminen

Kolmipiikit lisääntyvät matalissa lahdissa keväisin, joissa niiden määrä on suurin kudun alkuvaiheilla huhti-toukokuussa, mutta kudun alkamisajankohta määräytyy tarkemmin valon määrän ja ravinnon saatavuuden mukaan (Swarup, 1958).

Yksilöiden määrä rannikolla vähenee syksyä kohti aikuisten yksilöiden kuollessa tai liikkeessä takaisin ulapalle (Bergström et al. 2015). Kolmipiikit lisääntyvät erittäin suurissa tiheyksissä joissain lahdissa, mutta niitä ei kenties tavata ollenkaan toisissa, mikä vähentää niiden aiheuttamaa predaatiopainetta muiden kalojen poikasille (Byström et al., 2015).

#### 1.3.2.1 Pesän rakennus

Kudun alkuvaiheessa koiraat saavan voimakkaan sinipunaisen kutuväriytyksen, ja ne rakentavat muutaman senttimetrin kokoisen pesän pohjaan pohjamateriaalista ja levästä. Koiras suosii pesäpaikaksi avointa paikkaa runsaasti rehevöityneen sijaan, mutta rakentaa pesän myös runsaskasvuiseen ympäristöön paremman vaihtoehdon puuttuessa (Candolin & Salesto, 2006). Pesä sulautuu hyvin ympäristöön ja sen läpi kulkee tunneli, jonka seinämiä koiras vahvistaa suustaan erittämällään limalla (Vrat, 1949). Pesän rakenne ja koko ovat kullekin koiralle yksilöllisiä ominaisuuksia, joilla on arveltu olevan evolutiivisia vaikutuksia, sillä pesän ominaisuudet voivat vaikuttaa poikasten selviytymiseen (Rushbrook et al., 2008).

#### 1.3.2.2 Kutu ja poikasten hoitaminen

Koiraat houkuttelevat naaraita pesään esittämällä erilaisia johdattelevia-, leyhytteleviä- sekä siksak-liikkeitä joiden tarkoitus on ohjata naaras pesän suuntaan tai ilmaista reviiriä muille koiraille. Naaras laskee koiraan rakentamaan tunnelipesään 100-150 mätimunaa, jotka kiinnittyvät tiiviisti toisiinsa (Vrat, 1949). Tämän jälkeen koiras hedelmöittää mädin maidillaan ja jää tämän jälkeen

vartioimaan pesää ja hoitaa mätää sekä poikasia siihen asti, kunnes ne lähtevät pesästä (Pressley, 1981). Yksi koiras voi houkuttaa pesäänsä useamman naaraan peräkkäin. Koiraat hoitavat kaikki jälkeläisten hoitoon liittyvät tehtävät, ja naaraat poistuvat kutualueelta laskettuaan mätimunansa.

Poikasten kuoriutumisaika riippuu ympäröivän veden lämpötilasta. Kuoriutuminen tapahtuu noin viikossa veden ollessa 18-19 °C, mutta Itämeressä pintaveden lämpötila on touko-kesäkuussa parhaimmillaankin alle 15 °C (Swarup, 1958; Siegel & Gerth 2014). Poikaset viettävät kesän rannan lähetyvillä, mutta syyskuun jälkeen niiden on siirryttävä ulapalle talvehtimaan eläinplanktonravinnon vähentyessä rannikolla (Bergström et al., 2015). Rannikolla poikaset suosivat rannan suojaisia habitaatteja, mutta poikastiheyden kasvaessa ne joutuvat valitsemaan myös avoimia paikkoja (Candolin & Selin, 2012).

### **1.3.3 Ympäristön muutosten vaikutus kolmipiikkiin**

#### **1.3.3.1 Rehevöityminen**

Itämeren rehevöitymisen vaikutukset ovat kaikkein voimakkaimmat rannikolla, ja siksi ne vaikuttavat myös kolmipiikkiin niiden lisääntymisaikana. Fysikaalisen ympäristön muutos veden samentumisen ja lisääntyneen makrolevän tuotannon kautta näkyy ensisijaisesti huonontuneena näkyvyytenä. Näkyvyys on merkittävä tekijä kaloille petojen ja saaliin havaitsemisen vuoksi, ja huonoissa näkyvyysoloissa muiden aistien merkitys korostuu. Kolmipiikkien pariutumiskäyttäytyminen on eritoten visuaalisiin signaaleihin perustuvaa (kts. kappale 1.3.2), joten näkyvyyden huonontuminen vaikuttaa eritoten sen lisääntymisen onnistumiseen.

Koiras kuluttaa paljon resursseja kutuasun muodostamiseen sekä muihin visuaalisiin signaaleihin naaraan houkuttelemiseksi. Rehevöityneessä ympäristössä kolmipiikit käyttävät enemmän resursseja parin etsimiseen ja



houkuttelemiseen, mutta tämä resurssien lisääntynyt käyttö ei johda suotuisampaan parinvalintaan (Candolin et al., 2007). Lisääntyneen makroleväbiomassan on todettu hidastavan kolmipiikkikoiraiden pesänrakennuksen alkamisaikaa, mikä myöhäistää pesän valmistumista vaikka se ei vaikutakaan pesän rakennusaikaan tai sen fyysisiin ominaisuuksiin (Candolin & Salesto, 2006), ja mikrolevän samentaman veden on todettu vaikuttavan pesän rakennusaikaan sekä pesän rakenteeseen (Wong et al. 2012). On toisaalta havaittu, että rehevöityneisiin oloihin tottuneet koiraat rakentavat pesän nopeammin kuin rehevöitymättömistä oloista kotoisin olevat, mikä viittaa koiraiden kykyyn sopeutua muuttuneisiin olosuhteisiin (Tuomainen & Candolin, 2013).

Huonomman näkyvyyden on myös todettu vähentävän koiraiden välistä kilpailua, jolloin useampi ”heikompi” koiras onnistuu pesinnässä (Candolin et al. 2014). Visuaalisten signaalien ollessa vähäiset, naaraat vähentävät kumppanin etsimiseen ja vertailuun käytettyä aikaa (Heuschele et al. 2012), mikä osaltaan vähentää valintaprosessin evolutiivista vaikutusta jälkeläisiin. Ympäristön fyysiset ominaisuudet vaikuttavat myös erittäin merkittävästi kolmipiikkien ruumiinmuotoon nuorena kehitysvaiheessa, millä on välittömiä vaikutuksia kolmipiikkien sopeutumiskykyyn (Garduño-Paz et al., 2010).

Rehevöitymisen välittömät vaikutukset, veden samentuminen ja näkyvyyden heikkeneminen levän määrän kasvaessa, vaikuttavat merkittävästi kolmipiikin käyttäytymiseen etenkin lisääntymisaikana, jolloin kolmipiikit oleilevat matalassa vedessä ja lähellä pohjaa. Ympäristön muutos muuttaa evolutiivisia valintaprosesseja yksilöiden selviytymiskyvyn muuttuessa, mikä voi ohjata lajin evoluutiota.

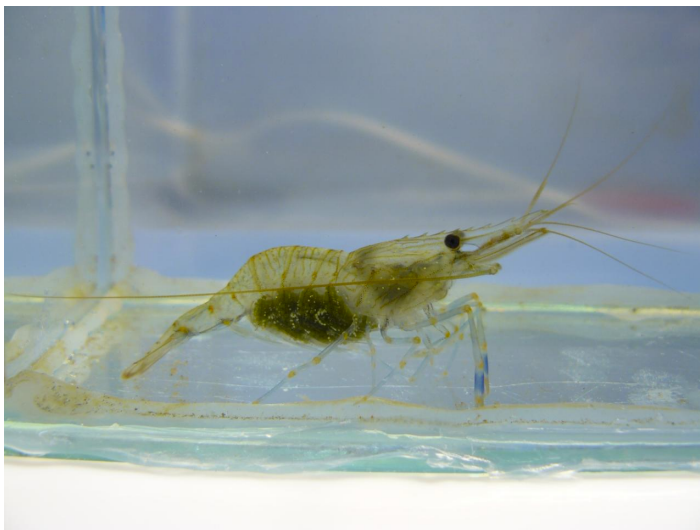
### **1.3.3.2 Ravintoverkon muutokset**

Itämeressä tapahtunut ravintoverkkojen muutos huippupetojen dominoimasta pienikokoisten planktivorien dominoimaksi on lisännyt kolmipiikkien kantoja, mikä on osaltaan voimistanut petokalojen kantojen laskua etenkin rannikon

petojen osalta. Petojen väheneminen vaikuttaa kolmipiikin käytökseen, sillä se on pienikokoisena kalana oivallista saalista monille pedoille. Vapautuminen predaatiosta voi vaikuttaa kolmipiikkien selviytymiskykyyn hyvinkin merkittävästi, sillä normaalissa tilanteessa saalistajan läsnäolo saa kolmipiikin poikaset hakeutumaan voimakkaammin kasvillisuuden suojaan ja vaikuttaa poikasten ravinnonhakua rajoittavasti (Candolin & Selin, 2012). Se vähentää myös kolmipiikkikoiraille ominaisia parittelukumppanin houkutteluliikkeitä ja reviirikäyttäytymistä (Candolin, 1997).

Kolmipiikkien määrän kasvu petojen vähenemisen seurauksena korreloi vahvasti myös kasvaneen rihmamaisen levän tuotannon kanssa. Rannikolla kolmipiikin tärkeimpiä saalislajeja ovat eläinplanktonin lisäksi erilaiset pohjan laiduntajat, joiden yhteisön rakennetta predaatio muokkaa vahvasti (Sieben et al. 2011b).

#### 1.4 Palaemon elegans



Kuva 0.4. Sirokatkarapunaaras, joka kantaa mätimunia. © Tarja katajisto, Vieraslajit.fi

Sirokatkarapu *Palaemon elegans* on Euroopan rannikoilla esiintyvä katkarapulaji, joka on 2000-luvulla levittäytynyt Etelä-Itämeren alueelle ja voi esiintyä matalissa, kivipohjaisissa lahdissa sekä satama-altaissa hyvin runsaslukuisena (Kallio henk. koht. havainto). *P. elegans*:ia on havaittu satunnaisesti Eteläisen Itämeren rannikolta jo 1920-luvulla, mutta pysyviä kantoja ja suuria lukumääriä on havaittu Puolan rannikolla vasta 2000-luvulla (Janas et al. 2004). Vaikka se esiintyy luontaisesti pitkin Euroopan rannikkoa ja välimerta aina Azoreilta Norjaan asti, sen kaakkois- ja pohjois-Itämereen levinneen populaation arvellaan geneettisten tutkimusten perusteella olevan peräisin Välimeren tai Mustan meren alueelta (Reuschel et al., 2010). Suomen rannikolta se on havaittu ensi kerran vuonna 2003 Tvärminnen edustalla olevasta Vindskärenistä, joka on myös yksi tähän tutkimukseen valituista alueista, ja nykyisin sitä on löydetty Suomen etelärannikolla Turun saaristosta Loviisaan ulottuvalla merialueella (Katajisto et al. 2013; Lavikainen & Laine, 2004). Laji on kuitenkin levinnyt Suomen rannikolla erittäin nopeasti, joten tieteellisen kirjallisuuden ilmoittamat levinneisyysalueet voivat olla jo vanhentunutta tietoa. Vieraslajit.fi- sivuston mukaan sen käyttäjät olisivat tehneet joitain yksittäisiä havaintoja sirokatkaravuista Selkämeren kansallispuiston läheltä Rauman edustalta, sekä läheltä Suomen ja Venäjän aluevesirajaa Suomenlahdella.

#### **1.4.1 Habitaatti ja ekologia**

Sirokatkarapu esiintyy kevästä syksyyn rannikon matalissa vesissä levän peittämällä kovilla pinnoilla kuten laitureiden äärellä tai kivisillä rannoilla, vuorovesi- ja muissa kalliolammikoissa, *Fucus*-vyöhykkeellä, hiekkapohjilla ja meriajokasniityillä. (Berglund, 1980 ja 1981; Janas et al., 2004; Lesutiene et al. 2014). Talveksi se siirtyy ravinnon huetessa pois rannikolta, ja esiintyy muutamasta metristä jopa kymmenien metrien syvyydessä (Janas & Baranska, 2008). Lajin koiraat elävät enintään arviolta noin 15 kuukautta, ja naaraat noin 21 kuukautta (Bilgin et al. 2009). Naaraat ovat lisäksi koiria kookkaampia, ja munia

kantavat naaraat keskimäärin muita naaraita suurempia (Łapińska & Szaniawska, 2006).

Sirokatkarapu muistuttaa läheisesti elintavoiltaan ja habitaatiltaan kahta muuta Itämeressä esiintyvää kotoperäistä katkarapua, leväkatkarapu *Palaemon adpersus*:ta ja hietakatkarapu *Crangon crangon*:ia, ollen kuitenkin molempia joustavampi elinolovaatimustensa, etenkin veden suolaisuuden, suhteen (Berglund, 1980; Łapińska & Szaniawska, 2006). *P. elegans* selviytyy *P. adpersusta* paremmin monissa erilaisissa habitaateissa, kun taas jälkimmäisempi on usein runsaslukuisempi vain meriajokasniityillä (Berglund 1980, Grabowski, 2006).

*P. elegans* sietää erittäin suurta suolapitoisuuden vaihtelua, mikä on mahdollistanut sen leviämisen Itämeressä jossa suolapitoisuus vähenee siirryttäessä kauemmas Tanskan salmista (Hänninen et al., 2000; Yazdani et al. 2009).

#### **1.4.2 Ravinto ja merkitys saaliina**

*P. elegans* on omnivori, jonka vaikutus perustuotannon kertymiseen on monimutkainen, sillä se laiduntaa rihmaleviä mutta saalistaa myös levän seassa eläviä selkärangattomia. *P. elegans*in ravinto on hyvin monipuolinen, mutta koostuu painoltaan suurimmaksi osaksi rihmamaisesta viherlevästä ja detrituksesta, joiden lisäksi sirokatkaravut saalistavat levän seassa ja pohjassa eläviä selkärangattomia (Janas & Baranska, 2008). Se voi saalistuksensa myötä aiheuttaa trophic cascade -ilmiön, joka vaikuttaa perustuotannon kertymiseen sitä lisäävästi, vaikka sen biomassasta suuri osa olisikin peräisin viherlevistä (Persson et al., 2008). *P. elegans*in ravinto vaihtelee huomattavasti sen elinalueen mukaan, mikä osoittaa sen olevan hyvin sopeutuvainen ja generalistinen laji (Janas & Baranska, 2008).

Sirokatkarapu kelpaa ravinnoksi useille kalalajeille, ja sen on Gdanskin lahdella tehdyssä tutkimuksessa havaittu käsittävän yli 90 % turskan *Gadus morhua* syömistä selkärangattomista (Gruszka & Więcaszek, 2011).

Omnivoristen tulokaslajirapujen on aiemmin todettu vähentäneen pintakasvillisuuden sekä rihmamaisen levän määrää, sekä muokanneen laiduntajayhteisöä valikoivan saalistuksen kautta vähentämättä kuitenkaan niiden kokonaisbiomassaa (Klose & Cooper, 2013). Ne ovat myös vaikuttaneet lajien elinympäristöön detrituksen hajotuksen ja hajottajayhteisön muokkaamisen myötä (Carvalho et al., 2016).

### 1.4.3 Lisääntyminen

Sirokatkarapunaaraat kantavat monien muiden rapujen tapaan mätimunia keskiruumiinsa alaosassa, kunnes ne kuoriutuvat. Sirokatkaravut ovat pohjimmiltaan merilaji, ja aiempien tutkimusten perusteella arveltiin, ettei se pystyisi lisääntymään Itämeressä sen matalan suolapitoisuuden vuoksi (Berglund, 1985). Tämä oli kuitenkin selkeästi virhearvio, sillä sirokatkarapu voi esiintyä Suomenkin rannikolla hyvin runsaslukuisena. On mahdollista, että Itämeren asuttaneen populaation alkuperä vaikuttaa tähän, sillä se on peräisin alueelta, jossa suolaisuus on pohjanmerta matalampi. Itämeren vähäsuolaisuus voi kuitenkin ajaa sirokatkaravun evoluutiota, sillä niiden naaraat tuottavat vähemmän ja isompia mätimunia verrattuna merivedessä eläviin alkuperäispopulaatioihin, ja matala suolapitoisuus nostaa poikasten kuolleisuutta mikä voi lisätä luonnonvalinnan vaikutusta (Berglund, 1985; Janas & Mańkucka, 2010). Mustan meren sirokatkarapunaaraiden on tutkimuksissa havaittu kantavan keskimäärin 1057 mätimunaa (Bilgin & Samsun, 2006), kun taas Itämeressä Puolan rannikolla keskimääräinen munien määrä on 597-818 (Janas & Mańkucka, 2010).

Munien kehitys alkaa keväällä todennäköisimmin valon määrän lisääntymisen käynnistämänä, mutta munien kehityksen alkamiseen ja nopeuteen vaikuttaa

veden lämpötila (Bilgin et al., 2009). Tästä syystä mahdollinen lisääntymisjakso on lyhyempi Itämeressä kuin populaation alkuperäisalueella.

### 1.5 Tutkimuksen tarkoitus

Itämeren ekologinen tila on kokenut suuria muutoksia viime vuosikymmeninä, ja vieraslajien invaasiot ovat potentiaalinen uhka sen biodiversiteetille ja ekosysteemien toiminnalle. Tutkimalla uusien tulokkaiden vaikutuksia kotoperäisiin lajeihin saadaan arvokasta tietoa, jonka avulla voidaan ohjalla ennaltaehkäiseviä toimia, joilla Itämereen kohdistuvia vieraslajien aiheuttamia vaikutuksia saadaan ennakoitua ja haittoja torjuttua. Esimerkiksi HELCOM kerää tietoa tulokaslajien vaikutuksista, ja sen tavoitteena on estää mahdollisimman tehokkaasti uusien, mahdollisesti haitallisten, tulokaslajien leviäminen Itämereen (HELCOM, 2012). Kolmipiikin viime aikoina kasvaneet populaatiot ja siitä seurannut korostunut merkitys Itämeren ravintoverkoissa tekevät siitä tärkeän tutkimuskohteen. Pro Graduni koostuu sekä mesokosmikokeesta että kenttäoloissa tehtävästä seurannasta, joiden perusteella voidaan selvittää sirokatkaravun ja kolmipiikin yhteisen esiintymisen korrelointia sekä sen mahdollista selitystä.

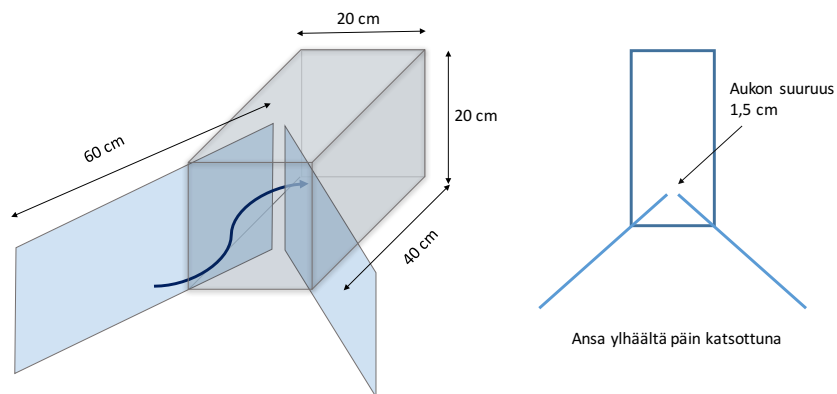
Hypoteesini ovat:

1. Sirokatkaravun kasvaneet yksilömäärät vaikuttavat negatiivisesti kolmipiikin yksilömääriin matalissa lahdissa predaation tai resurssikilpailun kautta.
2. Sirokatkaravujen läsnäolo vaikuttaa negatiivisesti kolmipiikin poikasten selviytymiseen saalistuksen kautta.
3. Sirokatkaravut vaikuttavat perustuotannon kertymiseen ja niiden vaikutus eroaa kolmipiikin vaikutuksesta, sillä ne omnivoreina syövät levää.

## 2 Materiaalit ja menet

### 2.1 Kenttätutkimus

Tässä tutkimuksessa selvitettiin kolmipiikin ja sirokatkaravun spaaialista ja ajallista esiintymistä ja niiden vaihteluita matalissa lahdissa Etelä-Suomen rannikolla keväällä ja kesällä kolmipiikin kutuaikaan. Kenttätutkimus tehtiin Hangossa, Tvärminnen eläintieteellisen aseman läheisillä alueilla. Tutkimusalueet sijaitsivat 2-3 kilometrin päässä toisistaan ja Tvärminnen asemasta. Pleksilasisia ansoja (Kuva 2.1 ja Candolin & Voigt, 2001) käytettiin yksilöiden keräämiseen kolmella lahdella (Kuva 2.2). Ansat asetettiin kolmeen sopivaan kohtaan kullakin lahdella siten, että joka kohtaan tuli kaksi ansaa: yksi 30 cm ja toinen 80 cm syvyyteen, jolloin kullekin lahdelle tuli kuusi ansaa. Paikat valittiin lahdissa siten, että eri syvyyksissä olevat ansat olisivat mahdollisimman lähekkäin.



*Kuva 2.1. Havainnekuva käytetyistä ansoista. Ansat koostuivat pleksilasisesta laatikosta ja kahdesta irrotettavasta ohjurilevystä (myös pleksiä). Ansoihin kuului lisäksi kiinnitysnaaru ja sen päässä oleva poiju, joita ei ole piirretty kuvaan.*

### 2.1.1 Tutkimuksen ajanjakso, yksilöiden lasku ja mittaus

Käytettävissä olevien ansojen määrästä (12 kpl) johtuen voitiin tutkia vain kahta aluetta kerrallaan. Ansat laskettiin kahdesti viikossa, joten kullekin alueelle ansat laskettiin noin kolme kertaa kahden viikon sisään, koska kukin alue oli vuorollaan tyhjänä (Taulukko 2.1.). Ansat laskettiin iltapäivällä kello 14:00-17:00, ja nostettiin seuraavana aamuna kello 8:00-12:00, riippuen sääolosuhteista ja yksilöiden määrästä ansoissa. Kaikki kalat ja katkaravut mitattiin 1 mm tarkkuudella, yksilömäärät laskettiin lajeittain ja yksilöt vapautettiin saman tien takaisin veteen. Kolmipiikit mitattiin niiden kuonon kärjestä pyrstöevän tyveen (Standard length, SL), ja katkaravut rostrumin kärjestä pisimmän telsonin kärkeen. Koe suoritettiin 8.5.2015-6.8.2015 välisenä aikana. Koe päätettiin lopettaa 6.8., koska havaittiin ettei kolmipiikkiyksilöitä juurikaan havaittu enää, mikä viittaa niiden siirtyneen ulapalle talvehtimaan.

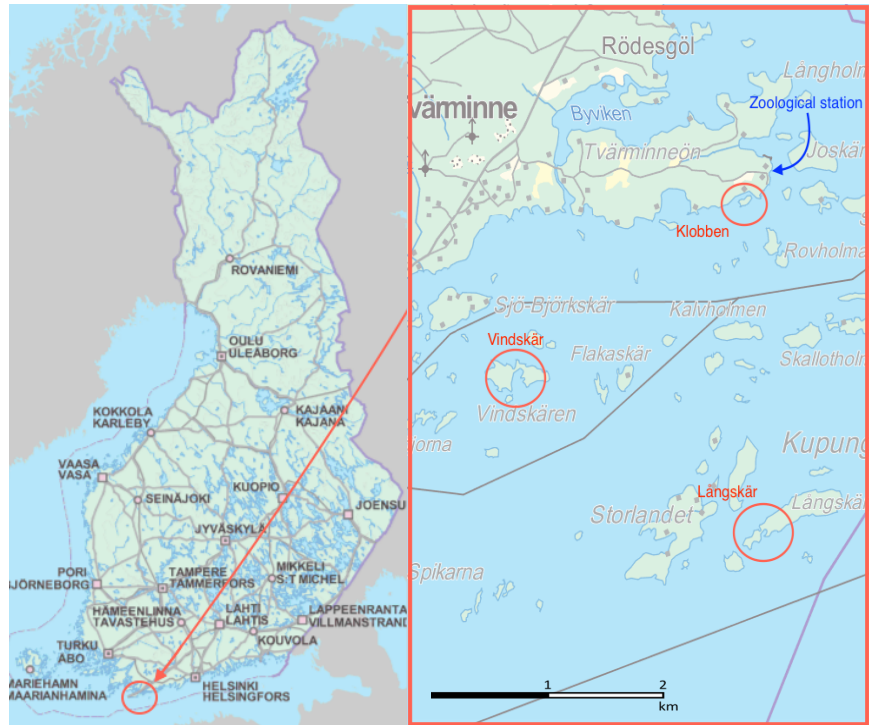
*Taulukko 2.1. Havainnollistus ansojen laskemispäivistä ja syklistä eri alueiden välillä viikottain. K = Ansat vietiin alueelle, E = ansoja ei viety.*

	viikko 1		viikko 2		viikko 3		viikko 4		jne.
Laskupäivä	1	2	3	4	5	6	7	8	
Långskär	K	K	E	K	K	E	K	K	
Vindskär	K	E	K	K	E	K	K	E	
Klobben	E	K	K	E	K	K	E	K	



## 2.1.2 Tutkimusalueet

Kaksi tutkimuksessa käytetyistä lahdista sijaitsivat erillisillä saarilla (Långskär ja Vindskären), ja yksi rannikolla (Klobben).



Kuva 2.2. Tutkimusalueiden sijainti Suomen kartalla. © maanmittauslaitos & karttapaikka.fi

### 2.1.2.1 Långskär

Matala lahti (maksimisyvyys n. 1,7 m) ulkosaariston rajoilla olevassa saarella, jossa vain kapea yhteys avomereen. Pohja on kivinen ja rihmamainen viherlevä peitti siitä suuren osan, etenkin kun *Cladophora glomerata* oli runsaimmillaan. Lähdessä oli vain vähän rakkolevää. Lahti oli suojassa aalloilta ja merkittäviä veden liikkeitä ei havaittu. Tutkittavien lajien lisäksi ansoista havaittiin seuraavia lajeja: Kymmenpiikki *Pungitius pungitius*, Hietatokko *Pomatoschistus minutus*, Hietakatkarapu *Crangon crangon* ja leväkatkarapu *Palaemon adpersus*.



Kuva 2.3. Långskärin tutkimusalue. Kuvan kolme numeroa esittävät kolmea tutkimuksessa käytettyä ansojen paikkaa. © Paikkatietoikkuna.fi

#### 2.1.2.2 Vindskär

Vindskär-saaren etelärannalla oleva Långskäriin verrattuna syvämpi, suurempi ja avoimempi lahti, jonka pohja oli pääosin kivinen, mutta osittain myös hiekkainen. Aallot olivat kohtalaisia, mikäli tuuli kääntyi oikean suuntaiseksi, jolloin ansat saattoivat hieman liikkua. Vindskärenissä esiintyi Långskäriä enemmän rakkolevää *Fucus vesiculosus*, mutta *C. glomerata* oli silti dominoivin makrolevä. Sivusaaliina saatiin leväkatkarapuja, kymmenpiikkejä ja hietatokkoja. Harvinaisempia tavattuja lajeja olivat siloneula *Nerophis ophidion*, ahven sekä

tunnistamattomaksi jäänyt suurikokoinen (120 mm) tokko, todennäköisesti mustatäplätokko *Neogobius melanostomus*.



Kuva 2.4. Vindskär. © paikkatietoikkuna.fi

### 2.1.2.3 Klobben

Pieni lahti, joka oli muodostunut kasvillisuuden, pääasiassa järviruo'on *Phragmites australis*, tukkimaan matalaan salmeen mantereen ja pienen saaren väliin. Pohja oli kalliota ja kiveä 30 cm syvyydessä, mutta syvemmillä 80 cm:ssä olevista ansoista kaksi oli usein hiekkapohjalla. Ranta oli avoin, joten kovalla tuulella aallokko oli huomattavaa mikä aiheutti ansojen liikkumista useasti. Rakkolevä ja rihmamaiset viherlevät olivat dominoivat perustuottajat, ja lisäksi

lahden pohja muodostui järviruo'osta. Sivusaaliina saatiin kymmenpiikkejä, hietatokkoja, leväkatkarapuja, siloneuloja, ahvenia ja lisäksi visuaalinen havainto tehtiin ainakin kahdesta isokokoisesta lahnasta *Abramis brama*.



Kuva 2.5. Klobben. © paikkatietoikkuna.fi

## 2.2 Mesokosmikoe

Mesokosmikoe suoritettiin touko-elokuussa 2015. Sen tarkoituksena oli selvittää, millainen vaikutus sirokatkaravuilla on kolmipiikin poikasten selviytymiseen ja kehitykseen, sekä perustuotannon kertymiseen. Kokeessa käytetyt kolmipiikki- ja sirokatkarapuyksilöt kerättiin lähisaarten matalista lahdista, samankaltaisista olosuhteista joissa kenttätutkimus suoritettiin käyttäen samoja pleksiansoja.

Yksilöt kerättiin toukokuussa laskemalla ansat iltaisin ja nostamalla ne seuraavana päivänä.

Laboratoriossa kolmipiikkejä ja sirokatkarapuja pidettiin erillisissä suurissa säilytysaltaissa, kunnes niitä tarvittiin kokeessa. Kolmipiikeistä eroteltiin lisäksi omiin altaisiinsa kutuasuiset koiraat sekä mätiä kantavat naaraat. Kaikissa altaissa oli meriveden läpjuoksutus, ja ne ruokittiin *ad libitum* joka toinen päivä, kolmipiikit surviaisen toukilla ja katkaravut surviaisentoukilla sekä murskatuilla Tetra-kalanruokahiutaleilla. Omnivoreina ne söivät myös altaisiin kasvanutta rihmamaista levää.

### **2.2.1 Koirasaltaat**

Koiraille valmisteltiin kutua varten noin 10 l muoviset altaat, joiden pohjalle asetettiin hiekalla täytetty astia, jossa oli tупpo *C. glomerata*-levää pesän rakentamista varten (Kuva 2.6). Altaaseen oli lisäksi laitettu muovinarusta valmistettua tekomerilevää hieman luonnollisemman ympäristön luomiseksi. Altaista läpjuoksutettiin merivettä hitaasti, ja ne pidettiin suojassa säältä ulkolämpötilassa. Kuhunkin altaaseen laitettiin kutuväriytyksen omaava koiras, jolle näytettiin reiällisen muoviastian sisällä olevaa naarasta päivittäin pesänrakentamiskäyttäytymisen stimuloimiseksi. Kun koiras oli rakentanut pesän hiekka-astiaan, samaan altaaseen laitettiin satunnaisesti valittu raskaana oleva naaras, jonka kanssa koiras sai lisääntyä. Naaras otettiin noin tunnin kuluttua pois, tai aiemmin mikäli se oli selkeästi laskenut mädin jo aiemmin, ja mätimunien annettiin kovettua tunnin verran. Mikäli naaras ei ollut laskenut mätimunia, yritettiin uudestaan seuraavana päivänä toisella naaraalla. Tunnin odotuksen jälkeen mätimunat eroteltiin pesästä varovasti, enimmäkseen vedet kuivattiin varovasti ja mätimunat punnittiin 0,01 g tarkkuudella, jonka jälkeen ne asetettiin takaisin pesään ja koko astia siirrettiin koiraan kanssa varsinaiseen mesokosmialtaaseen odottamaan poikasten kuoriutumista. Kokonaisuudessaan 19 paria onnistui kudussa.



Kuva 2.6. Koiraiden pesänrakennus- ja kutualla

### 2.2.2 Mesokosmit

Varsinaiset mesokosmit olivat muovisia puoliksi läpinäkyviä muoviastioita, joiden tilavuus oli noin 25,5 litraa. Niiden pohjalle oli asetettu verkko, johon oli neulottu 100 g *C. glomerata*-levää siten, että se peitti puolet mesokosmin pinta-alasta. Näin mesokosmiin luotiin avoin ja suojaisa habitaatti poikasille. Levä oli kerätty samalta alueelta kuin kokeessa käytetyt yksilöt, ja leväverkkoja oli pidetty isoissa akvaarioissa vähintään viisi päivää niiden sisältämän selkärangatonpopulaation homogenoimiseksi. Mesokosmien päälle asetettiin tiheäsilmäinen verkko estämään roskien tippuminen altaisiin ja suojaamaan koeyksilöitä linnuilta. Altaiden läpi juoksutettiin hitaasti merivettä, ja aikuisia kolmipiikkejä ruokittiin 4-5 surviaisentoukalla joka toinen päivä.

### 2.2.3 Kokeen aloitus

Poikasten kuoriutumisen jälkeen mesokosmeja tarkkailtiin säännöllisesti ja kun poikasten havaittiin lähteneen pesästä ja uivan vapaasti, koe aloitettiin. Kukin mesokosmi altistettiin jollekin kolmesta käsittelystä, jossa koiras sekä hiekka-astia pesineen poistettiin ja...

- 1) Kontrolli y
- 2) Koiras korvattiin toisella sattumanvaraisesti valitulla kolmipiikillä
- 3) Koiras korvattiin kahdella sirokatkaravulla

Korvaavat yksilöt punnittiin 0,01 g ja mitattiin yhden millimetrin tarkkuudella.

#### **2.2.4 Kokeen ajanjakso**

Koe kesti 30 vuorokautta kussakin mesokosmissa. Altaiden tila tarkistettiin joko joka toinen päivä, ja poikasten sijainti avoimen ja suojaisten habitaatin välillä pistettiin merkille. Tämä tuli kuitenkin kokeen edetessä koko ajan vaikeammaksi, sillä altaisiin kasvava rihmamainen levä sekä verkoista irtoileva kuollut levä samensivat altaan ja tekivät poikasten ja muiden yksilöiden näkemisen mahdottomaksi, jolloin poikasten sijainnin havainnointia ei jatkettu. Sameus aiheutti myös sen, että kolmen aikuisen kolmipiikin kuolemaa ei havaittu kuin vasta kokeen lopussa.

#### **2.2.5 Kokeen lopetus**

##### **2.2.5.1 Kolmipiikit ja sirokatkaravut**

Kokeen päättyessä kaikki poikaset kerättiin, tapettiin, laskettiin, punnittiin yhdessä ja säilöttiin 70 % etanoliin. Aikuiset kolmipiikit ja sirokatkaravut tapettiin, punnittiin, mitattiin ja säilöttiin 70 % etanoliin.

##### **2.2.5.2 Levät ja selkärangattomat**

Kaikki altaassa oleva levä harjattiin tiskiharjalla irti seinämistä ja verkosta veteen, jonka jälkeen vesi suodatettiin 0,5 mm siivilän läpi levän erottamiseksi.

Levämassasta eroteltiin selkärangattomat käsin nyppimällä, ja ne tunnistettiin vähintään heimotasolle. Levä kuivattiin 72 tunnin ajan 70 °C:ssä ja punnittiin kuivapainon määrittämiseksi.

### 2.2.5.3 Plankton

Kun levä oli eroteltu vedestä, loppu vesi sekoitettiin hyvin ja siitä otettiin 1 litran näyte, joka suodatettiin 200 µm siivilän läpi suurikokoisten eläinplanktonyksilöiden keräämiseksi. Siivilään jääneet yksilöt säilöttiin 100 ml 0,2 % Lugolin liuokseen. Myöhemmin eläinplanktonin lajikoostumus ja yksilömäärä litraa kohti selvitettiin sekoittamalla näyte hyvin ja ottamalla siitä 10 ml osanäyte, jossa olevat yksilöt laskettiin mikroskoopin alla. Tulokset kerrottiin 10:llä, jolloin saatiin selville yksilömäärä litraa kohti. Eläinplanktoneiden erottelun jälkeen mesokosmista otettu 1 l vesinäyte suodatettiin vielä punnitun lasikuitusuodattimen läpi (Whatman GF/A Ø 47 mm), joka kuivattiin 70 °C 24 tuntia ja punnittiin kasviplanktonin kuivapainon määrittämiseksi.

## 2.3 Tilastolliset analyysit

Kaikki analyysit tehtiin käyttäen SPSS-ohjelmaa (versio 23).

### 2.3.1 Kenttäkoe

Testeissä vastemuuttujana käytettiin kolmipiikin määrää kunakin tutkimuspäivänä, ja selittävinä muuttujina vastaavia sirokatkaravun yksilömääriä sekä sen yhteisvaikutuksia syvyyden ja alueen suhteen. Lajien välisiä vuorovaikutuksia, ja muiden muuttujien vaikutusta niihin, tutkittiin Kovarianssianalyysillä. (SPSS: Analyze > General linear model > Univariate). Kovarianssianalyysi yhdistelee lineaarista regressiota ja varianssianalyysiä siten, että selittävinä muuttujina voidaan käyttää sekä jatkuvia että kategorisia muuttujia. Syvyyttä ja paikkaa pidettiin analyysissä kiinteinä muuttujina, sillä ne



olivat samat jokaisella näytteenotokerralla, sirokatkarapujen tai kolmipiikkien määrää satunnaismuuttujana ja aikaa (päivä) jatkuvana kovariaattina.

Kovarianssianalyysi edellyttää suurin piirtein normaalisti jakautunutta aineistoa sekä varianssien yhtäsuuruutta. Yksilömäärille suoritettiin logaritmuunnos [ $y = \lg(x + 1)$ ] varianssien yhtäsuuruuden varmistamiseksi, sillä alkuperäisellä aineistolla tehty Levenen testi osoitti, etteivät varianssit olleet yhtä suuret. Muunnoksessa kuhunkin datapisteen lisättiin +1, sillä molemmissa muuttujissa oli runsaasti nollakohtia.

Koska vuodenaika vaikuttaa sekä kolmipiikin että sirokatkaravun esiintymiseen rannikolla (Bergström et al., 2015; Janas & Mańkucka, 2010), ajan vaikutus aineistoon poistettiin tekemällä logaritmuunnetuille lukumäärille erikseen lineaarinen regressioanalyysi ajan suhteen ja tallentamalla regression standardoimattomat residuaalit. Näitä residuaaleja käytettiin Kovarianssianalyysissä. Kovarianssianalyysi ei välttämättä vaadi aineiston jakautumista normaalisti, vaan varianssien yhtäsuuruus on tärkeämpi kriteeri. Normaalisuus testattiin Shapiro-Wilk -testillä, jossa nollahypoteesi on, että aineisto noudattaa normaalijakaumaa. Kummankaan lajin yksilömäärät tai piteuden arvot eivät olleet testin mukaan normaalisti jakautuneita, mutta graafisesti esitettynä aineiston katsottiin seuraavan normaalijakaumaa tarpeeksi hyvin, jotta testi voitiin suorittaa. Kaikissa testeissä tilastollisen merkitsevyyden rajana käytettiin arvoa  $p \leq 0,05$ .

Koska kahden lajin välillä voidaan olettaa olevan eroja niiden suosimissa habitaateissa, syvyyden vaikutusta kolmipiikin ja sirokatkaravun yksilömääriin sekä piteuteen tutkittiin erikseen Mann-Whitney U-testillä.

### 2.3.2 Mesokosmikoe

Käsittelyn vaikutusta vastemuuttujiin tutkittiin Kruskal-Wallisn varianssianalyysillä, sillä otoskoko oli pieni ( $N=19$ ) eikä aineisto ollut normaalisti jakautunut jolloin parametristä yksisuuntaista varianssianalyysillä ei voitu käyttää. Ennen Kruskal-Wallisn testin suorittamista aineiston varianssien yhtäsuuruus varmistettiin ei-parametrisella Levenen testillä.

Mitattujen muuttujien välisiä korrelaatioita tutkittiin lisäksi Spearmanin järjestyskorrelaatiokertoimen avulla, joka vertailee muuttujien arvojen välisiä järjestyslukuja. Spearmanin kertoimella ei tutkittu tai otettu huomioon käsittelyn vaikutusta korrelaatioihin.

### 3 TULOKSET

#### 3.1 Kenttätutkimus

Tutkimuksessa tehtiin yhteensä 310 toistoa ja se kesti 98 päivää. Yhteensä kesän aikana tutkittiin 2113 kolmipiikkiä ja 1721 Sirokatkarapua. Muista lajeista eniten havaittiin kymmenpiikkejä (173 kpl), leväkatkarapuja (42 kpl) ja erilaisia tokkoja (35 kpl). Tämän tutkimuksen analyyseissä ei kuitenkaan otettu huomioon muita lajeja kuin sirokatkarapu ja kolmipiikki, sillä niiden vähäisen määrän ei oletettu vaikuttavan tuloksiin. Muiden kuin edellä mainittujen lajien edustajia tavattiin vain joitain yksittäisiä yksilöitä.

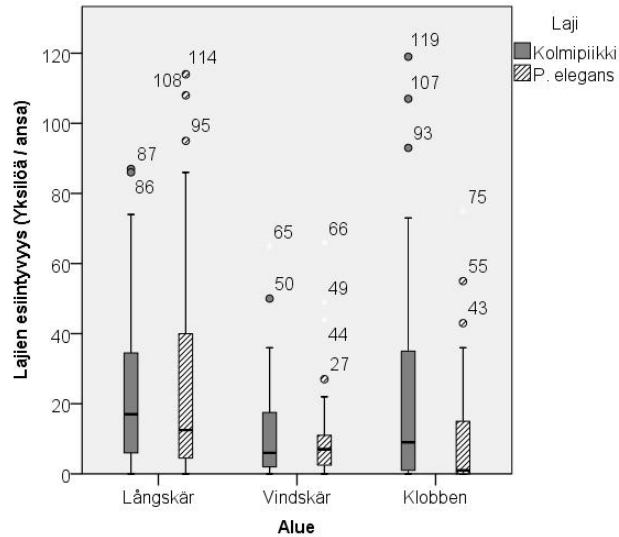
##### 3.1.1 Yksilömäärä

###### 3.1.1.1 Alue ja syvyys

*Taulukko 3.1. Kokeen aikana tutkittujen yksilöiden kokonaismäärät ja prosentuaaliset jakaumat alueiden ja syvyyksien mukaan.*

Alue	Syvyys	Kolmipiikki				P. elegans			
		30	80	yht.	%	30	80	yht.	%
Långskär		269	616	885	41,9	708	271	979	56,9
Vindskär		116	305	421	19,9	291	98	389	22,6
Klobben		365	442	807	38,2	300	53	353	20,5
	yht.	750	1363			1299	422		
	%	35,5	64,5			75,5	24,5		
	Yht.			2113				1721	

Eniten kolmipiikkejä havaittiin Långskärissä (41,9 % kaikista), sitten Klobbenissa (38,2 %) ja vähiten Vindskärissä (19,9 %). Sirokatkarapuja havaittiin selkeästi eniten, yli puolet kaikista, Långskärissä (56,9 %), seuraavaksi eniten Vindskärissä (22,6 %) ja vähiten Klobbenissa (20,5 %) (Taulukko 3.1).

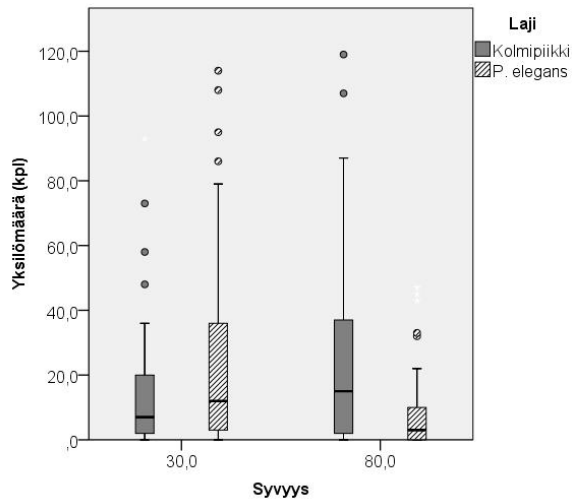


Kuva 3.1. Lajien esiintyvyydet alueittain, arvot ovat yksilöiden määriä ansassa. Viiva on mediaani, pylväät 25 ja 75 % konfidenssi-intervallit. Irtopisteet ovat poikkeavia tuloksia.

Kolmipiikin ja Sirokatkarapujen yksilömäärien vaihtelua selvitetiin Kruskal-Wallis testin avulla Klobbenissa (n=34), Långskärissä (n=36) ja Vindskärissä (n=36). Alueella ei ollut tilastollisesti merkittävää vaikutusta kolmipiikin yksilömääriin ( $\chi^2(2) = 4,661$ ,  $p = 0,97$ ). Alueiden välillä oli sen sijaan tilastollisesti merkittävä ero sirokatkarapujen yksilömäärien suhteen ( $\chi^2(2) = 15,672$ ,  $p = 0,00$ ).

Taulukko 3.2. Sirokatkarapujen yksilömäärien erojen Kruskal-Wallis testin post hoc -tarkastelut eri alueiden välillä.

	$\chi^2$	p-arvo
<b>Långskär - Vindskär</b>	3,782	> 0,05
<b>Långskär - Klobben</b>	37,183	< 0,01 **
<b>Vindskär - Klobben</b>	33,400	< 0,01 **

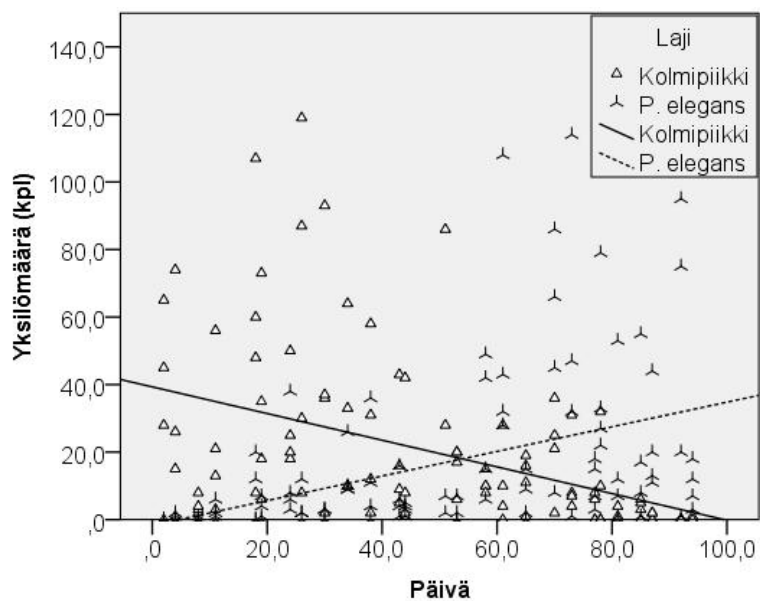


Kuva 3.2. Kolmipiikin ja sirokatkaravun yksilömäärien jakautumien eri syvyyksissä ansakohtaisesti.

Parittaiset tarkastelut paljastivat, että Sirokatkarapuja esiintyi vähemmän Klobbenissa kuin Långskärissä, mutta Vindskärin ja muiden alueiden välillä ei ollut tilastollisesti merkittävää eroa (Taulukko 3.3). Sirokatkarapujen yksilömäärien keskiarvot ansoittain olivat Långskärissä  $9,074 \pm 14,0$ , Vindskärissä  $3,75 \pm 6,16$  ja Klobbenissa  $3,592 \pm 10,03$ .

Kolmipiikeistä 34,5 % pyydystettiin 30 cm-, ja 64,5 % 80 cm syvyydestä (Taulukko 3.1). Mann-Whitneyn U-testi kuitenkin osoitti, että päiväkohtaisesti tarkasteltuna kolmipiikin yksilömäärillä ei ollut tilastollisesti merkittävää eroa 30 cm ja 80 cm syvyyden välillä ( $U = 1693,0$ ,  $p = 0,67$ ). Sirokatkaravun yksilömäärät taas olivat selkeästi korkeammat 30 cm kuin 80 cm syvyydessä ( $U = 868,5$ ,  $p = 0,001$ ). Sirokatkaravuista 75,5 % pyydystettiin 30 cm- ja 24,5 % 80 cm syvyydestä.

## 3.1.1.2 Aika

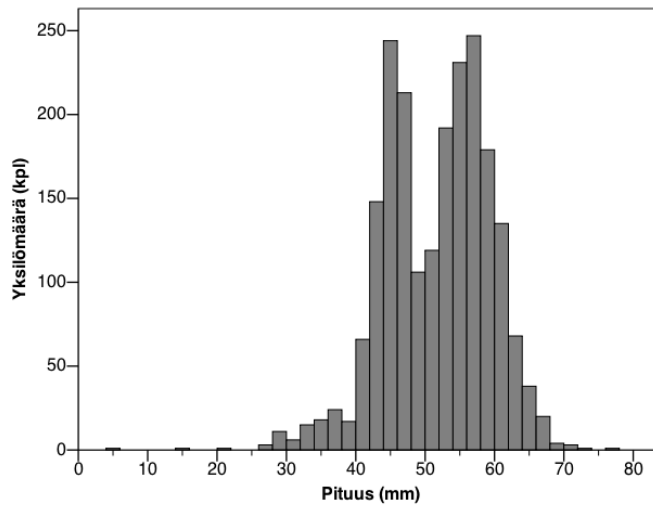


Kuva 3.3. Kolmipiikin ja sirokatkaravun yksilömäärien muutos ajan mukaan. Kukin piste vastaa yksilöjen määrää yhdessä ansassa tutkimuspäivänä. Kolmipiikin regressiosuora:  $y = -0,395x + 39,317$ ,  $R^2=0,20$ ,  $p = 0,00$ . *P. elegans*in regressiosuora:  $y = 0,365x - 1,655$ .

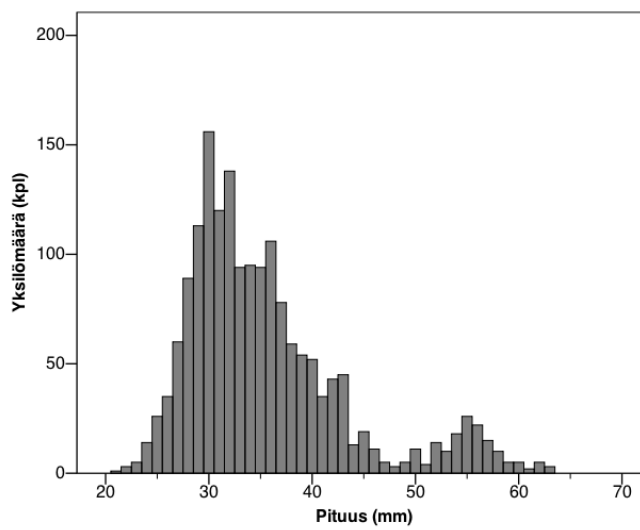
Ajan vaikutusta lajien yksilömäärään tutkittiin lineaarisen regression avulla.

Kolmipiikin yksilömäärä laski keskimäärin 0,39 tutkimuspäivää kohti ( $F(1,104) = 26,458$ ,  $p = 0,00$ ,  $R^2 = 0,203$ ). Sirokatkarapujen määrä taas kasvoi keskimäärin 0,36 yksilöä päivässä ( $F(1,104) = 24,493$ ,  $p = 0,00$ ,  $R^2 = 0,190$ ).

### 3.1.2 Pituus



Kuva 3.4. Kolmipiikkien kokojakauma.  $N = 2113$ , ka.  $51,16 \pm 7,59$  mm.



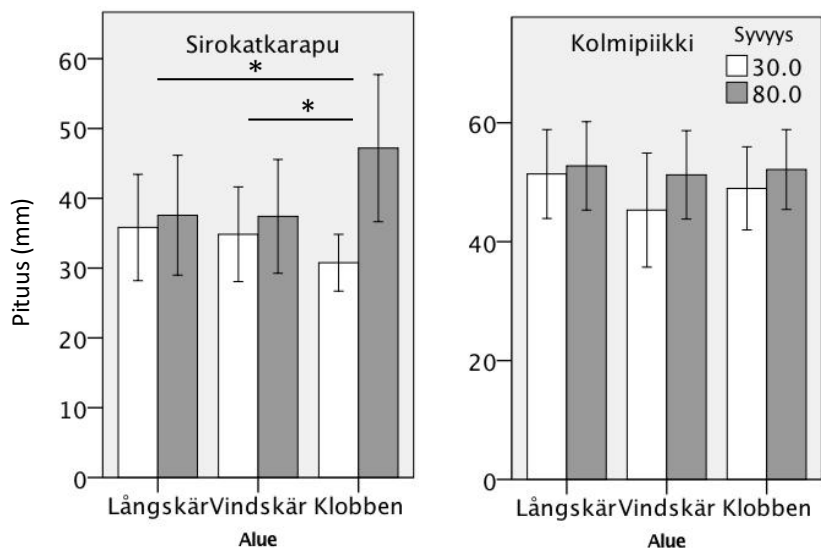
Kuva 3.5. Sirokatkarapujen kokojakauma,  $N = 1721$ , ka.  $35,49 \pm 7,89$  mm

Sekä kolmipiikkien että sirokatkarapujen pituuksissa oli huomattavissa kaksi huippua, mikä viittaa siihen, että havainnot voivat kertoa kahden eri ikäluokan

esiintymisestä tai naaraiden ja urosten pituuserosta molempien lajien kohdalla (Kuva 3.7 ja 3.8).

### 3.1.2.1 Alue ja syvyys

Mann-Whitneyn testin mukaan kolmipiikit olivat keskimäärin lyhyempiä 30 cm (mdn = 49,75) kuin 80 cm (mdn = 53) syvyydessä ( $U = 1373,0$ ,  $p = 0,001$ ). Myös sirokatkarapujen keskipituus oli pienempi 30 cm (mdn = 34) kuin 80 cm (mdn = 37,53) syvyydessä ( $U = 1181,0$ ,  $p = 0,012$ ).



Kuva 3.6. Sirokatkarapujen ja kolmipiikkien keskipituudet  $\pm$  keskihajonta eri alueilla ja syvyyksissä. Merkitsevyydet alueiden välille on merkitty viivoilla (\* =  $p < 0,05$ ).

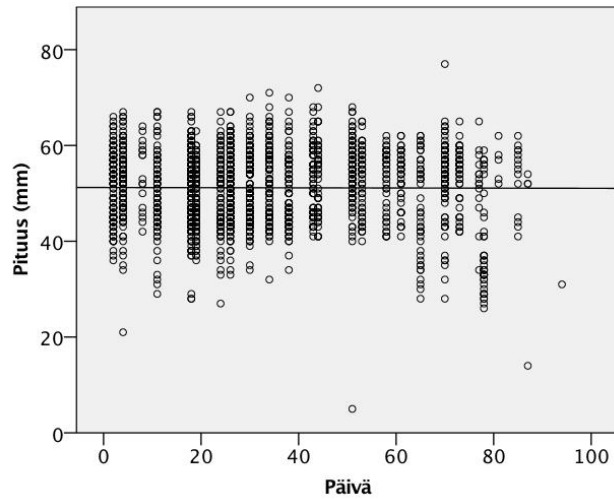


Taulukko 3.3. Kolmipiikkien ja Sirokatkarapujen pituuksien Kruskal-Wallis-in testin post hoc -testin tulokset eri alueiden välillä.

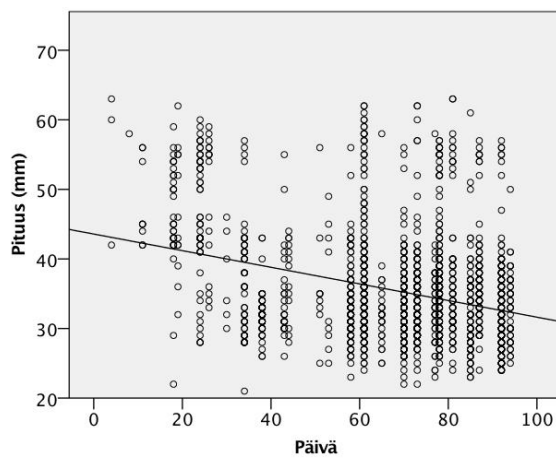
	Kolmipiikki		Sirokatkarapu	
	$\chi^2$	p-arvo	$\chi^2$	p-arvo
<b>Långskär - Vindskär</b>	193,432	< 0,01 **	32,569	> 0,05
<b>Långskär - Klobben</b>	146. 258	< 0,01 **	263,555	< 0,01 **
<b>Vindskär - Klobben</b>	-47,163	> 0,05	230,985	< 0,01 **

Alueella oli vaikutus sekä kolmipiikkiin (Kruskal-Wallis  $\chi^2(2) = 38,213$ ,  $p < 0,01$ ) sekä sirokatkarapujen (Kruskal-Wallis  $\chi^2(2) = 74,895$ ,  $p < 0,01$ ) keskipituuden suhteen. Långskärin (järjestysl. ka. = 1150,87) kolmipiikkien pituus erosi sekä vindskärin (järjestysl. ka. = 957,45) että Klobbenin (järjestysl. ka. = 1004,61) kolmipiikkien pituuksista ja sirokatkaravut olivat siellä keskimäärin suurempia. Klobbenin (järjestysl. ka. = 658,87) sirokatkarapujen pituudet erosivat muiden alueiden sirokatkaravuista (Taulukko 3.3) ollen lyhyempiä, mutta Långskärin (järjestysl. ka. = 922,42) ja Vindskärin (järjestysl. ka. = 889,85) välillä ei ollut tilastollisesti merkittävää eroa (Taulukko 3.3). Klobbenissa esiintyi huomattavasti enemmän sirokatkarapuja 30 cm ( $N = 300$ ) kuin 80 cm ( $N = 53$ ) syvyydessä, ja ne olivat lyhyempiä 30 cm syvyydessä (Mann-Whitney  $U = 14202$ ,  $p < 0,01$ ).

## 3.1.2.2 Aika



Kuva 3.7. Kolmipiikin keskipituudet  $\pm$  keskihajonta ajan mukaan ja eri syvyyksissä. Ajalla ei ollut vaikutusta pituuteen. Regressisuoran yhtälö:  $y = -0,002X + 51,218$ ,  $R^2 = 0,00$ ,  $p > 0,05$ .



Kuva 3.8. Sirokatkaravun pituus ajan suhteen. Yksilöiden pituudet laskivat ajan myötä. Regressisuoran yhtälö:  $y = -0,12X + 43,578$ ,  $R^2 = 0,91$ ,  $p = 0,00$ .

Ajan vaikutusta yksilöiden pituuteen tutkittiin lineaarisen regression avulla. Kolmipiikin pituuden ja ajan välillä ei ollut tilastollisesti merkittävää yhteyttä

(Kuva 3.7). Sirokatkarapujen keskipituus muuttui ajan myötä (Kuva 3.8). Sirokatkarapujen pituus laski keskimäärin  $-0,12$  mm päivää kohti.

### 3.1.3 Sirokatkaravun vaikutus kolmipiikin yksilömääriin.

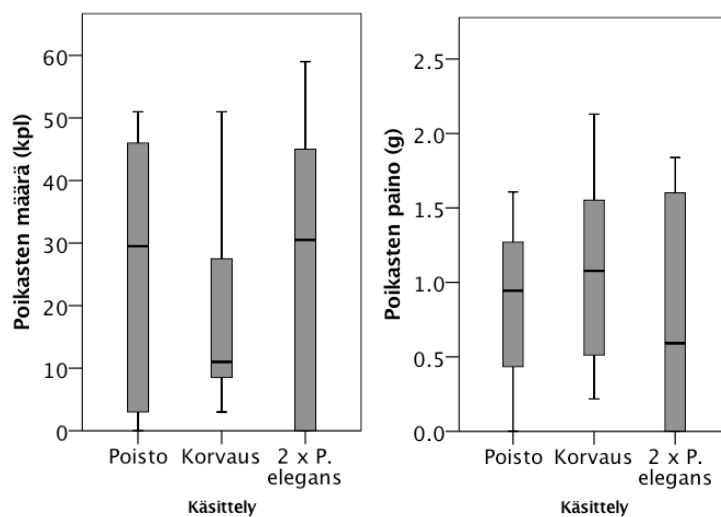
Logaritmuunnettu aineisto tutkittiin kovarianssianalyysillä, eikä merkitseviä vaikutuksia havaittu sen jälkeen, kun ajan vaikutus yksilömääriin oli poistettu (taulukko 3.12). Tämän perusteella voi todeta, että ainakaan tämän tutkimuksen perusteella sirokatkaravulla ei ole vaikutusta kolmipiikin esiintymiseen tutkituilla alueilla, vaan lajien esiintyvyyteen vaikuttavat edelleen enimmäkseen vuodenaika ja paikalliset olosuhteet.

*Taulukko 3.3. Syvyyden, alueen, niiden yhteisvaikutuksen sekä sirokatkaravun yksilömäärän vaikutusta kolmipiikin yksilömääriin tutkittin kovarianssianalyysillä. Millään muuttujista ei todettu olevan tilastollisesti merkittävää vaikutusta.*

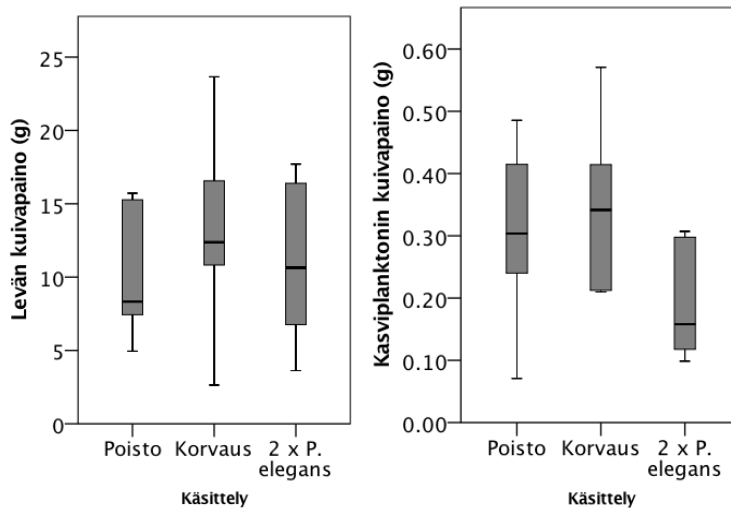
		Sum of squares	df	Mean square	F	Sig.
<b>Intercept</b>	Hypothesis	0,001	1	0,001	0,000	,958
	Error	4,265	1,965	2,171		
<b>Syvyys</b>	Hypothesis	1,045	1	1,045	4,790	0,125
	Error	,600	2,750	0,218		
<b>Alue</b>	Hypothesis	4,021	2	2,010	9,215	0,076
	Error	0,517	2,368	0,218		
<b>Syvyys &amp; alue</b>	Hypothesis	0,436	2	0,218	0,999	0,369
	Error	66,148	303	0,218		
<b>P. elegans</b>	Hypothesis	0,177	1	0,177	0,812	0,368
	Error	66,148	303	0,218		

### 3.2 Mesokosmikoe

Kokeessa tehtiin yhteensä 19 toistoa, 6 korvaus kolmiipiikillä-, 7 poisto-, ja 6 korvaus sirokatkaravulla-käsittelyllä. Käsittelyllä ei ollut tilastollisesti merkittävää vaikutusta poikasten määrään (Kruskal-Wallis,  $p = 0,939$ ) eikä painoon (Kruskal-Wallis,  $p = 0,778$ ). Käsittelyllä ei myöskään havaittu vaikutusta perustuotannon määrään (Kruskal-Wallis,  $N = 18$ ,  $df = 2$ ,  $\chi^2 = 0,749$ ,  $p = 0,688$ )



Kuva 3.9. Poikasten yksilömäärät ja yhteispaino eri käsittelyiden välillä. Kuvassa on esitetty mediaani sekä 25 ja 75 % konfidenssirajat.



Kuva 3.10. Perustuotannon keskiarvot käsittelyiden välillä. Kuvassa on esitetty mediaani ja 25 sekä 75 % konfidenssirajat.

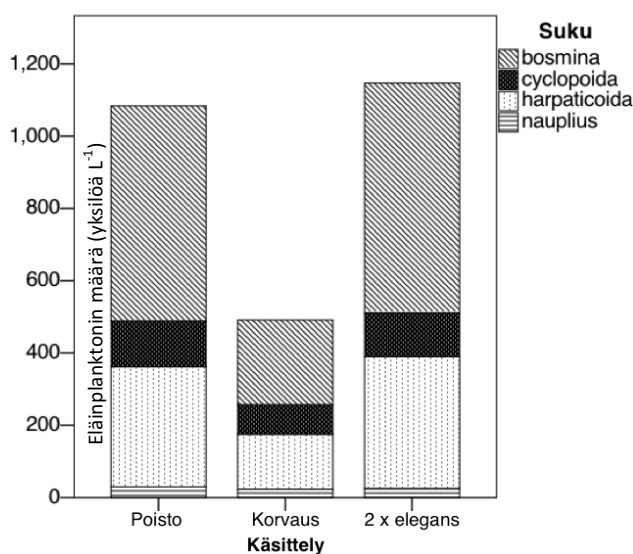
### 3.2.1 Käsittelyn vaikutus

Taulukko 3.4. Kruskal-Wallis testin tulokset:  $p$ -arvo kertoo, onko sen muuttujan ryhmien, eli käsittelyiden, välillä eroja. Merkitsevyyden raja on  $p \leq 0,05$ . Nämä arvot on merkitty taulukkoon katkoviivoin.

	Muuttuja	N	df	$\chi^2$	p-arvo
Poikaset	Määrä	19	2	0,125	0,939
	Paino	19	2	0,501	0,778
	Keskipaino	19	2	7,483	0,024
Perustuotanto	Levän märkäpaino	18	2	0,082	0,96
	Levän kuivapaino	19	2	1,292	0,542
	Kasviplankton	18	2	4,538	0,103
Eläinplankton	cyclopoida sp.	18	2	0,082	0,96
	harpaticoida sp.	18	2	0,803	0,669
	bosmina sp.	18	2	0,585	0,748

nauplius 18 2 1,348 0,51

Kolmesta mesokosmista ei havaittu kokeen loputtua yhtään poikasia. Käsittelyllä näytti olevan vaikutus poikasten painon keskiarvoihin koiraan poiston ja korvauksen välillä, mutta se ei näyttänyt vaikuttavan poikasten lukumäärään eikä niiden kokonaispainoon. Toistojen vähyden vuoksi tuloksia ei kuitenkaan voida pitää luotettavina.



Kuva 3.11. Eläinplanktonisukujen kokonaisyksilömäärät eri käsittelyiden välillä.

Käsittelyllä ei havaittu olevan vaikutusta perustuotannon määrään levän märkä- ja kuivapainon sekä kasviplanktonin määrän perusteella (kaikissa  $p > 0,05$ ). Käsittely ei vaikuttanut myöskään eri eläinplanktonilajien esiintyvyyteen (kaikissa  $p > 0,05$ ), vaikka graafisesti esitettynä näyttäisikin, että ”korvaus”-käsittelyssä eläinplanktonin keskimääräinen yksilötiheys litrassa vettä olisi alhaisempi kuin muissa käsittelyissä (Kuva x). Tilastollinen todennäköisyys olisi voinut tulla esiin suuremmalla toistomäärällä. Altaista erotetuista selkärangattomista tunnistettiin Leväkatka *Gammarus spp.*, Leväkotilo *Theodoxus fluviatilis*, Limamato *Nemertea spp.* ja valesinisimpukka *Mytilopsis leucophaeata*. Selkärangattomien määrää ei kuitenkaan laskettu.

### 3.2.2 Spearmanin järjestyskorrelaatiokerroin

Taulukko 3.5. Spearmanin korrelaatiokerroin muuttujien välillä. Luku ilmaisee korrelaation vahvuutta (1,0/-1,0 = täydellinen positiivinen/negatiivinen korrelaatio). Merkitsevät korrelaatiot on merkitty tähdillä ( $p < 0,05 = *$ ,  $< 0,01 = **$ ).

	Kpl	Paino	Keskip.	Märkäp.	Kuivap.	Kasvipl.	Cyclo.	Harp.	Bosm.
Kpl	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Paino	.768**	-	-	-	-	-	-	-	-
Keskip.	-.017	.423	-	-	-	-	-	-	-
Märkäp.	.372	-.073	-.135	-	-	-	-	-	-
Kuivap.	.246	.044	.097	.853**	-	-	-	-	-
Kasvip.	-.266	-.032	.351	-.311	-.249	-	-	-	-
Cyclo	-.655**	-.391	-.132	-.446	-.376	.233	-	-	-
Harp.	-.339	-.099	-.157	-.722**	-.646**	.269	.599**	-	-
Bosm.	-.751**	-.411	-.002	-.508*	-.352	.193	.741**	.524*	-
Naupl.	.01	-.07	-.08	.32	.29	.03	.07	-.04	-.05

Tutkittaessa muuttujien välisiä korrelaatioita havaittiin, että poikasten määrä korreloi suhteellisen voimakkaasti negatiivisesti eläinplanktoneiden *cyclopoida sp.*- ( $r_s = -0,655$ ,  $p = 0,003$ ) ja *bosmina sp.* ( $r_s = -0,751$ ,  $p = 0,000$ ) kanssa. Myös *cyclopoida* ja *bosmina*-sukujen välillä oli korrelaatio, mikä johtunee niiden yhteisestä korrelaatiosta poikasten määrän kanssa. Poikasten painolla ja sen keskiarvolla ei havaittu olevan korrelaatioita muiden muuttujien kanssa. Tässäkin analyysissä ongelmaksi tulee toistojen vähyys, joten tuloksia ei voida pitää luotettavina.

## 4 TULOSTEN TARKASTELU

### 4.1 Sirokatkaravun vaikutus kolmipiikin populaatioon

Mesokosmikokeessa tai seurannassa sirokatkaravun läsnäololla ei ollut havaittavaa vaikutusta kolmipiikin yksilömääriin. Kenttäkokeessa kolmipiikin ja sirokatkaravun yksilömäärissä havaittiin negatiivista korrelaatiota, mutta on erittäin todennäköistä, että tämä johtuu vain lajien luontaisesta vuodenaikaisvaihtelusta rannikolla (Bergström et al., 2015; et al., 2009). Kolmipiikkien määrä oli suurin keväällä, ja se väheni syksyä kohti, kun taas sirokatkarapujen määrä kasvoi loppukesästä (Kuva 3.3). Vaikka sirokatkarapu esiintyy kolmipiikin kutualueilla, sen yksilömäärä oli matala kesän alussa, jolloin kolmipiikin pesintä on aktiivisinta.

Sirokatkarapujen pituus laski syksyä kohti, mikä johtui nuorten yksilöiden kehityksestä siihen pisteeseen, että ne jättivät pelagisen toukkavaiheen ja palasivat rannikolle, jääden siten myös ansoihin aikuisten tavoin (Bilgin et al., 2009). Kolmipiikkien keskikoko ei sen sijaan laskenut syksyä kohti, mikä tarkoittaa, että niiden poikaset eivät joko ehtineet kasvaa tarpeeksi suuriksi jäädäkseen ansoihin ja vaikuttaakseen tutkimuksessa havaittujen yksilöiden keskipituuteen, tai ne eivät liikkuneet siten että ne jäisivät ansoihin.

Mesokosmikokeessa sirokatkarapujen vaikutus poikasten määrään haluttiin selvittää, sillä se olisi ilmentänyt onnistunutta predaatiota. Sirokatkaravun vaikutus poikasten painoon olisi voinut olla merkki siitä, että poikasten ravinnonsaanti häiriintyisi niiden reagoidessa katkarapujen läsnäoloon välittelevästi, kuten kolmipiikin poikasten on havaittu tekevän muiden petojen kohdalla (Candolin & Selin, 2012). Rapujen ei kuitenkaan tässä kokeessa havaittu vaikuttavan kumpaankaan. Tämä voi johtua myös vähäisestä toistomäärästä. Kalanpoikaset eivät toisaalta ehkä ole sirokatkaravulle suotuista tai tyypillistä saalista, sillä sen ravinnon on havaittu käsittävän levän lisäksi lähinnä levän seassa ja pohjalla eläviä selkärangattomia, kuten *Gammarus spp.* (Berglund, 1980;



Janas & Baranska, 2008). Toisessa kokeessa on havaittu, että sirokatkaravut syövät kolmipiikin mätiä, jos kolmipiikkikoira ei ole vahtimassa pesää (Candolin, julkaisematon) Mesokosmikokeessa isä-koira poistettiin vasta siinä vaiheessa, kun ravut laitettiin altaaseen, jolloin myös poikaset olivat jo lähteneet pesästä ja uivat vapaasti vedessä. Sirokatkarapu on kaloihin verrattuna hidasliikkeinen saalistaja, ja se on paitsi hyvää ravintoa kaloille, vapaasti vedessä uivana altis predaatiolle (Gruszka & Więcaszek, 2011; Janas & Bruska, 2010). Tämän vuoksi voi olettaa, että sirokatkarapu ei todennäköisesti ollut erityisen kiinnostunut poikasten saalistamisesta, varsinkin koska koealtaissa oli sirokatkaravuille tyypillisempää ravintoa, selkärangattomia sekä runsaasti *C. glomerataa*. On havaittu myös, että vaikka *P. elegans* pyrkii saalistamaan lähtökohtaisesti selkärangaisia ravinnokseen, predaatio on saaliin koosta riippuvainen ja kun saaliin koko ylittää 5-7 mm. *P. elegans* alkaa suosia levän laiduntamista (Persson et al., 2008). Pesässä vielä asuvat poikaset olisivat *P. elegans:lle* sopivaa ravintoa kokonsa puolesta ja siksi että ne olisivat helposti sen ulottuvilla kunhan katkarapu ensin pääsisi pesälle.

## 4.2 Ajan ja paikan vaikutus lajien esiintyvyyteen

Kolmipiikkien alueiden väliset yksilömäärät eivät eronnet tilastollisesti merkittävästi toisistaan, eikä Sirokatkaravunkaan yksilömäärissä ollut eroa kuin Klobbenin (20,5 %) ja Långskärin (56,9 %) välillä. Långskärissä esiintyi eniten sekä kolmipiikkejä että sirokatkarapuja. Se oli suojaisin tutkituista alueista kapean salmensa vuoksi, vaikka se sijaitsikin uloimpana saaristossa. Sirokatkaravut esiintyvät hyvin monenlaisissa habitaateissa, mutta Itämeren avoimilla rannoilla ne suosivat rihmamaista viherlevää kasvavia kovapohjaisia habitaatteja, jotka tarjoavat suojaa virtauksilta sekä saalistukselta (Berglund, 1980; Lesutiene et al., 2014). Vindskärin ja Klobbenin tutkimuspaikat olivat hieman syvempiä ja avoimempia ja niissä esiintyi rakkolevää, kun taas Långskärissä sitä ei ollut, vaan rihmamainen viherlevä dominoi selkeästi perustuottajayhteisöä.

Sirokatkarapuja esiintyi enemmän 30 kuin 80 cm syvyydessä, ja kolmipiikeillä trendi oli vastakkainen mutta ei tilastollisesti merkitsevä. Sirokatkaravut eivät ehkä tarvitse niin paljon uimatilaa kuin kolmipiikit, koska ne oleskelevat levän seassa tai pohjassa sen sijaan että uisivat vapaassa vedessä. Matalammassa vedessä eläimet ovat paremmin suojassa pedoilta, ja se varmasti vaikuttaa myös sirokatkaravun potentiaaliseen uhkaan kolmipiikin poikasten, tai mädin, saalistajana. Alueiden välillä oli myös sellainen ero, että Långskärissä koko tutkimukseen käytetty lahti oli suhteellisen matala, Vindskärissä se oli huomattavasti suurempi ja syvempi, kun taas Klobben oli täysin avoin ja pohjan laatu vaihteli lyhyelläkin matkalla.

Tutkittaessa yksilöiden pituuksia voitiin huomata, että molempien lajien pituuksissa havaittiin kaksi selkeää huippua (Kuvat 3.2 ja 3.3). Tämä voi johtua kahden vuosiluokan esiintymisestä, tai sukupuolten kokoeroista. Molempien lajien yksilöt olivat lyhyempiä 30 kuin 80 cm syvyydessä. Klobbenissa sirokatkarapujen kohdalla tämä ero oli huomattava, ja 30 cm syvyydestä havaittiin huomattavasti enemmän sirokatkarapuja (Taulukko 3.1), jotka olivat myös hyvin lyhyitä, mikä aiheutti sen, että tilastollisesti sirokatkaravut olivat lyhyempiä Klobbenissa kuin muilla alueilla. Tämä voi johtua siitä, että Klobbenissa ansoihin päätyi enemmän nuoria yksilöitä.

### 4.3 Rehevöityminen

Sirokatkaravut eivät tämän kokeen tulosten perusteella näyttäneet vaikuttavan perustuotantoon mesokosmeissa, mutta tähän voi vaikuttaa se, ettei tässä tutkimuksessa saatu tarpeeksi onnistuneita toistoja merkityksellisten erojen löytämiseksi. Aikaisemmassa samankaltaisessa tutkimusasetelmassa Kuprijanov et al. (2015) ovat myös havainneet, etteivät sirokatkaravut vaikuttaneet levän määrään, vaan saalistivat ensisijaisesti tiikerikatka *Gammarus tigrinus*:ta. *P. elegans*:in on tutkittu suosivan selkärangattomia ravintonaan aiheuttaen näiden kantojen hupenemista, mutta se myös laiduntaa levää ja voi siten ehkäistä laiduntajien menetyksestä aiheutuvaa levän biomassan kasvua (Eriksson et al.,

2011). Katkaravut ovat kuitenkin todennäköisesti tässäkin kokeessa laiduntaneet levää, mutta toistojen vähyden vuoksi tätä ei voitu osoittaa todeksi. On mahdollista, että kaksi katkarapua ei ollut käytettyyn levämäärään nähden tarpeeksi vaikuttamaan levän määrään tilastollisesti merkittävästi, varsinkin kun levää oli aluksi melko runsaasti ja epifyyttisten levien määrä lisääntyi joissain altaissa enemmän kuin toisissa. Sirokatkarapujen vatsan sisältöä tutkimalla olisi voinut selvittää mitä ravintoa ne ovat mesokosmeissa käyttäneet, mutta tähän ei tämän tutkimuksen puitteissa ollut aikaa. On mahdollista, että sirokatkaravut olisivat saalistaneet altaisiin levän mukana päätyneitä selkärangattomia. Tässä kokeessa tunnistettiin selkärangattomia altaista, mutta niiden määriä ei laskettu. *Palaemonidae*- heimon lajien on todettu vähentävän meiobenthokseen kuuluvien selkärangattomien määrää predaation kautta (Bell & Coull, 1978). Kokeen aikana tapahtunut voimakas levääntyminen on voinut vaikuttaa katkarapujen ja korvaavien kolmipiikkien kykyyn saalistaa poikasia, sekä poikasten havainnointikykyyn. *Palaemonetes vulgaris*- katkaravun saalistuksen tehokkuuteen on havaittu vaikuttavan myös elinympäristön monimutkaisuus eli käytännössä levän määrä (Nelson, 1979), jonka on toisaalta havaittu auttavan toista meriajokasniittyjä hyödyntävää katkarapua välttämään predaatiota (Heck & Thoman, 1981).

Poikasten määrällä sen sijaan oli negatiivinen korrelaatio joidenkin eläinplanktonlajien kanssa, ja korvaavat kolmipiikit näyttivät myös aiheuttavan samankaltaisen trendin, mikä ei kuitenkaan ollut tilastollisesti merkitsevää. Sekä poikaset että aikuiset suosivat eläinplanktonravintoa, mikä voi selittää näitä yhteyksiä (Foster et al., 1988). Kannibalismi on merkittävä kolmipiikin poikasten kuolleisuutta aiheuttava tekijä luonnossa (Foster et al. 1988), joten tässä tutkimuksessa korvaavan kolmipiikin olisi voinut olettaa saalistavan poikasia. Tällaista trendiä ei kuitenkaan havaittu, vaikka korvauskäsittelyllä havaittiinkin olevan tilastollisesti merkittävä vaikutus poikasten keskipainoon. Tämä kuitenkin tulkittiin tilastolliseksi harhaksi johtuen toistojen vähydestä ja sekä korvaavien kolmipiikkien että poikasten puuttumisesta joistain altaista kokeen lopussa.

#### 4.4 Merkitys ravintoverkolle ja muille lajeille

Tämän tutkimuksen tulosten perusteella on epätodennäköistä, että sirokatkaravut vaikuttaisivat suoraan kolmipiikin kantoihin predaation kautta. Mesokosmikokeen tulosten tulkinnan ongelmana on kuitenkin myös toistojen vähyys. Koska sirokatkarapujen määrä kasvaa kuitenkin nopeasti ja ne saalistavat selkärangattomia, on mahdollista, että ne muokkaavat rannikon ravintoverkkoa ja energian kulkeutumista siinä. Katkat *Gammarus salinus* ja *G. Tigrinus* (tulokaslaji) ovat sirokatkaravulle oivallinen saalistuskohde, ja ne ovat merkittäviä makrolevien laiduntajia Itämeressä (Orav-Kotta et al. 2009). On siis mahdollista, että sirokatkaravun lisääntyvä populaatio vaikuttaa saalistuksen kautta perustuotannon kertymiseen.

Katajisto et al. (2013) tutkivat sirokatkarapujen levinneisyyttä Tvärminnen alueella, ja kyseisessä tutkimuksessa Klobbenista löytyi heinäkuussa suoritettussa näytteenotossa huomattavasti enemmän sirokatkarapuja kuin Långskärissä tai Vindskärissä. Myös leväkatkarapuja esiintyi kokonaisuudessaan huomattavasti enemmän kuin tämän tutkimuksen yhteydessä. Koska pitkäaikaista seuranta ei kuitenkaan ole tehty, on mahdotonta sanoa, onko sirokatkaravun esiintyminen vaikuttanut leväkatkaravun kantojen vähenemiseen. Kirjallisuudessa tieto näiden lajien keskinäisestä kilpailusta on hieman ristiriitaista, sillä sirokatkaravun on havaittu syrjäyttäneen leväkatkaravun joissain habitaateissa, mutta ne voivat elää myös rinnakkain eikä sirokatkaravun katsota vähentävän muiden Itämeren katkarapulajien elinalueita suuressa mittakaavassa (Grabowski, 2006; Lapińska & Szaniawska, 2006). Sirokatkarapu on nopealiikkeisempi ja käyttää suojaa paremmin hyväksi, ollen siten vähemmän altis saalistukselle ja siksi se pystyy asuttamaan avoimempia habitaatteja kuin leväkatkarapu (Berglund & Bengtsson, 1981). Se myös sietää matalampaa suolapitoisuutta, mikä on edellytys sen leviämiseksi leväkatkarapua pidemmälle Suomen- ja Pohjanlahteen (Janas et al., 2013).

#### 4.5 Uusia kysymyksiä ja tulevaisuuden tutkimuskohteita

Koska sekä kolmipiikin että sirokatkaravun populaatiot ovat ainakin tähän asti kasvaneet pohjois-Itämeressä jatkuvasti, on mahdollista, että ne vaikuttavat toisiinsa pitkällä aikavälillä. On kuitenkin vaikea nähdä suoraa yhteyttä näiden kahden lajin välillä, sillä niiden ekologinen lokero on niin erilainen: Ne asuttavat vain osittain samaa habitattia, eivätkä ne valtaa lisääntymistilaa toisiltaan. Ne eivät myöskään kilpaile samasta ravinnosta, eivätkä ainakaan tämän tutkimuksen tulosten perusteella saalista toisiaan. On toisaalta havaittu, että sirokatkaravut voivat saalistaa kolmipiikin mätiä (Iisac gravolinin Pro Gradu), mutta sen vaikutus kolmipiikin kantoihin on tuskin merkittävä johtuen niiden toisistaan poikkeavista rannikolla esiintymisen ajankohdista. Lajit ovat kuitenkin suhteellisen samankokoisia, ja mikäli sirokatkarapu yleistyy rannikon petokalojen ruokavaliossa, se voisi suojata kolmipiikkiä tai muita lajeja predaatiolta kuten mustatäplätokko on tehnyt pohjois-Amerikassa (Johnson et al., 2010). Sirokatkaravun ekologisen merkityksen selvittämiseksi olisikin tärkeää tietää, mitkä lajit käyttävät niitä ravintonaan. Toistaiseksi ainoastaan turskan on todettu varmasti käyttävän sirokatkarapua ravintonaan Itämeressä (Gruszka & Więcaszek, 2011).

Kysymys sirokatkaravun pitkäaikaisista vaikutuksista vaatisi säännöllistä seurantaa useissa kohteissa. Se on kuitenkin tehokas saalistamaan muita selkärangattomia, joten näiden yhteisörakenteen muutosten mahdollista korrelaatiota sirokatkaravun leviämisen kanssa olisi mahdollista tutkia nyt, kun sirokatkaravun leviäminen kohti pohjoista ja itää ei ole vielä pysähtynyt. Eräänlaisena ennakkotapauksena voidaan tarkastella samansukuisen ja ekologiaaltaan samankaltaisen katkaravun *Palaemon macrodactylus*, joka on erittäin laajalle levinnyt tulokaslaji, vaikutuksia, jotka ovat toistaiseksi jääneet vähäisiksi, vaikka laji onkin levinnyt menestyksekkäästi (Ashelby et al., 2013). Itämeren suurin ongelma on edelleen rehevöityminen, mutta sirokatkarapujen vaikutus siihen on todennäköisemmin levän määrää lisäävä kuin vähentävä niiden selkärangattomiin kohdistaman predaation vuoksi, vaikka ne omnivoreina laiduntavat myös levää (Eriksson et al., 2011; Persson et al., 2008).

Tässä tutkimuksessa ongelmia aiheutti etenkin mesokosmien leväntyminen, ja myös levän alkuperäinen määrä oli jälkikäteen ajateltuna liian suuri. Tämä johti siihen, että sirokatkarapujen vaikutusta perustuotantoon ei voitu arvioida tarkasti, eikä poikasten sijaintia levän seassa voitu tarkkailla kuin aluksi. Levän määrä saattoi myös vaikuttaa sirokatkarapujen kykyyn havainnoida poikasia sekä toimia saalistusintoa vähentävästi sillä katkaravuille oli jatkuvasti runsaasti ravintoa tarjolla. Tämä voidaan toisaalta käsittää luonnollista tilaa vastaavaksi tilanteeksi, sillä sirokatkaravun käyttämät habitaatit Itämeressä ovat usein rihmamaisen viherlevän peittämiä, etenkin alueilla joissa kolmipiikkejä ja sirokatkarapuja todennäköisesti esiintyisi yhdessä. Sirokatkaravut ovat sopeutuneet Itämeren vähälajiseen ympäristöön aiheuttamatta toistaiseksi välittömiä mullistuksia, mutta niiden invaasio on liian uusi tapaus, että sen seurauksia voisi tarkasti arvioida pitkällä aikavälillä. Vieraslajeja saadaan harvoin hävitetyksi kokonaan (Keller et al., 2007), joten sirokatkarapu on todennäköisesti tullut jäädäkseen Itämereen.

Olisi myös tärkeää kiinnittää huomiota selkärangattomien laiduntajien määrään, sekä tutkia sirokatkarapujen syömää ravintoa niiden mahalaukun sisällön perusteella, jotta tietoa niiden ravintopreferensseistä eri ravintolähteiden läsnä ollessa voitaisiin saada. Sirokatkaravut eivät tunnu kuitenkaan olevan kalanpoikasille erityisen vaarallinen saalistaja suoran predaation kautta, mutta ne voisivat vaikuttaa poikasten ravinnonsaantiin niiden kokeman uhan myötä. Siihen tämän tutkimuksen kaltainen asetelma sopisi tietyin muokkauksin ja suuremmalla toistomäärällä.

Ilmastonmuutoksen on arveltu aiheuttavan Itämeressä lämpötilan nousun lisäksi sateiden lisääntymisen aiheuttamaa orgaanisen aineksen määrän kasvua sekä suolapitoisuuden alenemista (Andersson et al., 2015). Sekä sirokatkarapu että kolmipiikki tulevat todennäköisesti selviämään tällaisista muutoksista ja menestymään mainiosti, sillä molemmat sietävät rehevöityneitä oloja, kohonneita lämpötiloja sekä alhaista suolapitoisuutta (Janas et al., 2013; Lefébure et al., 2014).

## 5 Kiitokset

Kiitokset Ulrika Candolinille gradun ohjaamisesta, Juha Mikolalle avusta tilastollisten testien kanssa, Tvärminnen eläintieteellisen aseman henkilökunnalle avustamisesta käytännön asioiden kanssa, sekä Walter ja André de Nottbeckin säätiölle taloudellisesta tuesta.

## 6 Lähteet

- Andersen, J. H., Axe, P., Backer, H., Carstensen, J., Claussen, U., Fleming-Lehtinen, V., Järvinen, M., Kaartokallio, H., Knuutila, S., Korpinen, S., Kubiliute, A., Laamanen, M., Lysiak-Pastuszek, E., Martin, G., Murray, C., Möhlenberg, F., Nausch, G., Norkko, A. & Villnäs, A. (2011). Getting the measure of eutrophication in the Baltic Sea: Towards improved assessment principles and methods. *Biogeochemistry*, 106(2), 137–156.
- Andersson, A., Meier, H. E. M., Ripszam, 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 Suppl 3, 345–56.
- Antsulevich, A. & Välipakka, P. (2000). *Cercopagis pengoi* - New important food object of the Baltic herring in the Gulf of Finland. *International Review of Hydrobiology*, 85(5–6), 609–619.
- Ashelby, C. W., Johnson, M. L. & De Grave, S. (2013). The global invader *Palaemon macrodactylus* (Decapoda, Palaemonidae): an interrogation of records and a synthesis of data. *Crustaceana*, 86(5), 594–624.
- Ashton, I. W., Hyatt, L. A., Howe, K. M., Gurevitch & J., Lerdau, M. T. (2005). Invasive species accelerate decomposition and litter nitrogen loss in a mixed deciduous forest. *Ecological Applications*, 15(4), 1263–1272.
- Bell, S. S. & Coull, B. C. (1978). Field evidence that schrimp predation regulates meiofauna. *Oecologia*, 35(2), 141–148.
- Berglund, A. (1980). Niche differentiation between two littoral prawns in Gullmar Fjord, Sweden: *Palaemon adspersus* and *P. squilla*. *Holarctic Ecology*, 3(2),

111–115.

- Berglund, A. (1985). Different reproductive success at low salinity determines the estuarine distribution of two *palaemon* prawn species. *Holarctic ecology*, 8(1), 49–52.
- Berglund, A. & Bengtsson, J. (1981). Biotic and Abiotic Factors Determining the Distribution of two Prawn Species: *Palaemon adspersus* and *Palaemon squilla*. *Oecologia*, 49(3), 300–304.
- Bergström, U., Olsson, J., Casini, M., Eriksson, B. K., Fredriksson, R., Wennhage, H. & Appelberg, M. (2015). Stickleback increase in the Baltic Sea – A thorny issue for coastal predatory fish. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 163(June), 1–9.
- Bilgin, S., Ozen, O. & Samsun, O. (2009). Sexual seasonal growth variation and reproduction biology of the rock pool prawn, *Palaemon elegans* (Decapoda: Palaemonidae) in the southern Black Sea. *Scientia Marina*, 73(2), 239–247.
- Bilgin, S. & Samsun, O. (2006). Fecundity and egg size of three different shrimp species, *Crangon crangon*, *Palaemon adspersus* and *Palaemon elegans* (Crustacea: Decapoda: Caridea), off Sinop peninsula (Turkey) in the Black Sea. *Turkish Journal of Zoology*, 30, 413–421.
- Blackburn, T. M., Pyšek, P., Bacher, S., Carlton, J. T., Duncan, R. P., Jarošík, V., Wilson, J. R. U. & Richardson, D. M. (2011). A proposed unified framework for biological invasions. *Trends in Ecology and Evolution*, 26(7), 333–339.
- Bonsdorff, E. (2006). Zoobenthic diversity-gradients in the Baltic Sea: Continuous post-glacial succession in a stressed ecosystem. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 330(1), 383–391.
- Bonsdorff, E., Blomqvist, E. M., Mattila, J. & Norkko, A. (1997). Coastal eutrophication: Causes, consequences and perspectives in the Archipelago areas of the northern Baltic Sea. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 44(Supplement A), 63–72.
- Byström, P., Bergström, U., Hjalten, A., Ståhl, S., Jonsson, D. & Olsson, J. (2015). Declining coastal piscivore populations in the Baltic Sea: Where and when do sticklebacks matter? *Ambio*, 44(S3), 462–471.
- Candolin, U. (1997). Predation risk affects courtship and attractiveness of



competing threespine stickleback males. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 41(2), 81–87.

- Candolin, U., Nieminen, A. & Nyman, J. (2014). Indirect effects of human-induced environmental change on offspring production mediated by behavioural responses. *Oecologia*, 174(1), 87–97.
- Candolin, U. & Salesto, T. (2006). Effects of increased vegetation cover on nesting behavior of sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 59(5), 689–693.
- Candolin, U., Salesto, T. & Evers, M. (2007). Changed environmental conditions weaken sexual selection in sticklebacks. *Journal of Evolutionary Biology*, 20(1), 233–239.
- Candolin, U. & Selin, M. (2012). Density-Dependent Habitat Selection in a Growing Threespine Stickleback Population. *International Journal of Zoology*, 2012, 1–6.
- Candolin, U. & Voigt, H. R. (2001). No effect of a parasite on reproduction in stickleback males: a laboratory artefact? *Parasitology*, 122(Pt 4), 457–464.
- Carstensen, J., Andersen, J. H., Gustafsson, B. G. & Conley, D. J. (2014). Deoxygenation of the Baltic Sea during the last century. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 111(15), 5628–5633.
- Carvalho, F., Pascoal, C., Cássio, F. & Sousa, R. (2016). Direct and indirect effects of an invasive omnivore crayfish on leaf litter decomposition. *Science of the Total Environment*, 541, 714–720.
- Casini, M., Hjelm, J., Molinero, J.-C., Lövgren, J., Cardinale, M., Bartolino, V., Belgrano, A. & Kornilovs, G. (2009). Trophic cascades promote threshold-like shifts in pelagic marine ecosystems. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106(1), 197–202.
- Daskalov, G. M. (2002). Overfishing drives a trophic cascade in the Black Sea. *Marine Ecology Progress Series*, 225, 53–63.
- Didham, R. K., Tylianakis, J. M., Gemmill, N. J., Rand, T. A. & Ewers, R. M. (2007). Interactive effects of habitat modification and species invasion on native species decline. *Trends in Ecology and Evolution*, 22(9), 489–496.

- Didham, R. K., Tylianakis, J. M., Hutchison, M. A., Ewers, R. M. & Gemmill, N. J. (2005). Are invasive species the drivers of ecological change? *Trends in Ecology and Evolution*, 20(9), 470–474.
- Elmgren, R., Blenckner, T. & Andersson, A. (2015). Baltic Sea management: Successes and failures. *Ambio*, 44 Suppl 3(3), 335–44.
- Engström-Öst, J., Immonen, E., Candolin, U. & Mattila, J. (2007). The indirect effects of eutrophication on habitat choice and survival of fish larvae in the Baltic Sea. *Marine Biology*, 151(1), 393–400.
- Eriksson, B. K., Rubach, A., Batsleer, J. & Hillebrand, H. (2012). Cascading predator control interacts with productivity to determine the trophic level of biomass accumulation in a benthic food web. *Ecological Research*, 27(1), 203–210.
- Eriksson, B. K., van Sluis, C., Sieben, K., Kautsky, L. & Råberg, S. (2011). Omnivory and grazer functional composition moderate cascading trophic effects in experimental *Fucus vesiculosus* habitats. *Marine Biology*, 158(4), 747–756.
- Eriksson, B., Ljunggren, L., Sandstrom, A., Johansson, G., Mattila, J., Rubach, A., Råberg S. & Snickars, M. (2009). Declines in predatory fish promote bloom-forming macroalgae. *Ecological Applications*, 19(8), 1975–1988.
- Foster, S. A., Garcia, V. B. & Town, M. Y. (1988). Cannibalism as the cause of an ontogenic shift in habitat use by the threespine stickleback. *Oecologia*, 74, 577–585.
- Frank, K. T., Petrie, B., Choi, J. S. & Leggett, W. C. (2005). Trophic cascades in a formerly cod-dominated ecosystem. *Science (New York, N.Y.)*, 308(5728), 1621–1623.
- Freeman, A. S., & Byers, J. E. (2006). Divergent Induced Responses to an Invasive Predator in Mussel Populations. *Science*, 58(August), 831–833.
- Furhman, E., Pihlajamäki, M., Välipakka, P., & Myrberg, K. (edit.) (2014). The Baltic Sea Environment and Ecology. Publications of SYKE. <http://www.syke.fi/Publications>. Viitattu 30.9.2016.
- Galil, B. S., Marchini, A., Occhipinti-Ambrogi, A., Minchin, D., Narščius, A., Ojaveer, H., & Olenin, S. (2014). International arrivals: widespread

- bioinvasions in European Seas. *Ethology Ecology & Evolution*, 26(2–3), 152–171.
- Garduño-Paz, M. V., Couderc, S., & Adams, C. E. (2010). Habitat complexity modulates phenotype expression through developmental plasticity in the threespine stickleback. *Biological Journal of the Linnean Society*, 100(2), 407–413.
- Grabowski, M. (2006). Rapid colonization of the Polish Baltic coast by an Atlantic palaemonid shrimp *Palaemon elegans* Rathke, 1837. *Aquatic Invasions*, 1(3), 116–123.
- Gruszka, P., & Więcaszek, B. (2011). *Palaemon elegans* Rathke, 1837 in the food of Baltic cod (*Gadus morhua callarias* L., 1758) from the Gulf of Gdańsk. *Marine Biology Research*, 7(1), 100–105.
- Gurevitch, J., & Padilla, D. K. (2004). Are invasive species a major cause of extinctions? *Trends in Ecology & Evolution*, 19(9), 470–474.
- Hänninen, J., Vuorinen, I., & Hjelt, P. (2000). Climatic factors in the Atlantic control the oceanographic and ecological changes in the Baltic Sea. *Limnology and Oceanography*, 45(3), 703–710.
- Heck, K. L., & Thoman, T. A. (1981). Experiments on Predator-Prey Interactions in Vegetated Aquatic Habitats, 53, 125–134.
- HELCOM. (2011). The fifth Baltic Sea pollution load compilation (PLC-5). *Baltic Sea Environment Proceedings*, 128.
- HELCOM. (2012). Observed non-indigenous and cryptogenic species in the Baltic Sea. <http://helcom.fi/baltic-sea-trends/environment-fact-sheets/>. Viitattu 12.7.2016.
- HELCOM. (2014). Eutrophication status of the Baltic Sea 2007-2011 – A concise thematic assessment. *Baltic Sea Environment Proceedings*, 143.
- Heuschele, J., Salminen, T., & Candolin, U. (2012). Habitat change influences mate search behaviour in three-spined sticklebacks. *Animal Behaviour*, 83(6), 1505–1510.
- Ibrahim, A. A., & Huntingford, F. A. (1989). Laboratory and field studies on diet choice in three-spined sticklebacks, *Gasterosteus aculeatus* L., in relation to profitability and visual features of prey. *Journal of Fish Biology*, (34), 245–

251.

- Janas, U., & Baranska, A. (2008). What is the diet of *Palaemon elegans* Rathke, 1837 (Crustacea, Decapoda), a non-indigenous species in the Gulf of Gdansk (southern Baltic Sea)? *Oceanologia*, 50(2), 221–237.
- Janas, U., & Bruska, O. (2010). Energy values and energy resources of two prawns in baltic coastal waters: The indigenous *Palaemon adspersus* and the non-indigenous *Palaemon elegans*. *Oceanologia*, 52(2), 281–297.
- Janas, U., & Mańkucka, A. (2010). Body size and reproductive traits of *Palaemon elegans* Rathke, 1837 (Crustacea, Decapoda), a recent colonizer of the Baltic Sea. *Oceanological and Hydrobiological Studies*, 39(2), 3–24.
- Janas, U., Piłka, M., & Lipińska, D. (2013). Temperature and salinity requirements of *Palaemon adspersus* Rathke, 1837 and *Palaemon elegans* Rathke, 1837. Do they explain the occurrence and expansion of prawns in the Baltic Sea? *Marine Biology Research*, 9(3), 293–300.
- Janas, U., Zarzycki, T., & Kozik, P. (2004). *Palaemon elegans* - A new component of the Gulf of Gdansk macrofauna. *Oceanologia*, 46(1), 143–146.
- Jansson, B. O. (1997). The Baltic Sea: Current and future status and impact of agriculture. *Ambio*, 26(7), 424–431.
- Johnson, J. H., Ross, R. M., McCullough, R. D., & Mathers, A. (2010). Diet shift of double-crested cormorants in eastern Lake Ontario associated with the expansion of the invasive round goby. *Journal of Great Lakes Research*, 36(2), 242–247.
- Katajisto, T., Kotta, J., & Lehtiniemi, M. (2013). *Palaemon elegans* Rathke, 1837 (Caridea: Palaemonoidea: Palaemonidae) established in the Gulf of Finland. *BioInvasions Records*, 2(2), 125–132.
- Keller, R. P., Lodge, D. M., & Finnoff, D. C. (2007). Risk assessment for invasive species produces net bioeconomic benefits. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104(1), 203–207.
- Klose, K., & Cooper, S. D. (2013). Complex impacts of an invasive omnivore and native consumers on stream communities in California and Hawaii. *Oecologia*, 171(4), 945–960.
- Kolar, C. S., & Lodge, D. M. (2001). Progress in invasion biology: Predicting

- invaders. *Trends in Ecology and Evolution*, *16*(4), 199–204.
- Kuehne, L. M., & Olden, J. D. (2012). Prey naivety in the behavioural responses of juvenile Chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) to an invasive predator. *Freshwater Biology*, *57*(6), 1126–1137.
- Kuprijanov, I., Kotta, J., Lauringson, V., & Herkül, K. (2015). Trophic interactions between native and alien palaemonid prawns and an alien gammarid in a brackish water ecosystem. *Proceedings of the Estonian Academy of Sciences*, *64*(4), 518.
- Łapińska, E., & Szaniawska, A. (2006). Environmental Preferences of *Crangon crangon* (Linnaeus, 1758), *Palaemon adspersus* Rathke, 1837, and *Palaemon elegans* Rathke, 1837 in the Littoral Zone of the Gulf of Gdańsk. *Crustaceana*, *79*(6), 649–662.
- Lavikainen, T., & Laine, A. (2004). First record of the invasive prawn *Palaemon elegans* in the brackish northern Baltic Sea. *Memoranda Societatis pro Fauna et Flora Fennica*, *80*, 14–16.
- Lefébure, R., Larsson, S., & Byström, P. (2014). Temperature and size-dependent attack rates of the three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus*); are sticklebacks in the Baltic Sea resource-limited? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, *451*, 82–90.
- Lehtiniemi, M., Engström-Öst, J., & Viitasalo, M. (2005). Turbidity decreases anti-predator behaviour in pike larvae, *Esox lucius*. *Environmental Biology of Fishes*, *73*, 1–8.
- Lehtiniemi, M., & Gorokhova, E. (2008). Predation of the introduced cladoceran *Cercopagis pengoi* on the native copepod *Eurytemora affinis* in the northern Baltic Sea. *Marine Ecology Progress Series*, *362*, 193–200.
- Leppäkoski, E., Gollasch, S., Gruszka, P., Ojaveer, H., Olenin, S., & Panov, V. (2002). The Baltic - a sea of invaders. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, *59*(7), 1175–1188.
- Lesutiene, J., Gasiunaite, Z. R., Strikaityte, R., & Žiliene, R. (2014). Trophic position and basal energy sources of the invasive prawn *Palaemon elegans* in the exposed littoral of the SE Baltic Sea. *Aquatic Invasions*, *9*(1), 37–45.
- Ljunggren, L., Sandström, A., Bergström, U., Mattila, J., Lappalainen, A.,

- Johansson, G., Sundblad, G., Casini, M., Kaljuste, O. & Eriksson, B. K. (2010). Recruitment failure of coastal predatory fish in the Baltic Sea coincident with an offshore ecosystem regime shift. *ICES Journal of Marine Science*, 67(8), 1587–1595.
- Lotze, H. K., Worm, B., & Sommer, U. (2000). Propagule banks, herbivory and nutrient supply control population development and dominance patterns in macroalgal blooms. *Oikos*.
- Martorelli, S. R., Alda, P., Marcotegui, P., Montes, M. M., & la Sala, L. F. (2012). New locations and parasitological findings for the invasive shrimp *Palaemon macrodactylus* in temperate southwestern Atlantic coastal waters. *Aquatic Biology*, 15(2), 153–157.
- Mooney, H. A., & Cleland, E. E. (2001). The evolutionary impact of invasive species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 98(10), 5446–5451.
- Nelson, W. G. (1979). Experimental studies of selective predation on amphipods: Consequences for amphipod distribution and abundance. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 38(3), 225–245.
- Nilsson, J. (2006). Predation of northern pike (*Esox lucius* L.) eggs: A possible cause of regionally poor recruitment in the Baltic Sea. *Hydrobiologia*, 553(1), 161–169.
- Nilsson, J., Andersson, J., Karaes, P., & Sandstroem, O. (2004). Recruitment failure and decreasing catches of perch (*Perca fluviatilis* L.) and pike (*Esox lucius* L.) in the coastal waters of southeast Sweden. *Boreal Environment Research*, 9(4), 295–306.
- Ojaveer, E., Lumberg, a, & Ojaveer, H. (1998). Highlights of zooplankton dynamics in Estonian waters (Baltic Sea). *Ices Journal of Marine Science*, 55(4), 748–755.
- Olenin, S., Reise, K., & Thielges, D. W. (2006). Are aliens threatening European aquatic coastal ecosystems? *Helgoland Marine Research*, 60(2), 77–83.
- Orav-Kotta, H., Kotta, J., Herkül, K., Kotta, I., & Paalme, T. (2009). Seasonal variability in the grazing potential of the invasive amphipod *Gammarus tigrinus* and the native amphipod *Gammarus salinus* (Amphipoda:

- Crustacea) in the northern Baltic Sea. *Biological Invasions*, 11(3), 597–608.
- Österblom, H., Hansson, S., Larsson, U., Hjerne, O., Wulff, F., Elmgren, R., & Folke, C. (2007). Human-induced trophic cascades and ecological regime shifts in the baltic sea. *Ecosystems*, 10(6), 877–889.
- Pekcan-Hekim, Z., Joensuu, L., & Horppila, J. (2013). Predation by a visual planktivore perch (*Perca fluviatilis*) in a turbulent and turbid environment. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 70(6), 854–859.
- Peltonen, H., Vinni, M., Lappalainen, A., & Ponni, J. (2004). Spatial feeding patterns of herring (*Clupea harengus* L.), sprat (*Sprattus sprattus* L.), and the three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus* L.) in the Gulf of Finland, Baltic Sea. *ICES Journal of Marine Science*, 61(6), 966–971.
- Persson, M., Andersson, S., Baden, S., & Moksnes, P. O. (2008). Trophic role of the omnivorous grass shrimp *Palaemon elegans* in a Swedish eelgrass system. *Marine Ecology Progress Series*, 371(november 2008), 203–212.
- Pressley, P. H. (1981). Parental effort and the evolution of nest guarding tactics in the threespine stickleback, *Gasterosteus aculeatus* L.. *Evolution*, 35(2), 282–295.
- Rakauskas, V., Putys, Ž., Dainys, J., Lesutiene, J., Ložys, L., & Arbačiauskas, K. (2013). Increasing population of the invader round goby, *Neogobius melanostomus* (Actinopterygii: Perciformes: Gobiidae), and its trophic role in the Curonian Lagoon, SE Baltic Sea. *Acta Ichthyologica et Piscatoria*, 43(2), 95–108.
- Reuschel, S., Cuesta, J. A., & Schubart, C. D. (2010). Marine biogeographic boundaries and human introduction along the european coast revealed by phylogeography of the prawn *Palaemon elegans*. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 55, 765–775.
- Rodda, G. H., & Savidge, J. a. (2007). Biology and Impacts of Pacific Island Invasive Species. 2. *Boiga irregularis*, the Brown Tree Snake (Reptilia: Colubridae). *Pacific Science*, 61(3), 307–324.
- Rushbrook, B. J., Dingemanse, N. J., & Barber, I. (2008). Repeatability in nest construction by male three-spined sticklebacks. *Animal Behaviour*, 75(2), 547–553.

- Sieben, K., Ljunggren, L., Bergström, U., & Eriksson, B. K. (2011). A meso-predator release of stickleback promotes recruitment of macroalgae in the Baltic Sea. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, *397*(2), 79–84.
- Sieben, K., Rippen, A. D., & Eriksson, B. K. (2011). Cascading effects from predator removal depend on resource availability in a benthic food web. *Marine Biology*, *158*(2), 391–400.
- Siegel, H., Gerth, M., Tschersich, G. (2006). Sea Surface Temperature development of the Baltic Sea in the period 1990-2004. *Oceanologia*, *48* (S) 119-131.
- Simberloff, D., Martin, J. L., Genovesi, P., Maris, V., Wardle, D. A., Aronson, J., Courchamp, F., Galil, B., García-Berthou, E., Pascal, M., Pyšek, P., Sousa, R., Tabacchi, E. & Vilà, M. (2013). Impacts of biological invasions: What's what and the way forward. *Trends in Ecology and Evolution*, *28*(1), 58–66.
- Snickars, M., Weigel, B., & Bonsdorff, E. (2015). Impact of eutrophication and climate change on fish and zoobenthos in coastal waters of the Baltic Sea. *Marine Biology*, *162*, 141–151.
- Swarup, H. (1958). Stages in the Development of the Stickleback *Gasterosteus aculeatus* ( L .). *Journal of Embryology and Experimental Morphology*, *6*(September), 373–383.
- Tuomainen, U., & Candolin, U. (2013). Environmental Change and Extended Phenotypes: Does Eutrophication Influence Nest Building in Sticklebacks? *Ethology*, *119*(6), 503–510.
- van Kleunen, M., Dawson, W., Schlaepfer, D. R., Jeschke, J. M., & Fischer, M. (2010). Are invaders different? A conceptual framework of comparative approaches for assessing determinants of invasiveness. *Ecology Letters*, *13*, 947–958.
- Vilà, M., Basnou, C., Pyšek, P., Josefsson, M., Genovesi, P., Gollasch, S., Nentwig, W., Olenin, S., Roques, A., Roy, D. & Hulme, P. E. (2010). How well do we understand the impacts of alien species on ecosystem services? A pan-European, cross-taxa assessment. *Frontiers in Ecology and the Environment*, *8*(3), 135–144.



- Vrat, V. (1949). Reproductive Behavior and Development of Eggs of the Three-spined Stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) of California. *Copeia*, 1949(4), 252–260.
- Wong, B. B. M., Tuomainen, U., & Candolin, U. (2012). Algal blooms impact the quality of nest construction in three-spined sticklebacks. *Animal Behaviour*, 84(6), 1541–1545.
- Yazdani, M., Taheri, M., & Seyfabadi, J. (2009). Effect of different salinities on survival and growth of prawn, *Palaemon elegans* (Palaemonidae). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 90(2), 255.