

Ravinnon laadun ja ilmastonmuutoksen mahdolliset vaikutukset Itämeren hallien kasvuun, kuntoon ja lisääntymistehoon

Kaarina Kauhala



Photo: Veli-Matti Väänänen

Lisääntymismenestykseen vaikuttavat tekijät ovat tärkeitä populaatiodynamiikan kannalta. Ravintotilanne ja ravintoverkossa tapahtuvat muutokset heijastuvat hylkeiden kuntoon sekä kasvuun ja sitä kautta lisääntymistehoon, mutta myös ilmastonmuutoksella voi olla vaikutusta. Tässä työssä selvitettiin Itämeren hallien kasvua, kuntoa ja lisääntymistehoa sekä niihin vaikuttavia tekijöitä, erityisesti ravinnon laadun ja talven lämpötilan merkitystä hylkeille.

Itämeren hallin *Halichoerus grypus* kanta on kasvanut voimakkaasti viime vuosikymmeninä (Harding ym. 2007). Suomen merialueella laskennassa nähtyjen hallien määrä on kuitenkin pysynyt lähes samana (noin 10 000) 2000-luvun puolivälin jälkeen (Luke 2018). Tosin pientä heilahtelua kannan koossa on ollut. Kannan kasvussa tapahtui notkahdus 2000-luvun puolivälin jälkeen naaraiden lisääntymistehon pienentyessä samaan aikaan, jol-

loin metsästyspaine oli melko kova (Kauhala ym. 2016). Muutaman vuoden jälkeen metsästyspaine hellitti, naaraiden lisääntymisteho parani ja laskennassa nähtyjen hallien määrä kasvoi jälleen noin 10 000 yksilöön.

Lisääntymisteho on siten tärkeä kannan kasvulle. Hylkeiden kunto voi vaikuttaa erityisesti naaraiden lisääntymismenestykseen ja sitä kautta kannan kasvuun (Boyd ym. 1995, 2000, Bowen

ym. 2006, Kauhala ym. 2019). Kuntoon puolestaan vaikuttavat käytössä olevat resurssit, erityisesti ravintotilanne (Schick ym. 2013, Kauhala ym. 2017, 2019). Myös ilmastonmuutoksen myötä heikentyvä jäätilanne voi näkyä erityisesti kuuttien kunnossa (Jussi ym. 2008, Kauhala 2017). Sekä kuuttien kunto että kasvu heijastuvat niiden kelpoisuuteen ja saattavat siten ilmetä populaatiodynamiikassa vielä vuosien kuluttua (Lindström 1999, Hall ym. 2001, Helle ym. 2012, Kauhala & Kurkilahti 2019). Esimerkiksi uroksilla kasvu ja aikuisten koko voivat heijastua niiden lisääntymisenestykseen, kun taas naaraskuuttien kunto voi vaikuttaa niiden myöhempään jälkeläistuottoon (Clutton-Brock ym. 1982, Kauhala & Kurkilahti 2019).

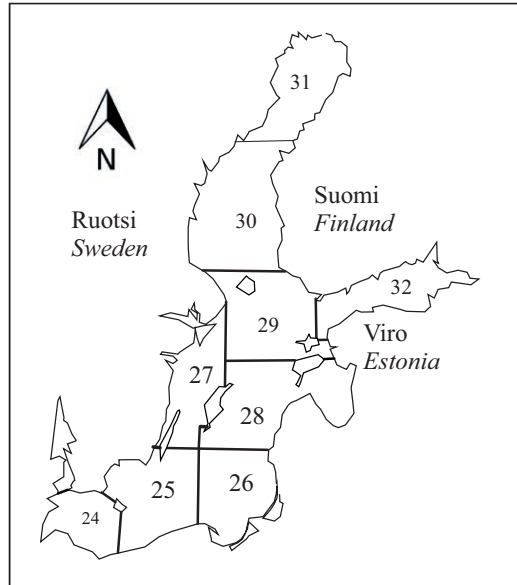
Tutkittaessa hylkeiden populaatiodynamiikkaa on siten tärkeää saada tietoa niiden kasvusta, kunnosta ja lisääntymistehosta sekä niihin vaikuttavista tekijöistä. Hylkeiden kuolevuudesta on hyvin vähän tietoa metsästyskuolleisuutta lukuun ottamatta, joten tässä työssä keskitytään hallien lisääntymistehoon mahdollisesti vaikuttaviin tekijöihin.

Työn tarkoituksena oli 1) kuvata hallien kasvua ja kunnan (traanin paksuuden) muutosta iän mukana sekä 2) kasvuun, kuntoon ja lisääntymistehoon vaikuttavia tekijöitä. Hallien kuntoon ja lisääntymistehoon vaikuttavista tekijöistä on julkaisu aikaisemminkin (Kauhala ym. 2016, 2017, 2019; Kauhala & Kurkilahti 2019), mutta tähän työhön on saatu Suomesta lisää aineistoa ja pohdinnassa on esitetty yhteenvetoa eri tutkimuksista.

Aineisto ja menetelmät

Metsästäjät lähettivät saalishylkeistä (n = 1695) näytteitä Luonnonvarakeskukselle (ennen vuotta 2015 Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitokselle) Suomen merialueelta vuodesta 2002 vuoteen 2018 (kuva 1). Myös kalastajat lähettivät näytteitä sivusaaliiksi jääneistä hylkeistä (N = 146).

Näytteet sisälsivät ainakin alaleuan, lisääntymiselimet (kohdun ja munarauhaset naaraista sekä siitintuun uroksista) ja maksan. Lisäksi metsästäjät ja kalastajat mittasivat hylkeet kuonon kärjestä hännänpäähän. Myös ihonalaisen traanikerroksen paksuus mitattiin rintalastan kohdalta. Traanikerroksen paksuutta käytetään hylkeiden kunnan (ravitsemustilan) mittarina. Hylkeiden laji varmistettiin alaleuasta, sukupuoli lisääntymiselimistä ja ikä määritettiin kulmahampaan sementistä tehdyistä histologisista leikkeistä.



Kuva 1. Hyljenäytteitä pyydettiin Suomen merialueelta (ICES alueet 29–32). 29 = Saaristomeri ja Ahvenanmaa (N = 307), 30 = Selkämeri ja Merenkurkku (N = 409), 31 = Perämeri (N = 815) ja 32 = Suomenlahti (N = 310).

Fig. 1. Grey seal samples were collected from the Finnish sea area (ICES SD 29–32). 29 = Archipelago Sea and Åland (N = 307), 30 = Bothnian Sea and the Quark (409), 31 = Bothnian Bay (N = 815) and 32 = Gulf of Finland (310).

Hylkeiden lisääntymisteho (*birth rate*) määritettiin keväällä (16.4.–30.6.) pyydetyistä 7–25-vuotiaista naaraista. Hallit synnyttävät helmi-maaliskuussa ja ovuloivat jo 2–3 viikkoa synnytyksen jälkeen, mutta hedelmöitynyt munasolu kiinnittyy kohtuun vasta keskikesällä (Helle 1983). Synnytyksen jälkeen munarauhasissa on nähtävissä arpeutunut keltarauhanen eli ns. valkorauhanen (*corpus albicans*), joka säilyy ainakin siihen saakka, jolloin uusi alkio kiinnittyy kohtuun (Boyd 1984).

Lisääntymisteho on niiden 7–25-vuotiaiden naaraiden osuus, joilla oli keväällä nähtävissä *corpus albicans*/kaikki 7–25-vuotiaat naaraat eli siis synnyttäneiden naaraiden osuus kyseisen ikäluokan naaraista.

Lisääntymisteho pehmennettiin kolmen vuoden liukuvan keskiarvon avulla, koska kaikkina vuosina ei ollut riittävästi aineistoa sen laskemiseksi. Tässä työssä käytettiin lisääntymistehoa vuosilta 2005–2018. Usein tiineysprosenttia käytetään li-

Ihonalaisen traanikerroksen paksuus kertoo hylkeen kunnosta. Kuva: Kaarina Kauhala.

Subcutaneous blubber thickness is an index of body condition of seals. Photo: Kaarina Kauhala.



sääntymistehon mittarina, mutta Suomesta syysaineistoa saadaan niin vähän, ettei siitä voi tiineysprosenttia laskea. Lisäksi synnyttäneiden osuus ottaa huomioon myös mahdollisen sikiökuolleisuuden. Myös kohdut tarkistettiin, ja niissä oli yleensä keväällä nähtävissä istukan jättämä arpi tai ainakin paksunnos siinä kohdun sarvessa, jossa sikiö oli ollut.

Hallien kasvua ja traanin paksuuden vaihtelua tarkasteltiin erikseen kuuteilla (alle yksivuotiaat) ja sitä vanhemmilla halleilla. Hylkeiden pituuteen ja traanin paksuuteen vaikuttavia tekijöitä testattiin yleistetyn lineaarisen mallin (*General linear model*, GLM) avulla. Selittävinä tekijöinä olivat vuosi, kuukausi, merialue, sukupuoli, ikä ja kuolinsyy (metsästetty/sivusaalis). Malli muodostettiin niin, että ensin mukana olivat kaikki tekijät, mutta niitä pudotettiin pois yksi kerrallaan tilastollisen merkitsevyyden perusteella (suurimman P-arvon omaava tekijä ensin). Lopulta jäljelle jäivät vain mallin selitysasetta merkitsevästi lisäävät tekijät. Tuloksissa annetaan ja jatkoanalyseissa käytettiin mallin antamia keskiarvoja (merkitsevät tekijät kovariaatteina) sekä keskiarvon keski-*virhettä* (SE).

Silloin, kun vuosi merkitsevästi selitti traanin paksuuden muutosta, sitä verrattiin (korrelaatioanalyysi) hallin tärkeimmän saaliskalan, silakan (*Clupea harengus*; Lundström ym. 2007, Scharff-Olsen ym. 2018) kuntoon eli keskipainoon

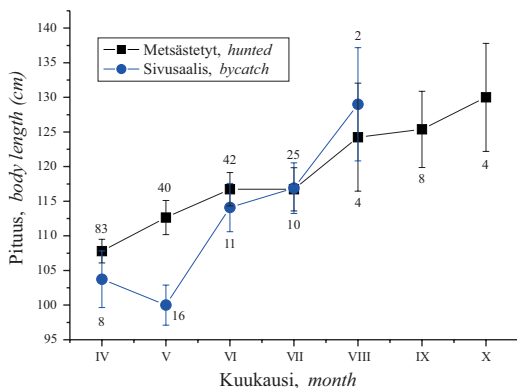
ja talven (tammi-maaliskuun) keskilämpötilaan. Lämpötila (Russarö ja Utö) kuvastaa jäätilanetta hallien lisääntymisaikaan Suomen eteläisillä merialueilla, mistä suurin osa kuuteista oli saatu. Aiemmin todettiin Suomenlahden hallikuuttien laihtuminen hupenevan jääpeitteen myötä (Kauhala ym. 2017). Tässä käytettiin talven keskilämpötilaa, koska jääaineistoja ei ollut saatavilla kaikilta vuosilta. Jääpeitteisten päivien lukumäärä ja talven keskilämpötila korreloivat vahvasti niinä vuosina, joilta oli molemmat tiedot saatavissa (Russarö: $r = -0.94$, $P < 0.001$). Lämpötila-aineisto saatiin Ilmatieteen laitokselta.

Silakoista mukaan otettiin 5-vuotiaat ja sitä vanhemmat (ikäryhmä 5+), koska hallit eivät yleensä syö sitä pienempiä silakoita (Gårdmark ym. 2012). Silakka-aineistot olivat toisaalta eteläistä kantaa (ICES SD 25–29 ja 32), toisaalta Pohjanlahden kantaa (ICES SD 30 ja 31; ICES 2018).

Tulokset

Kuuttien kasvu ja kunto

Kuukausi (ikä) ja kuolinsyy selittivät kuuttien pituuden vaihtelua ($r^2 = 0.13$; taulukko 1). Metsästetyt kuutit olivat ainakin keväällä keskimäärin hieman pitempiä kuin sivusaaliiksi jääneet (metsästetyt: $118.3 \text{ cm} \pm 2.63$, $n = 206$; sivusaalis:



Kuva 2. Metsästettyjen ja sivusaaliiksi jääneiden hallikuuttien pituus (k.a. ± SE) kuukausittain vuosina 2004–2018. Kuukausi vastaa karkeasti kuuttien ikää (huhtikuu: noin 2 kk, toukokuu: noin 3 kk jne. Myös aineistojen koot on merkitty.

Fig. 2. Body length (mean ± SE) of hunted and by-caught grey seal pups during each month in 2004–2018. Month approximately indicates pup age (April: ca. 2 months, May: ca. 3 months etc.) Sample sizes are also given.

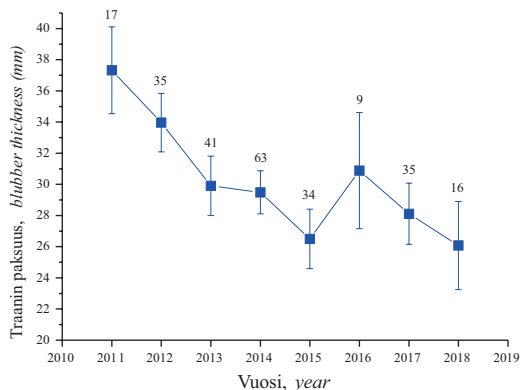
Taulukko 1. Hallikuuttien pituuteen (2004–2018, n = 253) ja traanin paksuuteen (2011–2018, n = 250) vaikuttavat tekijät mallin (GLM) mukaan.

Table 1. Variables significantly affecting body length (2004–2018, n = 253) and blubber thickness (2011–2018, n = 250) of grey seal pups according to the model (GLM).

	F	df	P
Pituus, body length:			
kuukausi, month	6.1	6	<0.001
kuolinsyy, cause of death	4.5	1	0.036
Traani, blubber thickness:			
kuolinsyy, cause of death	14.7	1	<0.001
vuosi, year	2.8	7	0.009

113.0 cm ± 3.10, n = 47; kuva 2). Kuutit olivat huhtikuussa keskimäärin 105.3 cm (± 1.88, n = 91) ja lokakuussa 127.4 cm (± 7.60, n = 4).

Kuolinsyy ja vuosi yhdessä selittivät kuuttien kunnan (traanin paksuuden) vaihtelua ($r^2 = 0.14$, taulukko 1). Kuukausi ei vaikuttanut merkittävästi kuuttien traanin paksuuteen. Metsästettyjen kuuttien traanin paksuus oli keskimäärin 33.8 mm (± 0.85, n = 201), sivusaaliiksi jääneiden 26.7 mm (± 1.79, n = 49). Traanikerros oheni tutkimusjakson aikana (kuolinsyy on mallissa mukana kovariaattina; kuva 3). Traanin paksuus oli keski-



Kuva 3. Hallikuuttien traanin paksuus (k.a. ± SE) eri vuosina (ks. myös Kauhala ym. 2017, Kauhala & Kurkilahti 2019). Myös aineiston koot on annettu.

Fig. 3. Blubber thickness (mean ± SE) of grey seal pups in different years (see also Kauhala et al. 2017, Kauhala & Kurkilahti 2019). Sample sizes are also given.

määrin 37.3 mm (± 2.79, n = 17) vuonna 2011 ja 26.1 mm (± 2.83, n = 16) vuonna 2018.

Traanin paksuuden vuosivaihtelua verrattiin talven lämpötilaan Russarön ja Utön saarilla, koska valtaosa kuuttiaineistosta oli etelästä. Traanin paksuus ja talven keskilämpötila korreloivat negatiivisesti (Russarö: $r = -0.83$, $p = 0.022$, Utö: $r = -0.82$, $P = 0.025$; ks. myös Kauhala & Kurkilahti 2019). Merkitsevää yhteyttä ei havaittu silakoiden keskipainon ja kuuttien traanin paksuuden välillä, kun koko Suomen kuutit olivat mukana analyysissä (vrt. kuitenkin Kauhala ym. 2017, Kauhala & Kurkilahti 2019).

Hallien kasvu ja kunto ensimmäisen ikävuoden jälkeen

Vuosi, merialue, sukupuoli ja ikä yhdessä selittivät hallien pituuden vaihtelua vuodesta 2003 vuoteen 2018 ($r^2 = 0.66$; taulukko 2). Uros- ja naarashallien pituutta tarkasteltiin vielä erikseen, koska sukupuoli vaikutti pituuteen erittäin merkittävästi. Urokset olivat lyhimpiä Pohjanlahdella (200.5 cm ± 8.06, n = 112) ja pisimpiä Saaristomereillä (209.6 cm ± 8.00, n = 69), naaraat olivat lyhimpiä Perämerellä (166.9 cm ± 13.83, n = 108) ja pisimpiä Suomenlahdella (188.3 ± 14.17, n = 50). Vuosien välillä oli vaihtelua pituudessa, mutta ei selvää trendiä. Urokset olivat pitempiä kuin naaraat ja näyttivät kasvavan selvästi ainakin 10-vuo-

Taulukko 2. Yksivuotiaiden ja sitä vanhempien hallien pituuteen (2003–2018, n = 483) ja traanin paksuuteen (2005–2018, n = 476) vaikuttavat tekijät mallin (GLM) mukaan. Kuolinsyy = metsästetty/sivusaalis.

Table 2. Variables significantly affecting body length (2003–2018, n = 483) and blubber thickness (2005–2018, n = 476) of ≥ one-year-old grey seals according to the model (GLM). Death = cause of death (hunted/bycaught).

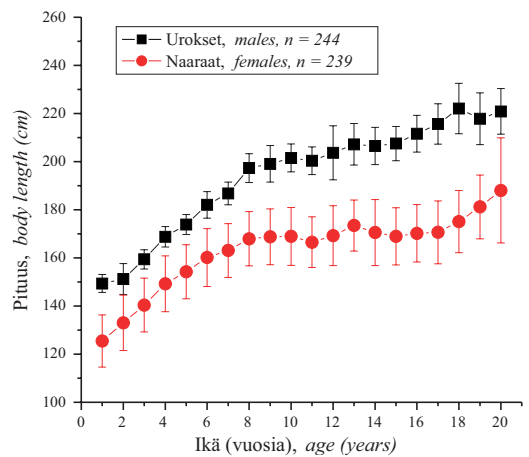
	Kaikki, <i>all</i>			Urokset, <i>males</i>			Naaraat, <i>females</i>		
	F	df	P	F	df	P	F	df	P
Pituus, <i>body length</i>:									
vuosi, <i>year</i>	5.2	15	<0.001	4.8	15	<0.001	2.3	12	0.009
merialue, <i>sea area</i>	16.4	3	<0.001	2.9	3	0.034	15.4	3	<0.001
sukupuoli, <i>sex</i>	106.7	1	<0.001	–	–	–	–	–	–
ikä, <i>age</i>	17.1	32	<0.001	14.5	28	<0.001	6.7	29	<0.001
Traani, <i>blubber thickness</i>:									
vuosi, <i>year</i>	3.3	10	<0.001						
kuukausi, <i>month</i>	12.5	8	<0.001						
merialue, <i>sea area</i>	4.2	3	0.006						
ikä, <i>age</i>	3.1	29	<0.001						
kuolinsyy, <i>death</i>	8.1	1	0.005						

tiaiksi (kuva 4; ks. myös Kauhala & Kurkilahti 2019). Naaraiden kasvu näytti päättyvän noin kahdeksan vuoden iässä.

Kaikki testatut muuttujat sukupuolta lukuun ottamatta vaikuttivat hallien traanikerroksen paksuuteen ($r^2 = 0.37$, taulukko 2). Hallien traanikerros kasvoi jonkin verran vuodesta 2012 ($42.3 \text{ mm} \pm 4.71$, $n = 71$) vuoteen 2018 ($49.3 \text{ mm} \pm 4.80$, $n = 54$). Hallit laihtuivat kevään aikana (huhtikuu: $46.9 \text{ mm} \pm 4.63$, $n = 83$) ja olivat laihimmillaan kesäkuussa ($33.6 \text{ mm} \pm 5.54$, $n = 15$; kuva 5A). Loppukesän ja syksyn aikana ne taas lihoivat (joulukuu: $60.9 \text{ mm} \pm 5.71$, $n = 123$). Hallit olivat laihimpia Perämerellä ($43.6 \text{ mm} \pm 4.84$, $n = 187$) ja lihavimpia Suomenlahdella ($48.1 \text{ mm} \pm 4.80$, $n = 108$). Sivusaaliiksi jääneillä oli ohuempi traanikerros ($43.2 \text{ mm} \pm 4.76$, $n = 66$) kuin metsästetyillä halleilla ($48.6 \text{ mm} \pm 4.78$, $n = 410$). Yksi halli oli ammuttu kalaviljelylaitoksen vierestä, ja sen traanin paksuus oli peräti 95 mm. Hallien traanikerros kasvoi noin 11 vuoden ikään saakka, tosin kasvu näytti tasaantuvan 6–8-vuotialla, mutta jatkui taas sen jälkeen (kuva 5B). Vanhimmat hallit näyttivät olevan hieman laihempia kuin keski-ikäiset.

Aikuisten naaraiden kunto ja lisääntymisteho

Aikuisten naaraiden kunto on todennäköisesti tärkeä lisääntymistehon kannalta, joten sitä tarkasteltiin vielä erikseen. Mukana olivat 7–25-vuotiaat naaraat (N = 461), koska niiden lisääntymistehon

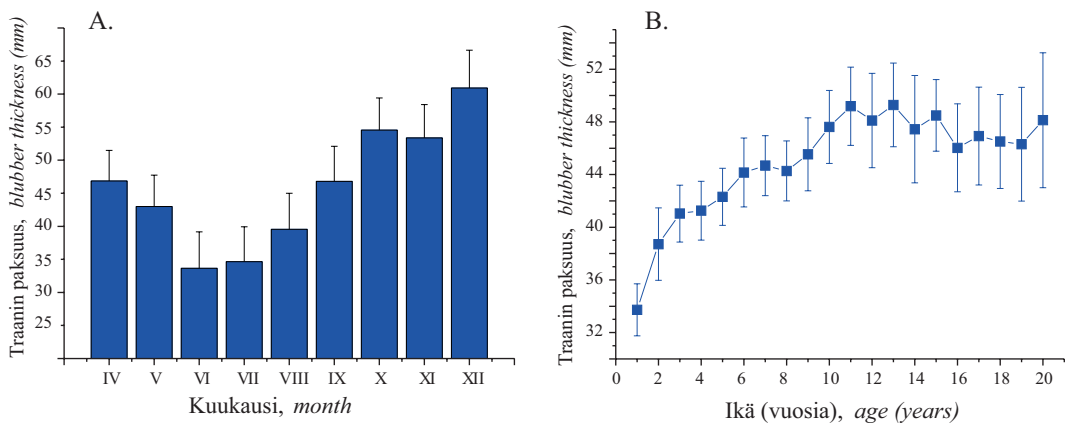


Kuva 4. Yksivuotiaiden ja sitä vanhempien hallien pituuden (k.a. ± SE) kasvu iän mukana. Yli 20-vuotiaat on jätetty kuvasta pois pienen aineiston takia.

Fig. 4. Increase in body length (mean ± SE) of one-year-old and older grey seals. Seals older than 20 years were excluded from the figure due to small sample sizes.

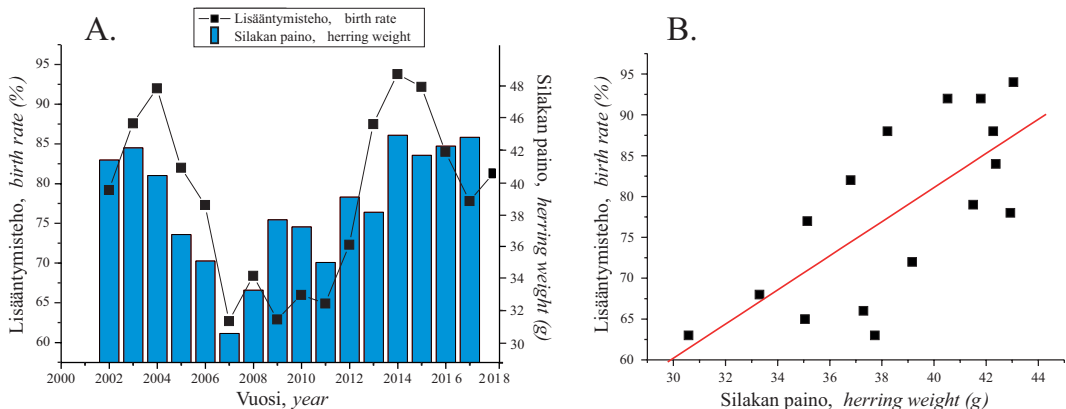
on todettu olevan parempi kuin sitä nuorempien (5–6-vuotiaat) tai vanhempien lisääntymisteho (Kauhala ym. 2014). Synnyttäneiden osuus oli yli 90 % 2000-luvun alkupuolella, pieneni sitten noin 65 %:iin ja kasvoi jälleen vuoden 2011 jälkeen (kuva 6A). Viimeisten kuuden vuoden (2013–2018) keskiarvo oli 88 %.

Vuosittain synnyttäneiden naaraiden osuutta 7–25-vuotiaista naraista verrattiin Pohjanlahden



Kuva 5. Yksivuotiaiden ja sitä vanhempien hallien traanin paksuus (k.a. \pm SE) eri kuukausina (A) ja traanin paksuuden kasvu iän mukana (B).

Fig. 5. Blubber thickness (mean \pm SE) of one-year-old and older grey seals in different months (A) and the increase in blubber thickness with age (B).



Kuva 6. Hallinaaraiden ($N = 461$) lisääntymisteho eri vuosina (A) ja Pohjanlahden silakan painon funktiona (B). Ks. myös Kauhala ym. 2016, 2019.

Fig. 6. Birth rate of grey seal females ($N = 461$) in different years (A) and as a function of herring weight in the Gulf of Bothnia (B). See also Kauhala et al. 2016, 2019.

naaraiden traanin paksuuteen keväällä sekä Pohjanlahden silakoiden keskipainoon, koska suurin osa naaraista (79 %) oli tapettu Pohjanlahdella. Silakoiden keskipaino Pohjanlahdella korreloi suuntaa-antavasti aikuisten naaraiden traanin paksuuteen ($r = 0.64$, $P = 0.086$) ja merkitsevästi naaraiden lisääntymistehoon ($r = 0.72$, $P = 0.002$) eri vuosina (kuva 6B).

Pohdinta

Kuutit

Kuutit kasvoivat keskimäärin 22 cm huhtikuun ja lokakuun välisenä aikana. Traanin paksuudessa ei tapahtunut vastaavaa muutosta, mutta sivusaaliiksi jääneet kuutit olivat laihempia (ks. myös Bäcklin



Munarauhanen ja siinä näkyvä valkorauhanen eli *corpus albicans*. Kuva: Kaarina Kauhala.

Ovario with corpus albicans. Photo: Kaarina Kauhala.

ym. 2011) ja siten myös kasvoivat ainakin keväällä hitaammin kuin metsästetyt kuutit. Todennäköisesti nälkiintyneet kuutit ottavat suurempia riskejä ja menevät useammin pyydyksiin helpon ravinnon toivossa kuin hyvässä kunnossa olevat kuutit (Kauhala ym. 2015).

Kuutit laihtuivat tutkimusjakson aikana ja traanin paksuus korreloi negatiivisesti talven keskilämpötilan kanssa (ks. myös Kauhala & Kurkilahti 2019). Jääpeitteisten päivien lukumäärän ja talven keskilämpötilan välillä on voimakas negatiivinen korrelaatio. Jään vähyyys lämpiminä talvina pakottaa monet hallit poikimaan luodoille, missä kuutit ovat vieroitettaessa huonokuntoisempia kuin jäälle syntyneet kuutit (Jüssi ym. 2008, Kauhala ym. 2017). Maalle pakkautuu enemmän halleja pienelle alueelle, joten siellä on enemmän häiriötä ja taudit voivat levitä helpommin, kuin jos kuutit ovat hajallaan ajojällillä. Talven lämpötilalla voi olla vaikutusta populaatiolle vielä usean vuoden jälkeen, koska lämpiminä talvina syntyneiden, siis kuutteina huonokuntoisten, naaraiden lisääntymisteho voi olla huonompi kuin kylminä talvina syntyneiden (Kauhala & Kurkilahti 2019).

Aiemmissä tutkimuksissa havaittiin, että kuuttien traanin paksuus korreloi positiivisesti silakan keskipainon kanssa. Silakat ja kuutit laihtuivat vuodesta 2003 vuoteen 2010 tutkimuksessa, jossa mukana oli myös Ruotsin aineistoa (Kauhala ym. 2017). Suomessa traanin paksuutta on mitattu säännöllisesti vasta vuodesta 2011 alkaen, joten tässä työssä ei saatu merkittävä yhteyttä kuuttien traanin paksuuden ja silakoiden keskipainon välille. Hupeneva jääpeite 2010-luvulla näyttäisi vaikuttavan kuuttien kuntoon enemmän, ja toiseen suuntaan, kuin ravinnon laatu. Tosin, kun mukaan otettiin vain Suomenlahden kuutit keväältä ja verrattiin niitä eteläiseen

silakkakantaan, saatiin positiivinen yhteys erityisesti uroskuuttien traanin paksuuden ja silakoiden painon välille (Kauhala & Kurkilahti 2019).

Yksivuotiaat ja sitä vanhemmat hallit

Urokset kasvoivat nopeammin ja saavuttivat suuremman koon kuin naaraat. Urosten suuri koko saattaa olla tärkeä niiden lisääntymismenestyksen kannalta: suuret urokset kilpailevat menestyksellä naaraista kuten muillakin moniavioisilla nisäkkäillä (Clutton-Brock ym. 1982). Nopein kasvu taittui 9–10 vuoden iässä, jolloin urokset usein alkavat lisääntyä, vaikka ne saavuttavat sukukypsyyden jo aiemmin (Helle 1983). Urosten pituus oli silloin noin 200 cm (kuva 4). Toisessa tutkimuksessa urosten asymptoottiseksi pituudeksi saatiin 206 cm, ja urokset saavuttivat 95 % siitä 10.3 vuoden iässä (Kauhala & Kurkilahti 2019). Naaraat näyttivät kasvavan noin kahdeksan vuoden ikään, jolloin ne olivat noin 168 cm. Melkein kaikki naaraat lisääntyvät jo 7-vuotiaina (Kauhala ym. 2014), joten kasvu näyttää pysähtyvän pian sen jälkeen tai lisääntyminen alkaa, kun kasvu loppuu (Boyd ym. 1999). Tosin toisessa tutkimuksessa naaraiden asymptoottiseksi pituudeksi saatiin 170 cm, mutta 95 % siitä saavutettiin jo hieman yli viiden vuoden iässä (Kauhala & Kurkilahti 2019), jolloin kaikki naaraat ovat jo sukukypsiä (Kauhala ym. 2014).

Hallit olivat hieman lyhyempiä ja laihempia Perämerellä kuin eteläisillä merialueilla, mikä saattaa johtua silakoiden pienemmästä painosta pohjoisessa (ICES 2018). Halleilla on usein havaittu paikkauskollisuutta (Karlsson 2003, Oksanen ym. 2014), joten ainakin osa halleista on todennäköisesti syntynyt niillä merialueilla, jossa ne on ammuttu. On nimittäin havaittu, että jos kuutit saavat huonolaatuista ruokaa (laihoja silakoita), varsinkin urokset jäävät lyhyemmiksi kuin ne, jotka ovat kuuttina saaneet hyvälaatuista ravintoa (Kauhala & Kurkilahti 2019). Hyvän alun saaneet uroshallit olivat siis vielä aikuisenakin pitempiä kuin laihoina vuosina syntyneet hallit, mikä saattaa myös vaikuttaa niiden lisääntymismenestykseen.

Hallien traanikerros kasvoi noin 11 vuoden ikään, ja sukupuolten ero oli pienempi kuin pituudessa. Tosin 6–8 vuoden iässä traanikerroksen kasvu hidastui, mikä saattaa johtua siitä, että naaraat aloittivat lisääntymisen. Lisääntymisestä on naaraille suuria kustannuksia, mikä näkyy niiden kunnossa myös muilla nisäkkäillä (Clutton-Brock ym. 1982, Boyd ym. 1995).

Toisin kuin kuuteilla, vanhemmilla halleilla kunnan vuodenaikaisvaihtelu oli selvää: hallit laihtuivat keväällä ja lihoivat syksyllä (Kauhala ym. 2017). Naaraat laihtuvat paljon (jopa 3.5 kg vuorokaudessa) imettäessään kuuttia hyvin rasvaisella maidolla. Maidon rasvapitoisuus on hallilla noin 45–50 % (Helle 1983). Naaraiden vielä imettäessä halleilla on kiima-aika, jolloin ne myös syövät vähän. Sekä urokset että naaraat laihtuvat myös karvanvaihtoaikaan touko-kesäkuussa, jolloin ne makoilevat luodoilla ja enimmäkseen paastoavat. Syyspuolella hallit ruokailevat aktiivisesti ja lihottavat itseään. Naaraat lihoivat myös tiineyden myötä ja lihottavat itseään tulevaa imetystä varten, koska naaras imettää rasvavarastojensa turvin (Boyd 2000).

Tutkimusjakson aikana hallit lihoivat hieman. Silakoiden kunnan (keskipainon) on aiemmin havaittu vaikuttavan hallien kuntoon (Kauhala ym. 2017). Myös tässä työssä saatiin positiivinen (suuntaa-antava) korrelaatio aikuisten naaraiden traanikerroksen ja silakoiden kunnan välille. Vielä selvempi positiivinen korrelaatio oli silakoiden kunnan ja hallien lisääntymistehon välillä. Tämä havaittiin myös aiemmissä tutkimuksissa (Kauhala ym. 2016). Lisäksi havaittiin tilastollisesti merkitsevä yhteys hallinaaraiden rasvaprosentin ja lisääntymistehon välillä ($r = 0.62$, $P = 0.008$; K. Kauhala, julkaisematon). Myös kilohailien (*Sprattus sprattus*) kunnan ja hallien lisääntymistehon väliltä löytyi yhteys (Kauhala ym. 2016, 2019). Silakoiden lisäksi kilohailit ovat tärkeää ravintoa hallille eteläisillä merialueilla (Lundström ym. 2007, Kauhala ym. 2011, Scharff-Olsen ym. 2018). Silakoiden ja kilohailien kunto puolestaan korreloi negatiivisesti niiden runsauden kanssa, mikä viittaa sekä lajien sisäiseen että lajienväliseen kilpailuun eläinplanktonista (Möllmann ym. 2004, Casini ym. 2006, 2010, Kauhala ym. 2019). Myös turskakannalla *Gadus morhua* on vaikutusta silakoiden ja kilohailien kuntoon, koska turska syö etenkin kilohaileja. Turskakannan romahdettua viime vuosisadan loppupuolella liiallisen kalastuksen ja Itämeren suola- ja happipitoisuuden vähenemisen seurauksena kilohailien määrä kasvoi 1990-luvulla jyrkästi (Casini ym. 2006, 2008, 2009, Österblom ym. 2007, Kuosa ym. 2017), minkä vuoksi sekä kilohailien että silakoiden kunto heikkeni (Kauhala ym. 2019). Myös eläinplanktonissa tapahtuvat muutokset heijastuvat niitä syövien kalojen kuntoon. Hallinaaraiden kunto ja lisääntymisteho on siten paljolti riippuvaista Itä-

meren ravintoverkossa tapahtuvista muutoksista. Aiemmin havaittuja ympäristömyrkyistä johtuvia lisääntymishäiriöitä (Bergman & Olsson 1986, Bergman 1999, Harding & Härkönen 1999) ei hallilla enää juuri tavata.

Yhteenveto

Hallit kasvavat ja lihoivat nopeasti ainakin lisääntymisen alkuun saakka, tai ne aloittavat lisääntymisen, kun ne ovat saavuttaneet tietyn painon. Uroshallit kasvavat suuremmiksi kuin naaraat, ja suuri koko saattaa parantaa urosten lisääntymismenestystä niiden kilpaillessa naaraista. Silakoiden kunto vaikuttaa hallien kuntoon. Lihavina vuosina syntyneet uroshallit ovat vielä aikuisenakin suurempia kuin laihoina vuosina syntyneet, joten ravinnon laatu voi vaikuttaa urosten lisääntymismenestykseen ja hallien populaatiodynamiikkaan vielä vuosien kuluttua. Silakoiden ja kilohailien kunto vaikuttaa myös naaraiden kuntoon ja lisääntymismenestykseen, joten ravinnon laatu vaikuttaa sitäkin kautta hallien populaatiodynamiikkaan. Hallin ravinnon laatuun vaikuttavat puolestaan Itämeren ravintoverkossa tapahtuvat muutokset, kuten turska- ja kilohailikantojen koko ja suolapulssit.

Talven lämpötila vaikutti kuuttien kuntoon jopa enemmän kuin ravinnon laatu: 2010-luvulla kuuttit ovat laihtuneet hupenevan jääpeitteen myötä. Lämpiminä vuosina syntyneiden naaraiden lisääntymisteho voi tämän vuoksi olla huonompi kuin kylminä talvina syntyneiden, koska huono alku saattaa vaikuttaa eläinten kelpoisuuteen myöhemmin niiden elämässä. Ilmastonmuutos voi näin ollen vaikuttaa hallien populaatiodynamiikkaan Itämeren ravintoverkossa tapahtuvien muutosten lisäksi.

Kiitokset. Suuret kiitokset kaikille niille metsästäjille, jotka ovat lähettäneet meille hyljenäytteitä. Kiitän myös etenkin M. Isomursua, M. Kunnasrantaa ja P. Timosta avusta näytteiden käsittelyssä.

Summary: Impacts of food quality and climate change on the growth, body condition and reproductive rate of Baltic grey seals

Food quality and climate change may impact the body condition of seals. Body condition, in turn, may affect the reproductive rate of female seals in particular, which is important for the growth rate of the population. Growth of individual seals, especially males, may affect their reproductive success later in their lives. The aim of the present

paper was 1) to examine the growth and increase in blubber thickness (nutritional status) with age of Baltic grey seals (*Halichoerus grypus*) and 2) to study factors affecting their growth, body condition and reproductive rate. We also review previous literature on the subject.

Seal samples were collected from hunters and fishermen from the Finnish sea area in 2002–2018 (Fig. 1). Samples included the lower jaw, genitals and liver. Seal species was verified from the lower jaw and sex from the genitals, and age was determined from canine teeth. Seals were also measured from the tip of the nose to the tip of the tail and the thickness of the subcutaneous blubber layer (an index of body condition) was calculated. Female birth rate (reproductive rate) (age 7–25 years) was determined from the presence of corpus albicans in the spring sample.

The effects of independent variables (year, month, sex, age, sea area and cause of death) possibly affecting seal body length and blubber thickness were tested with general linear modelling (GLM). The analyses were conducted separately for pups (< one-year-olds) and older seals. Model-predicted values were used to test correlations between annual variation in environmental factors and the blubber thickness and birth rate of seals. The mean weight of herring (*Clupea harengus*), the most important prey fish for Baltic grey seals, and winter temperature (mean for January–March), which correlated with ice conditions during the seal breeding season (February–March) were the environmental factors used in the study.

Month (age) and cause of death (hunted/bycaught) explained some of the variation in pup body length (Table 1). Pups grew rapidly during their first year (Fig. 2), and hunted pups were longer and had more blubber than bycaught pups. Hungry pups probably take more risks and are thus more easily trapped in fishing gear than pups in better condition. Pup blubber thickness decreased with year from 2011 to 2018 (Fig. 3) and correlated negatively with winter temperature. In warm winters with little ice, many pups are born on land where large groups of seals gather, thus leading to frequent disturbances and diseases spreading easily. In cold winters with good ice conditions, pups are scattered on the drift ice and are in better condition than those born on land. The body condition of female pups in particular may have delayed effects on their reproductive success later in their lives. Females born in cold winters may thus have higher birth rates as adults than those born in warm years.

Males were bigger than females and grew rapidly until the age of approximately ten years when they were ca. 200 cm in length (Fig. 4). Females seemed to grow until the age of eight years when they were 168 cm in length. Seals were longer and had more blubber in southern sea areas (Gulf of Finland and the Archipelago Sea) than in the Gulf of Bothnia, which may be explained by better herring quality in the south. Baltic grey seals show some site fidelity, and many seals were probably killed in the same sea areas where they were born in, and seals born in areas with good herring quality may grow more rapidly and will be bigger as adults than those born in areas with poor herring quality. Bigger size may also mean better reproductive success of males in a polygynous species.

All tested variables, except sex, affected the body condition of \geq one-year-old seals (Table 2). Blubber thickness increased until the age of ca. 11 years (Fig. 5). Seals lost weight during reproductive and moulting periods in spring and gained weight during autumn when they actively foraged. By-caught seals had less blubber than hunted seals.

Blubber thickness of \geq one-year-old seals increased from 2012 to 2018, and herring weight correlated positively with blubber thickness and female birth rate. Birth rate was high in the early 2000s, decreased with decreasing herring weight from 2004 to 2007, remained low for approximately five years and increased again after 2011 with increasing herring weight (Fig. 6). Herring and sprat (*Sprattus sprattus*) weight have also been shown to be important for the body condition and birth rate of grey seals. Both intra- and inter-specific competition for zooplankton occur between these clupeids and therefore a negative correlation exists between their abundances and weights. The abundance of cod (*Gadus morhua*), an important predator of sprat, in turn impacts sprat abundance and thus both sprat and herring weight. Both changes in the food web and the warming climate may thus impact the reproductive success and population dynamics of Baltic grey seals.

Kirjallisuus / References

- Bergman, A. 1999: Health condition of the Baltic grey seal (*Halichoerus grypus*) during two decades: gynaecological health improvement but increased prevalence of colonic ulcers. – *Acta Pathologica Microbiologica et Immunologica Scandinavica* 107: 270–282.
- Bergman, A. & Olsson, M. 1986: Pathology of Baltic grey seal and ringed seal females with special reference to adrenocortical hyperplasia: is environmental pollution the cause of a widely distributed disease syndrome? – *Finnish Game Research* 44: 47–62.
- Bowen, W.D., Iverson, S. J., McMillan, J. I. & Boness, D. J. 2006: Reproductive performance in grey seals: age-related improvement and senescence in a capital breeder. – *Journal of Animal Ecology* 75: 1340–1351.
- Boyd, I. L. 1984: Development and regression of the corpus luteum in grey seal (*Halichoerus grypus*) ovaries and its use in determining fertility rates. – *Canadian Journal of Zoology* 62: 1095–1100.
- Boyd, I. L. 2000: State-dependent fertility in pinnipeds: contrasting capital and income breeders. – *Functional Ecology* 14: 623–630.
- Boyd, I.L., Croxall, J.P., Lunn, N.J. & Reid, K. 1995: Population demography of Antarctic fur seals: the costs of reproduction and implications for life-histories. – *Journal of Animal Ecology* 64: 505–518.
- Boyd, I. L., Lockyer, C. & Marsh, H. D. 1999: Reproduction in marine mammals. – *Teoksessa/In: Reynolds, J. E., Rommel, S. A. (toim./eds.), Biology of marine mammals*, 218–286. – Smithsonian Institution Press, Washington.
- Bäcklin, B.-M., Moraes, C., Roos, A., Eklöf, E. & Lind, Y. 2011: Health and age and sex distributions of Baltic grey seals (*Halichoerus grypus*) collected from bycatch and hunt in the Gulf of Bothnia. – *ICES Journal of Marine Science* 68: 183–188.
- Casini, M., Bartolino, V., Molinero, J.C. & Kornilovs, G. 2010: Linking fisheries, trophic interactions and climate: threshold dynamics drive herring *Clupea harengus* growth in the central Baltic Sea. – *Marine Ecology Progress Series* 413: 241–252.
- Casini, M., Cardinale, M. & Hjelm, J. 2006: Inter-annual variation in herring, *Clupea harengus*, and sprat, *Sprattus sprattus*, condition in the central Baltic Sea: what gives the tune? – *Oikos* 112: 638–650.

- 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. – 106: 197–202.
- Casini, M., Lövgren, J., Hjelm, J., Cardinale, M., Molinero, J.C. & Kornilovs, G. 2008: Multi-level trophic cascades in a heavily exploited open marine ecosystem. – *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 275: 1793–1801.
- Clutton-Brock, T. H., Guinness, F. E. & Albon, S. D. 1982: *Red deer. Behavior and ecology of two sexes*. Edinburgh University Press, Edinburgh.
- Gårdmark, A., Östman, Ö., Nielsen, A., Lundström, K., Karlsson, O., Pönni, J. & Aho, T. 2012: Does predation by grey seals (*Halichoerus grypus*) affect Bothnian Sea herring stock estimates? – *ICES Journal of Marine Science* 69: 1448–1456.
- Hall, A. J., McConnell, B. J. & Barker, R. J. 2001: Factors affecting first-year survival in grey seals and their implications for life history strategy. – *Journal of Animal Ecology* 70: 138–149.
- Harding, K. C. & Härkönen, T. 1999: Development in the grey seal (*Halichoerus grypus*) and ringed seal (*Phoca hispida*) populations during the 20th century. – *Ambio* 28: 619–627.
- Harding, K.C., Härkönen, T., Helander, B. & Karlsson, O. 2007: Status of Baltic grey seals: population assessment and extinction risk. – *NAMMCO Scientific Publications* 6: 33–56.
- Helle, E. 1983: *Hylkeiden elämää*. Kirjayhtymä, Helsinki (In Finnish).
- Helle, H., Koskela, E. & Mappes, T. 2012: Life in varying environments: experimental evidence for delayed effects of juvenile environment on adult life history. – *Journal of Animal Ecology* 81: 573–582.
- ICES 2018: *Baltic Fisheries Assessment Working Group (WGBFAS)*, 6–13 April 2018, ICES HQ, Copenhagen, Denmark. 748 pp.
- Jüssi, M., Härkönen, T., Helle, E. & Jüssi, I. 2008: Decreasing ice coverage will reduce the breeding success of Baltic grey seal (*Halichoerus grypus*) females. – *Ambio* 37: 80–85.
- Karlsson, O. 2003: *Population structure, movements and site fidelity of grey seals in the Baltic Sea*. – Väitöskirja, PhD thesis, Stockholm University.
- Kauhala, K., Ahola, M. P., Isomursu, M. & Raitaniemi, J. 2016: Impact of food resources, reproductive rate and hunting pressure on Baltic grey seal population in the Finnish sea area. – *Annales Zoologici Fennici* 53: 296–309.
- Kauhala, K., Ahola, M. P. & Kunnasranta, M. 2014: Decline in the pregnancy rate of Baltic grey seal females during the 2000s. – *Annales Zoologici Fennici* 51: 313–324.
- Kauhala, K., Bäcklin, B-M., Harding, K. & Raitaniemi, J. 2017: The effect of prey quality and ice conditions on the nutritional status of Baltic grey seals of different age groups. – *Mammal Research* 62: 351–362.
- Kauhala, K., Korpinen, S., Lehtiniemi, M. & Raitaniemi, J. 2019: Reproductive rate of a top predator, the grey seal, as an indicator of the changes in the Baltic food web. – *Ecological Indicators* 102: 693–703.
- Kauhala, K., Kunnasranta, M. & Valtonen, M. 2011: *Hallien ravinto Suomen merialueella 2001–2007 – alustava selvitys [Diet of grey seals in Finland in 2001–2007 – a preliminary study]*. – *Suomen Riista* 57: 73–83.
- Kauhala, K. & Kurkilahti, M. 2019: Delayed effects of prey fish quality and winter temperature during the birth year on adult size and reproductive rate of Baltic grey seals. – *Mammal Research*. online: <https://doi.org/10.1007/s13364-019-00454-1>.
- Kauhala, K., Kurkilahti, M., Ahola, M., Herrero, A., Karlsson, O., Kunnasranta, M., Tiilikainen, R. & Vetemaa, M. 2015: Age, sex and body condition of Baltic grey seals: Are the problem seals a random sample of the population? – *Annales Zoologici Fennici* 52: 103–114.
- Kuosa, H., Fleming-Lehtinen, V., Lehtinen, S., Lehtiniemi, M., Nygård, H., Raateoja, M., Raitaniemi, J., Tuimala, J., Uusitalo, L. & Suikkanen, S. 2017: A retrospective view of the development of the Gulf of Bothnia ecosystem. – *Journal of Marine Systems* 167: 78–92.
- Lindström, J. 1999: Early development and fitness in birds and mammals. – *Trends in Ecology and Evolution* 14: 343–348.
- Luke 2018: <https://www.luke.fi/tietoa-luonnonvaroista/riista/hylkeet/>
- Lundström, K., Hjerne, O., Alexandersson, K. & Karlsson, O. 2007: Estimation of grey seal (*Halichoerus grypus*) diet composition in the Baltic Sea. – *Namco Scientific Publications* 6: 177–196.
- Möllmann, C., Kornilovs, G., Fetter, M. & Köster, F. W. 2004: Feeding ecology of central Baltic Sea herring and sprat. – *Journal of Fish Biology* 65: 1563–1581.
- Oksanen, S. M., Ahola, M. P., Lehtonen, E. & Kunnasranta, M. 2014: Using movement data of Baltic grey seals to examine foraging-site fidelity: implications for seal-fishery conflict mitigation. – *Marine Ecology progress Series* 507: 297–308.
- Scharff-Olsen, C. H., Galatius, A., Teilmann, J., Dietz, R., Andersen, S. M., Jarnit, S., Kroner, A.-M., Botnen, A. B., Lundström, K., Möller, P. R. & Olsen, M. T. 2018: Diet of seals in the Baltic Sea region: a synthesis of published and new data from 1968 to 2013. – *ICES Journal of Marine Science* 76: 284–297.
- Schick, R. S., New, L. F., Thomas, L., Costa, D. P., Hindell, M. A., McMahon, C. R., Robinson, P. W., Simmons, S. E., Thums, M., Harwood, J. & Clark, J. S. 2013: Estimating resource acquisition and at-sea body condition of a marine predator. – *Journal of Animal Ecology* 82: 1300–1315.
- 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: 877–889.

Hyväksyty/Accepted 30.7.2019

Kaarina Kauhala
Luonnonvarakeskus
Natural Resources Institute Finland
Itäinen Pitkäkatu 3 A
FI-20520 Turku, Finland
e-mail: kaarina.kauhala@luke.fi