

TARTU ÜLIKOOL
ÖKOLOOGIA JA MAATEADUSTE INSTITUUT
ZOOLOOGIA OSAKOND
HÜDROBIOLOOGIA ÕPPETOOL

Aile Mäe

**LUUKALADE SIGIMINE RIIMVEES JA PEAMISED SEDA MÕJUTAVAD
TEGURID**

Bakalaureusetöö

Juhendaja: Roland Svirgsden

TARTU 2013

SISUKORD

1. Sissejuhatus	3
2. Biootilised tegurid	4
2.1 Marja kvaliteet.....	4
2.2 Kisklus.....	6
3. Abiootilised tegurid.....	7
3.1 Soolsus.....	7
3.2 Temperatuur.....	13
3.3 Fotoperiood.....	16
4. Kliimamuutused	18
5. Arutelu.....	20
Kokkuvõte	23
Summary	24
Tänuavaldused.....	25
Kasutatud kirjandus.....	26
Internetiallikad.....	32

1. Sissejuhatus

Riimveeks nimetatakse vett, mille soolsus on vahemikus 0,5–30%. Riimvesi esineb tavaliselt suurte jõgede suudmealadel, kus jõgedest suubuv magevesi seguneb soolase ookeani- või mereveega. Samuti on riimveelised sellised maailmamere osad, mis on ookeanist eraldatud kitsaste väinadega, mille kaudu on soolase vee sissevool sinna piiratud. Üheks selliseks riimveeliseks veekoguks on Läänemeri, mis ühtlasi on üks suuremaid riimveelisi veekogusid maailmas. Läänemere pinnakihtide soolsus oleneb laiuskraadist – mida lõuna poole, seda soolasem (lõunas 8‰, põhjas 3‰) (Nissling *et al.*, 2002).

Kalade sigimist mõjutavad paljud faktorid. Neid võib jagada kaheks suureks alarühmaks: biootilised ja abiootilised. Peamisteks biootilisteks teguriteks on marja kvaliteet ja seega ka sigivate kalade füsioloogiline seisund, kiskjad ja vanemate geneetiline taust. Abiootilistest teguritest on tähtsamad soolsus, temperatuur, hapniku sisaldus ning fotoperiood. Biootilised ja abiootilised tegurid on omavahel seotud.

Sigivate kalade konditsioonist sõltub järelkasvu ellujäävus ja arvukus. Mida suuremad ja paremas toitumuses on emased, seda väiksem on marja ja vastsete suremus.

Riimvees võivad elada nii magevee kui ka merevee kalaliigid. Kuna riimvesi on madalama soolsusega kui ookeanivesi, siis enamik tüüpilisi merevee kalu seal sigida ei suuda. Samas võimaldab madal soolsus mõnedel magevee kaladel rannikumerre elama asuda ning seal edukalt sigida. Läänemeres sigivad kalaliigid on pidanud kohastuma madala soolsusega ning nende sigimiskäitumises on toimunud muutused, mida ei esine samade liikide ookeani või magevee populatsioonidel.

Temperatuur mõjutab sigimise aega ning marja ja vastsete arengut nii mage- kui ka merekaladel. Ka fotoperiood on üks peamisi sigimisaega mõjutavatest faktoritest. Selle ebakorrapärane kõikumine võib sigimise peatada või tekitada ajalisi nihkeid, mis mõjutavad kala edasiste arengujärgude edukust.

Käesoleva töö eesmärgiks on anda valikuline ülevaade riimvees elavate kalade sigimist mõjutavatest teguritest ja arutleda, kuidas kliimamuutus võib mõjutada kalade sigimist Läänemeres.

2. Biotilised tegurid

2.1 Marja kvaliteet

Kalamarja kvaliteet sigimisel on ülimalt tähtis, sest kõrge kvaliteet tähendab suuremat järglaskonda. Marja suurus, elumus ja koorumisprotsent on peamised marja kvaliteedi näitajad (Brooks *et al.*, 1997). Marja kvaliteet võib aastate lõikes olla väga erinev (Kjorsvik *et al.*, 1990). Mõnedeks marja kvaliteeti mõjutavateks faktoriteks on kala vanus, vee temperatuur, soolsus ja kala toitumine. Suhteliselt vähe on teada geenide mõjust marja kvaliteedile. On teada, et vanemate geenid mõjutavad tugevalt isendite viljakust ja marja kvaliteeti (Brooks *et al.*, 1997).

Vanust ja marja kvaliteeti seostavates uuringutes on jõutud järeldusele, et vanemate emaste mari on kvaliteetsem, kuid väga vanadel kvaliteet langeb. Esimest korda kudevate emaste mari on väike, teist korda kudevate emaste mari on suurem. Vanemaks jäädes hakkavad emased kudema jälle väikest ja kergemat marja (Kamler, 1992; Lobon-Cervia *et al.*, 1997). Vikerforelli (*Oncorhynchus mykiss*) marja kvaliteet on kõrgem esimese kahe sigimishooaja teisel aastal. Samuti on leitud, et vikerforelli marja ellujäävus kuni silmade tekkeni on suurem teist korda kudevatel emastel. Esimesel aastal oli ellujäävus 58%, teisel aastal 75% (Brooks *et al.*, 1997).

Marja suurus varieerub nii liigiti kui ka liigisiselt (Beacham, 2010; Quinn *et al.*, 2011). Osa autoreist leiab, et suurematest marjateradest koorunudel on suurem tõenäosus esimestel päevadel ellu jääda. Ellujäävus suureneb, sest vastsetel on suurem toitainete varu marjateras, neil on kiirem kasv ja nad suudavad kiskjate eest kiiremini põgeneda ning nad on vastupidavamad näljale (Blaxter & Hempel, 1963). Meriforelli (*Salmo trutta*) vastsed, kes kooruvad suurtest munadest, on palju elujõulisemad ja omavad oma väikestest munadest koorunud liigikaaslaste ees eelist (Einum & Fleming, 1999). Teised autorid leiavad jällegi, et suurem mari ei tähenda tingimata suuremat ja elujõulisemat järglaskonda, kuna suuremad vastsed oleksid kiskjatele kergeks saagiks ning suurem mari võtaks haudumiseks rohkem aega ja muudaks marja pikemaks ajaks kaitsetuks (Miller *et al.*, 1988).

Suuremad emased koevad suuremat marja (Hendry *et al.*, 2001). Suurem mari tähendab seda, et marjatera ruumala kasvab kiiremini kui pindala. Marjatera hapnikuvajadus sõltub marja ruumalast, hapniku omastamine aga on proportsionaalne marjatera pindalaga. Seega on

tõenäoline, et suurem mari kannatab hapnikupuuduse käes rohkem, juhul kui hapniku sisaldus vees on väike (Hendry *et al.*, 2001). Einum ja Fleming (2002) tõestasid oma katses vastupidist: suurem mari elas hapnikuvaeguse paremini üle kui väike mari. Selle põhjuseks võis olla see, et suurema marjatera hapniku vajadus ei kasvanud nii kiiresti kui marjatera pindala. See võis omakorda olla põhjustatud sellest, et marjatera ruumala suurenemine on põhjustatud munarebu suurenemisest ja see vajab hapnikku vähem kui loote kude. Uute tulemuste valguses leidsid Hendry ja Day (2003), et suuremad emased toodavad suuremat marja siis, kui koevad hapnikuvaeses keskkonda.

Räime (*Clupea harengus membras*) emaste seas on väga tugev varieeruvus kudemisedukuse osas. Suurema rasvasisaldusega emased toodavad kvaliteetsemat marja. Emaste füüsiline vorm sõltub ka keskkonnateguritest. Järglaste saamise edukus oli parem pärast kasvamist külmas ja pärast talve. Külmemas vees on metaboolsusmäär väiksem ja vähem energiat kulub elus püsimiseks. Parimas vormis emaste marjast koorus umbes 92%, halvas füüsilises vormis emaste marjast koorus ainult umbes 9%. Viljastumine ja embrüote suremus on peamiselt mõjutatud emaste keharasvasisaldusest. Räime marja kuivkaalu moodustavad peamiselt valgud. Valkude kõrge sisaldus ei ole edukaks marja arenguks tingimata vajalik. On võimalik, et heas vormis emased suudavad varustada oma mune edukaks marja arenguks vajalike ainetega rohkem. Üheks vajalikuks aineks on kolesterool, mis kuulub raku membraani koostisesse. Triatsüülglütseroolid (TAG) on kaladele tähtsad kui varurasvad, mis on embrüote arengul ühtedeks energiaallikateks. Marja kõrge varane suremus võib olla põhjustatud kahjulikest ainetest, mis satuvad organismi varurasvadega ja seega ka TAG-idega. Emastel, kes olid paremas konditsioonis, oli TAG-de sisaldus munasarjade rasvas väiksem. Energia vajadus hilistes areneva embrüo arenguetappides on suurem-see on põhjustatud embrüo hingamisest ja kiiremast kasvust. Polaarsed ja ka neutraalsed rasvad on marja arenguks vajalikud ja nende sisaldus marja arengu vältel väheneb pidevalt, põhjustades arengu lõpus energia defitsiidi, mis põhjustab suuremat suremust hilistes arenguetappides (Laine & Rajasilta, 1999).

Kala toitumus kudeperioodil mõjutab marja kvaliteeti. Kalad võivad toituda teistest kaladest, zooplanktonist, fütoplanktonist. On leitud, et kõige rohkem mõjutavad marja kvaliteeti rasvhapped, valgud, polaarsed ja mittepolaarsed lipiidid ning C-vitamiin kala toidus. Samuti suureneb marja elujõulisus, kui vangistuses elavaid kalu toita nende looduslikest elupaikadest pärineva toiduga (Brooks *et al.*, 1997).

2.2 Kisklus

Ellujäävuse suurendamiseks on paljudel saakloomadel tekkinud mitmeid kohastumusi. Vähendamaks riski, et neid märgatakse, on osa neist muutunud läbipaistvaks, ohu korral muutuvad liikumatuks või liiguvad aeglaselt ja sujuvalt, teised on osavad enda maskeerimises. Kiskjate vältimiseks peab saakloom kiskjat enne nägema ja suutma otsustada, kas põgeneda või peituda. Kiskjate tuvastamiseks võivad kalad kasutada keemilisi, visuaalseid või hüdromehhaanilisi signaale. Kalade noorjärgud on kiskjate poolt kõige rohkem mõjutatud ja sel ajal on ka kiskjate poolt põhjustatud suremus suurim (Lehtiniemi, 2005).

Lehtiniemi (2005) uuris, kuidas haugi (*Esox lucius*) ja ogaliku (*Gasterosteus aculeatus*) vastsed tuvastavad kiskjaid ja kuidas nad käituvad, tajudes ohtu. Mõlemad kalad suutsid tajuda kiskjat keemiliste signaalide abil, kuid kui lisandus ka visuaalne signaal, suutsid vastsed kiskja tuvastada täpsemalt. Keemilised signaalid võivad halva nähtavusega vees osutada saakloomale tähtsamaks kui visuaalsed signaalid, samuti levivad keemilised signaalid kaugemale kui visuaalsed. Kiskjat tajudes varjusid ogaliku ja haugi vastsed veetaimedesse ja vetikatesse. Kiskjat tajudes peatasid mõlema kala vastsed toitumise. Vastsed peavad suutma hinnata olukorra ohtlikkust võimalikult täpselt ja jätkama toitumist, kui oht pole liiga suur, sest neil pole veel püsivat energiavaru ja nad peavad sööma võimalikult palju, et elus püsida. Vastsete ujumisaktiivsus oli mõjutatud nii veetaimedest kui ka kiskja tekitatud signaalidest. Haugi vastsete ujumise aktiivsus vähenes, kui nad said ohu korral taimestikku varjuda, ogaliku vastsete ujumisaktiivsus vähenes ka siis kui neil ei olnud varje võimalust.

Pelaagilise marjaga merekalade varajastele arengujärkudele on suurimateks kiskjateks räim ja kilu (*Sprattus sprattus*). Läänemere tursk (*Gadus morhua callarias*) on portsjonkudeja, kudedes 1–2 kuu jooksul 15–20 korda, munedes iga kord 50 000–400 000 marjatera. Taoline pikendatud kudemisaeg hajutab riske, mis võivad vastseid mõjutada (Vallin *et al.*, 1999). Siiski on tursa varajased arengujärgud räime poolt ohustatud, kuna räime peamine toitumisperiood ja tursa sigimisperiood on ajaliselt kattuvad. Esimestel kudemiskuudel on tursa mari eelkõige ohustatud kilu poolt, sest kilu tavalise toidu - mesozooplanktoni arvukus sel perioodil Läänemeres on väike ja seega sööb kilu võimalusel tursa koetud marja. Kevadel kudev räim sel ajal tursa marja ei ohusta, sest ta koeb rannikualadel. Küll aga suureneb kisklus, kui räim lahkub kudemisaladelt ja siirdub avamerele toituma (Köster & Möllmann, 2000).

3. Abiootilised tegurid

Kalade esimesed eluetapid on kõige tundlikumad mitmete keskkonna faktorite suhtes ja seega on sel ajal kalade suremus kõige suurem. Kõrge ellujäävus varases arengus tagab tugevate põlvkondade tekke populatsiooni. Varased ontogeneetilised etapid, seal hulgas mari ning vastsed, on tugevalt mõjutatud abiootiliste faktorite poolt nagu temperatuur, soolsus, hapnikusisaldus, tuul.

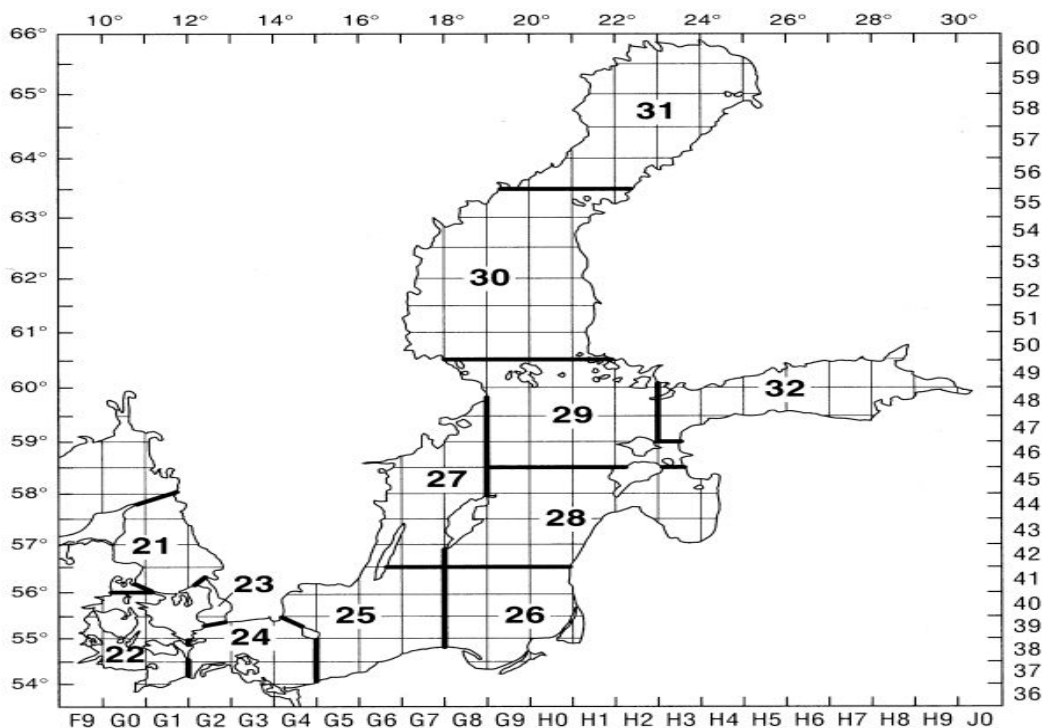
3.1 Soolsus

Soolsuse klassikaliseks ühikuks on promill (‰), mis tähendab ühte grammi soola ühe liitri vee kohta. Aastal 1978 soovitasid okeanoloogid kasutusele võtta praktilise soolsuse skaala PPS (*practical salinity scale*), mille ühikuks on PSU (*practical salinity unit*) (Lewis & Perkin, 1981). Edaspidi kasutan töös ühikut promill, sest väärtuselt on mõlemad ühikud ligikaudu võrdsed.

Enamikel liikidel mõjutab soolsus marja viljastamist ja inkubatsiooni, rebukoti imendumist, varast embrüogeneesi, ujupõie täitumise regulatsiooni ja vastsete kasvu. Täiskasvanud kaladel on soolsus ka üks peamine kasvu mõjutav keskkonna faktor. Kaladel on täheldatud kiiremat kasvutempot riimvees (8–20‰) ning seda eriti merekaladel (Bœuf & Payan, 2001). Osmoregulatsioonile kuluva energia hulk on siiani vaieldav-mitmed uuringud näitavad, et kala kogu energiast kulub osmoregulatsioonile 20– >50% (Kirschner, 1993). Hilisemad uuringud on näidanud, et see on kõigest 10% (Morgan & Iwama, 1999). Üldiselt on jõutud järeldusele, et elades keskkonnas, mille soolsus on erinev kala sisemisest osmootsest kontsentratsioonist, suureneb energeetiline kulu ja väheneb kasvuks ülejääv energia (Swanson, 1998). Elades keskkonnas, mille soolsus on võrdne kala sisemise osmootse kontsentratsiooniga, omab kala energeetilist eelist. Taoline eelis on ainult täiskasvanud kaladel, vastsed ja maimud on soolsuse suhtes vähem tolerantsed (Victoria *et al.*, 1992). Hästi on teada fenomen, et mõõdukas soolsus kiirendab nii mage- kui ka mereveekalade embrüote arengut. Riimvesi vähendab osmootset ja ioonset gradienti sisemiste vedelike ning väliskeskkonna vahel, vähendades nõnda energiakulu.

Soolsus Läänemeres väheneb läänest ida suunas ja põhjast lõuna suunas. Läänemere on edelaosa pinnakihi soolsus ~8‰, põhjas ~3‰ ning Taani väinades ~20‰ (Nissling *et al.*, 2002). Põhjast kuni 50–70 meetrini on Läänemere soolsus ~10–20‰. Põhjakihtide soolsust Läänemeres mõjutab ebaregulaarne ookeanivee sissevool Põhjamerest (Nissling *et al.*, 2006).

Eri kalaliikidel on erinevad nõudmised kudetingimuste suhtes. Merekalad on kohastunud kudema kõrge soolsusega vees ja nende mari areneb kõrgetel soolsustel. Põhjameres elavast 120 merekala liigist ainult ~30 liiki suudavad elada ja sigida Läänemere Bornholmi basseinis ja ainult 6–10 liiki sigivad Botnia lahes (vastavalt SD 25 ja SD 31, joonis 1) (Ojaveer & Kalejs, 2005). Mageveekalade liigid on kohastunud sigima magedas vees. Riimvees peavad liigid olema tingimuste suhtes paindlikumad ning neil peab olema tekkinud lokaalseid kohastumusi. Läänemeres on Atlandi kaladest kohastunud magedama veega näiteks tursk, kilu ja räim. Kaladel on toimunud osade bioloogiliste tunnuste muutused, et kohaneda keskkonnatingimustega, mis valitsevad riimveelises Läänemeres. Näiteks on pelaagilise marjaga kalad kohastunud kudema suuremaid ja kergemaid mune ning nende munade koorioni membraan on õhenenud (Ojaveer & Kalejs, 2005).



Joonis 1. Läänemere jaotus regioonideks (*subdivision*, SD) 21- Kattegat, 22- Suur-Belt, 23- Øresund, 24- Arkona bassein, 25- Bornholmi bassein, 26- Gdanski bassein, 27- Lääne-Gotlandni bassein, 28- Gotlandi bassein, 29- Läänemere põhjaosa, 30- Botnia meri, 31- Botnia laht, 32- Soome laht (Internet 1)

Merekalad sigivad Läänemeres üldiselt sügavamates nõgudes, kuna seal on kõrgem soolsus. Näiteks koevad kilu ja tursk süvikutes, kuid kammeljas ja räim koevad rannikualadel. Edukas paljunemine on suuresti sõltuv soolase vee sissevoolust, mis toimub Läänemerre äärmiselt ebaregulaarselt. Ebastabiilsed keskkonnatingimused mõjutavad tugevalt populatsioonide arvukust (Nissling *et al.*, 2002).

Tursa sigimine riimveelises Läänemeres on tugevasti mõjutatud keskkonnatingimustest, peamiselt vee soolsusest ja hapnikusisaldusest. Kolm tursa põhilist kudeala Läänemeres paiknevad Bornholmi basseinis (SD 25), Gdanski süvikus (SD 26) ja Gotlandi basseinis (SD 28) (joonis 1). Edukaks viljastumiseks ja marja arenguks on tursal vaja soolsust vähemalt 11‰ ja hapnikusisaldus vees peaks olema vähemalt 2 ml O₂ L⁻¹. Tursk saab Läänemeres kudedada ainult allpool halokliini, kus soolsus on edukaks marja arenguks piisav. Tursa mari on pelaagiline ja ookeanis hakkab mari hõljuma soolsusel üle 30‰. Läänemeres on tursa sigimine raskendatud, sest mari on raskem kui ümbritsev vesi ja vajub põhjakihtidesse, kus hapnikusisaldus on ebapiisav. Tursk on Läänemeres kohastunud kudema suuremat ja kergemat marja. Kohastumine on tekkinud marjatera koorioni õhenemisest ja suurenenud veesisaldusest marjas. Läänemeres hakkab mari hõljuma soolsusel ~15‰. Aastatel 1976–1992 ei toimunud Läänemerre soolase vee sissevoole Põhjamerest ja tursa kudemistingimused Gdanski süvikus ja Gotlandi basseinis halvenesid oluliselt: hapniku sisaldus ja soolsus vees vähenesid. Alles 1993 aasta jaanuaris toimus järgmine suurem soolase vee sissevool. Seega on tursa populatsiooni edukus sõltunud viimasel ajal peamiselt sigimisedukusest Bornholmi basseinis (Vallin *et al.*, 1999).

Meriforell (*Salmo trutta*) on siirdekala, kes elab suurema osa oma elust meres, kuid suundub jõkke kudema. Meriforell võib harvadel juhtudel kudedada ka rannikualal. See võib olla põhjustatud sellest, et jõgede suudmed on tormide tõttu kruusaga blokeeritud või jõgede väljavool on väga väike ja kalad ei saa jõkke. Samuti võivad põhjusteks olla jõeale ehitatud tammid ja hüdroelektrijaamad ning jõgede reostatus. Rannikul kudemise negatiivseteks külgedeks on soolsus ja tormid. Suur lainetus võib marja mätta liiga sügavale kruusa alla või hoopis minema uhtuda (Landergrén & Vallin, 1998). Landergrén ja Vallin (1998) tehtud katses oli 5‰ viimane soolsus, mille juures mari viljastus. 2‰ ja 3‰ juures oli marja viljastumise protsent võrdlemisi suur, vastavalt 87,2% ja 88,1%. Marjast maimuks saamise tõenäosus oli 0‰ ja 2‰ juures sarnane, vastavalt 89,8% ja 90,9%. Edasine soolsuse tõus vähendas ellujäämisprotsenti märgatavalt ja viimane soolsus, mille juures marjast arenesid maimud, oli 4‰. Neist tulemustest võib järeldada, et Gotlandi ümbruses ja Läänemere

lõunaosas meriforell edukalt kueda ei saa. Küll aga on see võimalik Botnia lahes, kus soolsus on 2–4‰. Kuid sealgi võib mari ettearvamatute keskkonna muutuste tõttu hukkuda (Landergrén & Vallin, 1998).

Merisiig (*Coregonus lavaretus*) võib kueda nii mage- kui ka riimvees. Siig võib elada ka soolases Põhjameres. Kieli piirkonnas võib merisiig kueda soolsuse juures kuni 10,2‰. Peipsi siia (*Coregonus lavaretus maraenoides*) embrüo areneb normaalselt vaid kuni 4,8‰ juures. Merisiial on Läänemeres kõrgem soolsustaluvus kui Peipsi siial. Peipsi siia embrüol on kõrgem soolsustaluvus kui särjel, kuid madalam taluvus kui kiisal ning ahvenal (Albert *et al.*, 2004).

Lest (*Pleuronectes flesus*) on levinud kõikjal Soome (SD 32) ja Botnia (SD 31) lahes. Soomuslest (*Limanda limanda*) ja merilest (*Pleuronectes platessa*) on levinud peamiselt Läänemere lõunaosas. Läänemere lõunaosas toimub kudemine kõigil kolmel liigil sügavates basseinides ja koevad nad pelaagilist marja. Soome ja Botnia lahes kudeva lesta mari on demersaalne ja kudemine toimub madalamates piirkondades. Edukaks paljunemiseks riimvees peavad mari ja spermatoosidid tulema toime madala soolsusega (Nissling *et al.*, 2002).

Nissling koos kaaskolleegidega (2002) uuris soolsuse mõju kolme lestalise paljunemisele Läänemeres. Soomuslestal on toimunud kohastumus väheneva soolsuse suhtes lõuna-põhja suunaliselt. Seda näitab see, et Øresundi piirkonnas (SD 23) ja Arkona basseinis (SD 24) toimub spermatoosidide aktivatsioon kõrgemal soolsusel kui Bornholmi basseinis (SD 25). Soomuslesta mari on pelaagiline ja vajab hõljumiseks soolsust 17,8‰. Taolist soolsust esineb Arkona ja Bornholmi basseinides harva. Ka merilestal on tekkinud vähese sooluse suhtes kohastumus. Gotlandi basseinis oli sperma madalamal soolsusel aktiivsem kui Arkona ja Bornholmi basseinides. Edukas kudemine saab merilestal toimuda soolsustel 12,6–13,6‰. Seega saab merilest kueda regulaarselt Arkona ja Bornholmi basseinides ja aeg-ajalt ka Gdanski ja Gotlandi basseinides. Pelaagilise marjaga lesta spermatoosidid aktiveerusid Läänemere põhjaosas madalamatel soolsustel kui lõunas. Marja hõljumiseks on vajalik soolsus 10,7–11,7‰. Demersaalse marjaga lestal täheldati liikuvaid spermatooside soolsustel 3–4‰. Sellele vaatamata ei toimunud viljastumist soolsustel alla 6‰. Viljastumisedukus tõusis soolsustel 10–15‰.

Haug (*Esox lucius*) ja ahven (*Perca fluviatilis*) on mõlemad tavalised magevee kalad, kuid võivad elada mingil eluetapil ka riimvees. Ahven on Läänemeres laialt levinud ja suudab

elada kuni 7–10‰ soolsuse juures (Thorpe, 1977). Haug suudab taluda soolsust kuni 15‰ (Raat, 1988).

Läänemere rannikualadel on kahte sorti ahvena populatsioone. Ühed lähevad sigima Läänemerre suubuvatesse jõgedesse ja teised sigivad riimveelises rannikumeres. Magevette kudema rändamine on põhjustatud arvatavasti sealsetest parematest kudemise ja vastsete arenemise tingimustest. Merevees on toidu tootmine kõrgem ja seega rändavad noored kalad tagasi merre. Taoline ränne mage- ja riimvee vahel mõjutab kalade osmoosilist regulatsiooni ja seega ka kalade kasvu, ellujäävust ja kohanemist (Tibblin *et al.*, 2012). Tibblin jt (2012) leidis oma uuringus, et soolsus omas negatiivset efekti ahvena varajastel eluetappidel, olenemata sellest, kas tegemist oli riimvees või magedas vees kudevate kaladega. Vastsete suuremus oli riimvees 12% suurem ja noorte ahvenate kaal vähenes 37% ning suuremus oli 37% kõrgem kui magevees kasvanutel. Haudumisedukust soolsus ei mõjutanud, mari ei ole nii mõjutatud soolsuse poolt kui seda on järgnevad ahvena eluetapid. Uuringu tulemused näitasid, et riimvees elavate kalade järglastele mõjus negatiivselt soolsus 7‰. Tulemus oli üllatav, sest eelnevad uuringud on näidanud, et soolsus ei ole limiteeriv faktor ahvena kasvule Läänemere rannikul (Lozys, 2004). Mitmed uuringud on näidanud, et isotooniline keskkond on kaladele energeetiliselt pigem kasulik. Tibblini jt (2012) uuringus oli keskkond peaaegu isotooniline, kuid ikkagi tekkisid negatiivsed efektid. Uuringus oli riimvees elavate kalade kasv väiksem kui magevee ahvenatel ja see oli arvatavasti seotud vähenenud toidu tarbimise ja aeglustunud ainevahetusega. Ahven on negatiivselt mõjutatud soolsuse poolt varastes arengujärgkudes, kuid üldiselt on kasvu kiirus riimvees suurem. Sellest järeldub, et hilisemad ahvena elujärgud on soolsuse osas vähem tundlikumad (Victoria *et al.*, 1992; Winger & Lasier, 1994). Mageveekalad, kes suudavad taluda suhteliselt suuri soolsusi ja viibivad peamise osa oma elust riimvees, eelistavad kudema minna siiski võrdlemisi magedasse vette. See on ka põhjuseks, miks ahven ja teised magevee kalad ei ole levinud kogu Läänemeres (Tibblin *et al.*, 2012). Samas teine uuring on näidanud, et lisades magedasse vette merevett soolsusega 2‰, suurendab see ahvena vastsete ellujäävust (Bein & Ribic, 1994).

Haug on tavaline mageveekala, kuid teda esineb ka Läänemeres. Haug võib taluda soolsust kuni 15‰ (Raat, 1988). Haugi soolsuse taluvus varieerub erinevate arengujärgkude vahel. Kõige märkimisväärselt limiteerib kõrge soolsus viljastumist ja marja arengut. Haugi esineb Läänemeres enamasti rannikualadel. Mõned Läänemere haugi populatsioonid lähevad sigima magedasse vette, samas teised populatsioonid on võimelised sigima ka soolases vees (Rohtla *et al.*, 2012). Haugi suutlikkust sigida erinevatel soolsustel on uuritud erinevates

Läänemere osades. Stege Nor on laht Taanis ja sealse populatsiooniga läbiviidud uuring (Jorgensen *et al.*, 2010) näitas, et viljastumine võib toimuda soolsusel 0–8,5%. Allapoole 6% vastsete koorumist ei toimunud. Kõige sobivam soolsus vastsete väljahaudumiseks oli 6%. Vastsete käitumine soolsuse vahemikus 6 kuni 13% oli normaalne. Kuid kui soolsust tõsteti 13,2%’ni, siis käitumine muutus: mõned vastsed hakkasid värisema ja kaotasid tasakaalu. Soolsuse juures 14% olid kõik ellujäänud vastsed stressis. Stege Nor lahes kudev haug kannatab soolsust kuni 8,5%. Tavaliselt Läänemere haugi populatsioonid nii kõrget soolsust ei talu. Samas need populatsioonid, kes lähevad jõgedesse kudema, ei suuda sigida soolsuse juures üle 6%. Stege Nor populatsiooni puhul on kummaline, et vastsete väljahaudumist ei toimunud 0% juures. See võis olla põhjustatud kaasasündinud füsioloogilistest kohastumistest või tõenäolisemalt emakala poolsete efektide poolt.

Westin ja Limburg (2002) viisid läbi uuringu haugi populatsioonidega Kalmari väina ja Gotlandi saare ümbrusest. Osa kalu läks sigima magedasse vette ja teine osa jäi merre. Viljastumine riimvees toimus soolsustel 0–6,9%, kuid jões sigivate kalade marjast ei koorunud vastseid, kui soolsus oli üle 6%. Selles uuringus koorusid 0% juures kõik vastsed.

Kui stenohaliinsed mageveekalad viia soolasesse vette, siis nende plasma osmootiline rõhk ja peamiste ionide kontsentratsioonid tõusevad (Oikari, 1978). Magevees ja riimvees elavate haugide plasma sisaldab erinevates kontsentratsioonides Na^+ , Cl^- ja Mg^{2+} ioone. Oikari (1978) uuringus oli riimvees (~6,2%) elava haugi plasma Cl^- kontsentratsioon 19% kõrgem kui magevee haugil, Na^+ kontsentratsioon 15% kõrgem ja Mg^{2+} kontsentratsioon 55% kõrgem. Kui riimveelisi hauge hoida magedas vees umbes 3 nädalat, siis ionide kontsentratsioonid langevad magevee haugidele omasele tasemele. Kõrgemal soolsusel (12,8%) lihaste veesisaldus ja vere glükoosi sisaldus vähenes, ~6,2% soolsusel ja magevee puhul selliseid muutusi ei esinenud.

Hink (*Cobitis taenia*) on tüüpiliselt mageveekala, kuid mõnel pool võib hinku kohata ka Läänemere rannikualadel. Pole teada, kas riimvesi on kõigest toitumisala või suudab hink riimvees ka sigida. Hink on mitmetes Euroopa riikides kaitsealune liik, kaasa arvatud Eestis, kus hink on III kategooria kaitsealune liik (Internet 2). Soolsuse mõju hingude arenguetappidele on kõige tugevam kahe esimese arengunädala jooksul. Hilisemad arengujärgud pole enam nii tundlikud soolsuse suhtes (Bohlen, 1999). Holliday (1969) arvas, et vähenev tundlikkus on põhjustatud vastsete osmoregulaatorsete organite arengust. Bohleni (1999) katses oli hingude keha pikkus soolsusest tugevasti mõjutatud, kuid seda ainult kõige

madalamatel ja kõrgematel soolsustel. Hingu varased arengujärgud suutsid areneda laias soolsuse vahemikus. Edukas areng toimus soolsustel 0,01–6,00‰. Embrüote suremus kasvas allpool soolsust 0,6‰. Seega vähemalt embrüo areng saaks toimuda riimvees. Kui ka viljastumine ja areng kuni blastulani oleksid edukad teatud soolsuse juures (praegu andmed selle kohta puuduvad), siis oleks madala soolsusega riimvesi hinguga jaoks potentsiaalselt kudemiseks sobiv.

3.2 Temperatuur

Riimveelistes veekogudes võib tekkida termokliin, mis on õhuke veekiht, kus toimub temperatuuri hüppeline muutus. Termokliini asukoht sõltub aastaajast, tuulest ja veekogu geograafilisest asukohast. Termokliin tekib, kui päike soojendab pealmist veekihti ja tekib ~10–20 meetri paksune soojema ja kergema vee kiht, selle alla jääb tihedam soolane vesi. Soolsuse tõttu ei külmu riimvesi 0°C juures. Suviti oleneb Läänemere pinnakihi temperatuur päikesest, termokliinist allpool asuva vee temperatuur on ~2–4°C. Halokliinist allpool asuva vee temperatuur on ~4–6°C. Sügisel hakkab mere pinnakiht jahtuma ja jahtunud vee tihedus on suurem ning see vajub sügavamale. Termokliin nõrgeneb ja langeb 60–80 meetri sügavusele. Läänemere jäätumistemperatuur on -1°C–-0,1°C. Tavaliselt esineb Läänemerel jääd oktoobrist juunini ning jääkatte ulatus on kõige suurem jaanuarist kuni märtsini, siis katab jää umbes 200 000 km² Läänemerest, mis on ligikaudu pool Läänemerest (422 000 km²). Soojadel talvedel võib see number olla alla 100 000 km² (Internet 3).

Vee temperatuur kudemise ja marja haudumise ajal mõjutab oluliselt marja kvaliteeti. Liigiti on kudemiseks ja marja inkubatsiooniks sobiv temperatuur erinev. Temperatuur mõjutab erinevate elujärgude kestvust ja seda, millal mingi eluetapp algab (Petereit *et al.*, 2008). Marja elujõulisus on märgatavalt suurem, kui kudemise ajal püsib kindel temperatuur. Kõikuv ja keskmisest kõrvale kalduv temperatuur vähendab marja elujõulisust. Temperatuur ei mõjuta ainult marja kvaliteeti, vaid ka areneva embrüo kasvu ja jagunemist (Brooks *et al.*, 1997). Vastsete suurus koorumisel sõltub marja inkubeerimise temperatuurist. Ka silma areng on tõenäoliselt temperatuurist sõltuv (Blaxter, 1992; Chambers, 1997). Soojemas keskkonnas toimub silma areng varem ja see suurendab ellujäämise tõenäosust. Soolsusel ja temperatuuril on koosmõju marja arengule, sest soolsus muudab temperatuuri füsioloogilist efekti: mida suurem on soolsus, seda madalamal temperatuuril vesi külmub.

Kammeljas (*Scophthalmus maximus*) on merekala, kes eelistab elamiseks sooja veetemperatuuri. Läänemeres sigib kammeljas maist juulini avamere madalikel ja kaldavööndis. Kammeljal on demersaalne mari, mis jääb pärast viljastamist põhjale lebama või kinnitub substraadile ja põhjataimestikule. Demersaalne mari on kammeljal kohastumus riimveelises elukeskkonnas hakkama saamiseks, sest ookeanis on kammelja mari pelaagiline. Kammelja demersaalne mari on väike ja suhteliselt raske, põhjas püsimine kaitseb seda vaenlaste eest. Munade ellujäämisprotsent on kõrge temperatuuridel 12–18°C ja märkimisväärselt madalam temperatuuridel 9°C ja 21°C (Nissling *et al.*, 2006). Kuna kammeljas on soojalembene kala, siis aastatel, mil vee keskmine temperatuur jääb alla aastate keskmist, on embrüote ellujäävus madal. Madal temperatuur põhjustab vastsete hilisema koorumise (Nissling *et al.*, 2006).

Meriforell (*Salmo trutta*) on külmaveekala. Lahnsteiner (2012) uuris temperatuuri mõju meriforelli spermatoosoidide liikuvusele ja eri arengujärkudele. Meriforelli gameetidel esines lai temperatuuri optimum (3–15°C). Spermatoosoidide liikuvus on sarnane temperatuuride juures 3–7°C ja 9–13°C. Madalamatel temperatuuridel sperma liikuvus vähenes ~15% ja kiirus vähenes ~20 µm/s. Viljastumise edukus temperatuuridel 3–15°C ei erinenud. Kõige kõrgem temperatuur, mille juures inkubeeritavad embrüod arenesid normaalselt, oli 9°C. Temperatuuridel 11–13°C oli embrüote areng pärsitud. Temperatuuril 15°C embrüote arengut enam ei toimunud. Uuring näitas ka, et mida rohkem embrüonaalseid etappe on loode läbinud, seda termotolerantsem see on.

Läänemere kilu on portsjonkudeja, munedes üle mitmekümne tuhande muna märtsist juulini. Läänemere vähese soolsuse tõttu koeb kilu sügavamates soolasemates kihtides. Üheks tähtsamaks kudemispiirkonnaks on Bornholmi bassein. Petereiti jt (2008) uuringus temperatuuril üle 14,7°C marja arengut ei toimunud, madalaim temperatuur, mille juures mari koorus, oli 1,8°C. 14,7°C juures koorus mari 5 päeva pärast viljastamist ja 1,8°C juures koorus mari 17 päeva pärast viljastamist. Läänemere kolmes peamises kudemiskohas-Bornholmi, Gdanski ja Gotlandi basseinides on kilu kohastunud külma temperatuuriga. Võrdluseks-Inglise kanali kilupopulatsiooni mari on kohastunud soojema temperatuuriga (Petereit *et al.*, 2008). Laborikatsetes (Nissling, 2004) täheldati kilu marja ja vastsete suurenenud suremust temperatuuril alla 5°C.

Läänemere temperatuur kilu varaste elujärkude ajal on ~3–7°C, Põhjamerel on samadel arenguetappidel temperatuur ~6,7–12,1°C. Madalam temperatuur Läänemeres pikendab

perioodi enne silmade pigmentatsiooni ja seega võib suurendada haavatavust kiskjate suhtes (Petereit *et al.*, 2008).

Ahven talub temperatuure 3°C kuni 33,5°C (Craig, 2000). Temperatuur mõjutab ahvena oogeneesi. Temperatuuri vähendamine on kiirendanud reproduktsiooni tsüklit mõnedel ahvenlastel. Temperatuuri muutused võivad mõjutada oogeneesi ajastust, aeglustada või peatada oogeneesi täielikult. Kõrgetel temperatuuridel (18°C, 22°C) ootsüüdi diameeter väheneb, östradiooli tase langeb ootsüüdis ja arenguetapid võivad alata ajalise nihkega (Abdulfatah *et al.*, 2011). Overton koos kaastöölisega (2008) uuris noorte ahvenate kasvu, ellujäävust riim- ning magevees ja kuidas temperatuur mõjutab suremust. Magedas vees kasvanud ahvenate suremus oli minimaalne kõikidel temperatuuridel (12–25°C). Kui aga kalade elukeskkonda lisati soolast vett ja tõsteti temperatuuri, tõusis suremus märkimisväärselt. Sellest järeldub, et sooluse ja temperatuuri muutused mõjuvad koos tugevamini kui kumbki tegur üksinda. See on ka põhjus, miks mageveekaladel on riimvees raske kohastuda.

Igal aastaajal on omad kindlad muutused, mis mõjutavad kalade arengut. Talvel on veekogudes madal temperatuur, kinnikülmuvates veekogudes on madal hapniku tase ja vähe toitu (Hurst, 2007). Läänemeri külmub sageli, põhjustades sedasi vee hapniku sisalduse vähenemist, kaladel termilist stressi ja nälgimist.

Talvine suremus meres on osutunud üheks peamiseks kasvu mõjutajaks, kalade täiskasvanuks saamise ea ja kudemisaegade määrajaks (Hurst, 2007).

Kalad ei talu üldiselt külmumist. Kõige madalam temperatuur, mida kalad taluvad, on 0°C; kuid on ka merekalu, kelle kehas leidub antifriisi ja nad suudavad taluda temperatuuri kuni -1,7°C. Kalad, kes ei suuda taluda temperatuuri allpool külmumistemperatuuri, surevad peamiselt sellepärast, et ei suuda rakkudes ja kogu organismis tervikuna säilitada homöostaasi. Ioongradiendi säilitamine sõltub aktiivsest transpordist rakumembraani ja tsütoplasma vahel-see on temperatuurist sõltuv ja kalad ei suuda selle tõttu säilitada osmootset tasakaalu madalatel temperatuuridel. Madala temperatuuriga kohastunud kalad suudavad osmootset tasakaalu säilitada, suurendades ionpumpade tööd või vähendades membraani läbilaskvust, vähendades sedasi vastugradiendilist difusiooni. Mitmed uuringud on näidanud, et ionide kontsentratsioon veres läheneb ionkontsentratsioonile keskkonnas, kui temperatuur läheneb surmava piirini. See kinnitab hüpoteesi, et mittetoimiv osmoregulaator põhjustab surma madalatel temperatuuridel (Hurst, 2007).

3.3 Fotoperiood

Fotoperioodiks nimetatakse korduvaid valguse ja pimeduse perioode, mis mõjutavad organismide arengut. Olenevalt aastaajast muutub valge ja pimedada aja suhe. Kaladel on fotoperiood temperatuuri kõrval üks peamine kudemist ja täiskasvanuikka jõudmist mõjutav faktor. Aastaajast olenev päeva pikkus mõjutab sigimise ajastamist. Kala vastsete arenguks on vajalik teatud valgustatus, mida mõõdetakse luksides (lx). Heeringa vastsed suudavad kasvada ja ujuda ka täielikus pimeduses (<1x). Lõhe (*Salmo salar*) vastsed vajavad arenguks 200-600 lx. Sellist variatsiooni erinevate liikide vastsete seas saab põhjendada toitumisharjumuste ja saagi püüdmisega, mis sõltub omakorda silmade arengust. Allapoole kindlat valgustatust ei suuda vastsed tuvastada toitu ega pidada jahti (Boeuf & Le Bail, 1999).

Kalakasvatustes mõjutatakse fotoperioodi muutustega kalade täisikka jõudmist ja sigimist. Fotoperioodi manipulatsioonid vangistuses elavatel kaladel on edukaks osutunud huntahvenal (*Dicentrarchus labrax*), ahvenal, tursal, kammeljal, hiidlestal (*Hippoglossus hippoglossus*) ja lõhel. Kasvatustes manipuleeritakse fotoperioodiga sellepärast, et kalad ei hakkaks sigima, sest see kulutaks liigselt energiat ja vähendaks lihasmassi. Kuid uuringutes leitud tulemusi saab ka loodusesse üle kanda. Mitmed uuritud liigid elavad riimveelises Läänemeres ja seega saab oletada, et ka looduses omab fotoperiood uuringutes leitud mõjusid.

Karlsen jt (2006) tegid vangistuses elavate turskadega katse, kus uurisid fotoperioodi mõju tursa kasvule ja täiskasvanuks saamisele. Katses kasutatud tursad kudesid veebruarist aprillini. Marja hulk, mis kudemisperioodil koetakse on kindlaks määratud juba suvel, kui ootsüüt jõuab ümartuuma (*circumnuclear ring*) staadiumisse. Sellel ajal valitsevad valgusolud on määrava tähtsusega. Katses valgustati kalu juulist augustini. Katse vältel kasvasid looduslikes valgusoludes kasvanud tursad 1150 grammi, samas pideva valguse käes 1850 grammi. Loodusliku fotoperioodiga kasvanud turskade suguküpseks saamise protsent oli üle 95%, kuid pidevas valguses kasvanud tursad ei saavutanudki suguküpsust. Pidev valgustamine alates juulikuust peatas sugunäärmete arengu 8 kuuks.

Kui emaseid huntahvenaid hoida tingimustes, kus 15 tundi on valge ja 9 tundi pime, siis viljakus väheneb, võrreldes loomuliku fotoperioodiga või kui fotofaas on lühem (9 tundi valge, 15 tundi pime). Selle võivad põhjustada fotoperioodi poolt tekitatud neuroendokriinsete mehhanismide muutused, mis mõjutavad kalade sugunäärmete kasvu (Migaud *et al.*, 2006).

Ahven koeb kevadel ja tema kudemist mõjutab nii temperatuur kui ka muutused fotoperioodis. Migaudi jt (2004) katses uuriti fotoperioodi mõju ahvena sugunäärmete arengule. Loomulikus valguses kasvatatud emaste ahvenate testosterooni tase tõusis uuringus käigus kuni 18 ng/ml. Pidevas valguses (24 h) ja fotoperioodiga 16 tundi valguses, 8 tundi pimedas hoitud kaladel ei täheldatud märgatavaid testosterooni taseme tõuse uuritava ajal. Katse alguses oli testosterooni tase kõigil kolmel grupil sarnane. Isastel ahvenatel oli samuti loomulikus valguses kasvades testosterooni tase märgatavalt kõrgem kui kahel teisel grupil.

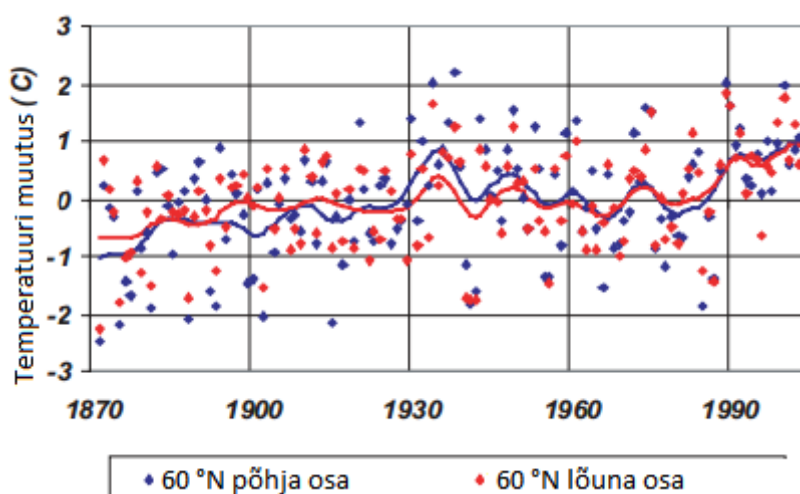
Katse lõpuks olid kõige hilisemas arenguetapis loomulikus valguses kasvanud kalade ootsüüdid 16:8 fotoperioodiga kasvanud kalade seas oli väga suuri varieeruvusi: mari oli erinevates arenguetappides, diameeter varieerus või siis ootsüüdi arengut ei toimunud üldse. Aastaajaliste fotoperioodi variatsioonide puudumine pärssis ahvenal oluliselt paljunemist. Pidevas valguses kasvanud ahvenatel ei toimunud ootsüütide arengut. Fotoperioodilised muudatused on temperatuuri kõrval teine peamine tegur, mis mõjutab ahvenal sugunäärmete arengut ja paljunemist (Migaud *et al.*, 2004).

Fotoperioodi mõjutamine selliselt, et sigimisperioodide vahele jääb vähem aega, on põhjustanud vikerforellil ja tursal väiksema marja arengut. Huntahvenal ja hiidlestal on lühendatud puhkeperioodid põhjustanud sigimise nurjumist või selle ajalist edasi nihkumist (Migaud *et al.*, 2004).

4. Kliimamuutused

Kliima on läbi aegade olnud pidevas muutumises ja seda on mõjutanud nii biotilised kui ka abiotilised tegurid. Kliimamuutus on ilmastikutingimuste muutused ja kõrvale kalded pika aja keskmisest. Tänapäeval peetakse inimtegevust peamiseks kliimamuutuste põhjustajaks.

Läänemeri on kliimamuutustest mõjutatud mitmel viisil: otsene meri-õhk koosmõju, magevee sissevoolu hulk ja ookeani mõjutused. Pinnakihtide temperatuur sõltub soojadest läänetuultest Atlantilt ja külmadest maatuultest idast. Temperatuuri muutused varieeruvad Läänemerel aastati, kuid viimastel aastakümnetel on märgata kasvutrendi (joonis 2). Keskmine temperatuuri tõus on olnud 0,08°C kümne aasta kohta. See on terve maakera omast veidi kõrgem, aastatel 1861–2000 tõusis terve maakera keskmine temperatuur 0,05°C dekaadis (HELCOM, 2007). Eeldatav temperatuuri tõus selle sajandi jooksul on Läänemeres 2-5°C (MacKenzie *et al.*, 2012). Soojem temperatuur lühendab perioodi, kui Läänemeri on kaetud jääga. Viimasel sajandil on jääperiood lühenenud 14-44 päeva võrra, edaspidi eeldatakse, et jääperiood lüheneb 1-2 kuu võrra mere põhjaosas ja 2-3 kuu võrra idaosas (HELCOM, 2007).



Joonis 2. Aasta keskmiste temperatuuride muutused aastatel 1870–2004 60° N laiuskraadil Läänemere põhja- ja lõunaosas. (HELCOM, 2007)

Läänemere piirkonnas on kliima mõjutatud Põhja-Atlanti ostsillatsioonist (NAO, ingl *North Atlantic oscillation*). NAO on õhurõhu gradient Islandi miinimumi (madalrõhkkond) ja Assoori maksimumi (kõrgrõhkkond) vahel. Positiivse NAO-indeksi puhul on talv Põhja-Euroopas vihmane ja pehme, negatiivse indeksi korral on talv karm ja külm. Vahemere ümbruses on vastavate indeksite korral vastupidi (Olsen *et al.*, 2012).

Teine suurem keskkonnamuutus on ülemiste veekihtide vähenev soolsus, mis on põhjustatud suuremast magevee sissevoolust jõgedest, mis võib omakorda olla põhjustatud temperatuuri tõusust, jää sulamisest ja Atlandilt tulevatest niisketest õhumassidest. Magevee hulka suurendavad ka suurenev sademete hulk Läänemere ja ka maismaa kohal (HELCOM, 2007). Suurenenud sissevool jõgedest põhjustab vee väljavoolu Taani väinade kaudu ja vähendab nii soolase vee sissevoolu Põhjamerest (Matthäu & Schinke, 1999).

20. Sajandi teisel poolel on vähenenud päevade arv, millal temperatuur oli alla 0°C. Kõige rohkem on suurenenud jäävabade päevade arv talvel ja kevadel. Sügisel on alla 0°C päevade arv kergelt kasvanud. Soojade päevade kasv on olnud suurem kevadel ja talvel. Aastaajalised temperatuuride maksimumid ja miinimumid on arvatavasti mõjutatud NAO ja pilvkatte poolt. Pehmetel talvedel on jääs Botnia laht, Botnia meri ja Soome laht, sellisel juhul katab jää ainult 12% tervest Läänemere pindalast. Keskmistel talvedel jäätuvad ka Riia laht ja Läänemere põhjaosa (SD 29). Ekstreemsetel talvedel võib jäätuda terve Läänemeri. Viimane kord, kui terve meri kinni külmus oli aastatel 1941–1942, võimalik, et see juhtus ka aastatel 1946–1947 (HELCOM, 2007).

5. Arutelu

Kalade sigimisedukus sõltub kalade enda konditsioonist ja keskkonna teguritest. Kudemisel on tähtis, kui suur on koetud mari. Marja suuruse ja suremuse vaheliste seoste tegemisel on teadlased jagunenud kaheks. Ühed leiavad, et suurem mari tagab järgmistes arenguetappides suurema ellujäävuse, teised leiavad jällegi vastupidi: suurem mari ei tähenda suuremat ja elujõulisemat järglaskonda. Minu vaadeldud uuringutes leidsid enamik autoreid (Hendry *et al.*, 2001; Einum & Fleming, 2002; Hendry & Day, 2003), et suurem mari tagab varieeravas keskkonnas parema ellujäämistõenäosuse. Riimvees on suurem mari ka teatud liikidel kohastumus. Näiteks tursal tähendab suurem mari paremat marja ujuvust ja suurendab sigimisedukust (Vallin, 1999). Kliimasoojenedes kasvavad kalad suuremaks kui tavatemperatuuridel ja seega suureneb ka marja suurus, sest paljudel liikidel on keha ja muna suuruse vahel positiivne seos (Hendry, 2003).

Vähesed mere- kui ka mageveekalad on suutnud kohastuda riimveelise keskkonnaga. Läänemere näitel saab väita, et riimvesi on üldiselt liigivaene. Osa magevee kaladest läheb sigima tagasi jõgedesse, teine osa suudab sigida riimvees. Selline varieeruvus võib esineda ka liigisiselt. Magevee kaladel riimvees suureneb plasma osmootiline rõhk ja ionide kontsentratsioon (Oikari, 1978). Osa merekalu hakkab kudema suuremat marja ja marjatera koorioni membraan õheneb, nagu see on näiteks tursal (Vallin, 1999). Osa merekalu kohastub hoopis sedasi, et hakkavad kudema demersaalset marja, nagu seda teeb näiteks kammeljas (Nissling, 2006).

Kliimamuutused mõjutavad abiootilisi tegureid, mis on tihedalt seotud kalade sigimisvõime ja seeläbi ka arvukusega. Läänemeres tõuseb temperatuur kliimasoojenemise tagajärjel selle sajandi jooksul 2–5°C. Taoline temperatuuri tõus mõjutab tugevalt kalade sigimist ja arengut Läänemeres, võimaldades ka soojalembesematel kaladel seal kueda (MacKenzie *et al.*, 2012). Temperatuurist sõltub, millal kalal mingi arenguetapp algab ja kaua see kestab. Samuti sõltub temperatuurist jäätumise ulatus ja sellest tulenevalt osaliselt ka hapniku sisaldus vees. Kliimasoojenemise tõttu arvatavasti tõuseb soojalembelisemate liikide sigimisedukus ja nõnda ka nende arvukus. Näiteks koha ja kilu populatsiooni arvukus Läänemeres on kasvanud, kasv on põhjustatud soojematest perioodidest. Temperatuuri tõus põhjustab ka kalade levikupiiride laienemist. Kilu arvukus ja sigivus Läänemeres kasvab tänu kõrgematele temperatuuridele. Tursa arvukus võiks tulevikus Läänemere põhjaosas suurenedä tänu kõrgematele veetemperatuuridele, kuid samas on tursa mari ja vastsed negatiivselt mõjutatud

vähenevast soolsusest. Anšoovise (*Engraulis engrasicholus*) ja makrelli (*Scomber scomrus*) elutsemis- ja kudemisalad nihkuvad põhja poole ja nad võivad sattuda ka Läänemerre.

Koha (*Sander lucioperca*) on sooja ja mageda vee kala, kes elutseb ka riimveelises rannikumeres. Peckan-Hekim jt (2011) uurisid koha arvukust Läänemeres ja arvukuse sõltuvust temperatuurist. Koha püügisaagikus Botnia meres on kasvanud ja see viitab sellele, et koha elupaik levib rannikust kaugemale. See on tõenäoliselt põhjustatud temperatuuri tõusust, mis soosib koha marja arengut. Soome lahes suurenes koha iga-aastane saagikus, kui temperatuur oli üle 18°C. Kõige tõenäolisemalt on aastane juurdekasv parim, kui temperatuur on üle 19,3°C. Jahedatel suvedel temperatuuriga alla 17,5°C on koha juurdekasv väike. Ellujäävus, kasv ja noorte kalade rohkus on esimesel eluaastal tugevalt mõjutatud temperatuurist. Kõrgem temperatuur kiirendab kasvu ja seeläbi suurendab talvist ellujäävust. Kiiremakasvulistel vastsetel on madalam suremus, mis võib olla põhjustatud suuremast liikumisvõimest, mis omakorda võimaldab kiiremat põgenemist kiskjate eest ja lihtsustab toidu otsimist. Kliimamuutuste stsenaariumi kohaselt muutuvad suved soojemaks, suurendades nõnda koha iga aastaseid juurdekasve ja suurendades koha arvukust Läänemeres

Kilu populatsiooni kasv 1990-ndatel oli põhjustatud tursa populatsiooni vähenemisest ja kilu edukast sigimisest sel perioodil. Kilu populatsiooni suurenemine on seotud marja suurenenud ellujäävusega, mis on põhjustatud sel ajal valitsenud soojemast temperatuurist ning samuti suurenenud zooplanktoni arvukusest. Täiskasvanud kilu biomass suurenes märkimisväärselt (Möllmann *et al.*, 2005). Kilu järelkasvu arvukus on külmadel aastatel märkimisväärselt madalam kui soojadel aastatel (MacKenzi & Köster, 2004). Suuremad ja paremas konditsioonis emased suudavad toota suuremat ja kvaliteetsemat marja, mis suurendab vastsete ellujäävust ja populatsiooni suurust. MacKenzie ja Köster (2004) järeldasid oma uuringust, et kui Läänemere keskmine temperatuur 10 aasta jooksul oleks standardhälbe võrra soojem, suureneks kilu populatsioon 2011 aastaks 60% võrra.

Kliimasoojenemise tõttu võivad nihkuda ka kalade levikupiirid. Soojalembesemad kalad suudavad sobivate ilmastikutingimuste tõttu levida kaugemale põhja. Anšoovis ja sardiin (*Sardina pilchardus*) on levinud Atlandi ookeani rannikuvetes, kuid eelistavad mõõdukaid temperatuure. 1980-ndate aastateni oli anšoovise ja sardiini põhjapoolne levikupiir Inglise kanal, 1990-ndatel laiendasid nad oma levikupiire ja nüüd leidub neid ka terves Põhjameres, Iiri meres, Kattegatis ja Läänemere lääneosas. Taolist levikupiiri laienemist on nende liikide

puhul märgatud ka aastatel 1860–1890 ja 1930–1960. Seda on põhjustanud tõenäoliselt kliimasoojenemine.

Teine suurem keskkonnamuutus on ülemiste veekihtide vähenev soolsus, mis on põhjustatud suurenevast magevee sissevoolust jõgedest, mis võib omakorda olla põhjustatud temperatuuri tõusust, jää sulamisest ja Atlandilt tulevatest niisketest õhumassidest. Selline suurenenud sissevool jõgedest põhjustab suurema vee väljavoolu Taani väinade kaudu ja vähendab nii soolase vee sissevoolu Põhjamerest (Matthäus & Schinke, 1999). Kliimamuutuste tulemusel muutuvad talved soojemaks ja seega pikeneb talvel Läänemerel jäävaba periood (Meier et al., 2004). Jäävaba perioodi pikenedamine vähendab hapnikudefitsiiti talvel ja võimaldab kaladel edukamat arengut. Kõige selle põhjal võib oletada, et Läänemerre tulevad sigima ja elama rohkem soojalembeseid kalu ning mageveekalad suudavad levida kaugemale kui praeguse madala soolsusega rannikualad. Väheneva soolsuse tõttu võib rohkem magevee liike asuda elama Läänemerre. Läänemere liigirikkus peaks kõigi oletuste kohaselt suurenema, kui olemasolevad ja uued liigid suudavad uute tingimustega kohastuda. Kui Läänemere võtmeliigid ei suuda muutuvate keskkonnatingimustega kohastuda, siis Läänemere ökosüsteemis hakkavad toimuma drastilised muutused (Johannesson *et al.*, 2011).

Valguse hulk mõjutab, millal kudema hakatakse. Kui fotoperioodides tekivad varieeruvused, siis võivad tekkida sigimist pärssivad viivitused või kala ei pruugi sel sigimishooajal üldse sigida. Sigimisviivitus võib põhjustada teisi ökoloogilisi nihkeid. Näiteks ei ole kala vastsetel piisavalt toitu, sest põhitoidu arvukus on juba langenud; vastsed ei jõua enne kriitiliste keskkonnatingimuste (näiteks talv) tekkimist areneda ja hukuvad. Sellised põhjused mõjutavad kalade populatsioonide järelkasvu arvukust.

Kliimamuutused riimvees võivad põhjustada osade liikide väljasuremist, kuna kalad ei suuda muutuvate tingimustega piisavalt kiiresti kohaneda, ja samuti võivad need põhjustada juba olemasolevate liikide levikupiiride laienemist ja uute liikide levimist Läänemerre. Riimvees on kliimamuutustega kohastumine ülioluline, sest riimveelised mereliigid on vähese soolasusega sedavõrd kohastunud, et soolases ookeani- või merevees nad ei saaks enam hakkama. Riimveelised kalad on kohastunud oma uue elupaigaga niivõrd, et oma algsesse bioomi tagasipöördumine oleks suurem määral raskendatud või isegi võimatu.

Kokkuvõte

Käesoleva töö eesmärgiks oli anda ülevaade kalade sigimist mõjutavatest teguritest ja arutleda, kuidas kliimamuutus mõjutab kalade sigimist Läänemeres.

Keskkonnatingimused ja nende muutused mõjutavad kalade sigimist riimveelistes veekogudes nagu seda on Läänemeri. Peamised sigimist mõjutavad tegurid riimvees on soolsus, temperatuur, valgus ning vanemate konditsioon. Riimvees suudavad elada ja sigida nii magekui ka merevee liigid. Ellujäämiseks on neil evolutsioonis tekkinud teatud kohastumused. Loodusliku valiku tagajärjel annavad rohkem järglasi kalad, kes on suutnud kohastuda muutlike keskkonnatingimustega kõige paremini.

Kliimamuutuste tulemusel kasvab temperatuur Läänemeres. Selle tagajärjel suudavad mitmed olulised Läänemere liigid sigida palju edukamalt, kuid samas mitmete tähtsate töendusliikide sigimistingimused halvenevad märgatavalt. Soojem temperatuur võimaldab soojalembesematel liikidel laiendada oma levikupiire ja asuda elama Läänemerre. Kliimasoojenemise tõttu väheneb Läänemere soolsus, mis põhjustab riimveeliste mageveekalade levimise rannikualadelt kaugemale avamerele. Samuti võib vähenev soolsus soodustada uute mageveekalade elama asumist Läänemerre.

Riimveelised kalad on pidanud edukaks paljunemiseks ja ellujäämiseks kohastuma. Kliimamuutuste tagajärjel peavad kalad piisavalt edukalt ja kiiresti suutma kohastuda uute keskkonnatingimustega. Uutesse elupaikadesse rändamine on riimveelistel kaladel raskendatud, sest nad on oma uue elukohaga niivõrd kohastunud, et mujal ei suudaks nad enam ellu jääda. Seega võivad osad Läänemere liigid välja surra, kui nad ei suuda kohastuda piisavalt kiiresti. Sellele vaatamata on suur tõenäosus, et tänu kliimasoojenemisele suureneb Läänemere liigirikkus soojalembesemate ja uute mageveekalade võrra.

Summary

Reproduction of teleost fish in brackish water environment and the major factors affecting it

The aim of this study was to provide an overview of the factors that have an influence on fish reproduction, and to discuss how climate change affects fish reproduction in the Baltic Sea.

Environmental conditions affect fish reproduction. In the brackish water of the Baltic Sea, the main factors that affect reproduction are salinity, temperature, light and the female condition. Both freshwater and marine species are able to live and reproduce in brackish water. To survive, fish have altered some of their biological traits. As a result of natural selection, fish that have adapted the best to fluctuating environmental conditions, are more successful in reproducing.

As a result of climate change, the temperature in the Baltic Sea rises. As the temperature rises, several important species can reproduce more efficiently, but several important marine species breeding conditions will deteriorate. Species that like warmer water, can thereby extend their distribution to the Baltic Sea. As well as that, the climate change decreases the salinity of the Baltic Sea. The decrease in salinity may also contribute the new freshwater fish species to inhabit the Baltic Sea.

Brackish water fish have adapted a lot to survive and reproduce efficiently. As a result of climate change, fish must quickly adapt to new environmental conditions. It is difficult for fish to migrate from brackish water to new habitats, because they have adapted to brackish water environment so well that they are not able to survive in other habitats. Therefore, the species of the Baltic Sea may become extinct if they do not adapt quickly enough. Nevertheless, there is a high probability that the diversity of species in the Baltic Sea increases due to the global warming, because new fresh water species and species who live in warmer environments are able to colonize the Baltic Sea.

Tänuavaldused

Suur aitäh mu juhendajale, Roland Svirgsdenile, kes oli kannatlik ja abivalmis ning kes oli töö valmimisel suureks abiks. Samuti tänan ema ja lähedasi, kes olid abiks ning toetasid nõu ja jõuga. Suur tänu ka sõpradele abi, kannatlikuse ja tuju rõõmsa hoidmise eest.

Kasutatud kirjandus

- Abdulfatah, A., P. Fontaine, P. Kestemont, J.-N. Gardeur & M. Marie, 2011. Effects of photothermal kinetics and amplitude of photoperiod decrease on the induction of the reproduction cycle in female Eurasian perch (*Perca fluviatilis*). *Aquaculture* 322, 169-176.
- Albert, A., M. Vetemaa & T. Saat, 2004. Effects of salinity on the development of Peipsi whitefish *Coregonus lavaretus maraenoides* Poljakow embryos. *Annales Zoologici Fennici* 41, 85-88.
- Beacham, T. D., 2010. Revisiting trends in the evolution of egg size in hatchery-enhanced populations of chinook salmon from British Columbia. *Transactions of the American Fisheries Society* 139, 579-585.
- Bein, R. & G. Ribi, 1994. Effects of larval density and salinity on the development of perch larvae (*Perca fluviatilis* L.). *Aquatic sciences* 56, 97-105.
- Blaxter, J., 1992. The effect of temperature on larval fishes. *Netherlands Journal of Zoology* 42, 336-357 .
- Blaxter, J. H. S. & G. Hempel, 1963. The influence of egg size on herring larvae (*Clupea harengus* L.). *Journal du Conseil International Exploration Mer* 28, 211-240.
- Boeuf, G. & P.-Y. Le Bail, 1999. Does light have an influence on fish growth? *Aquaculture* 177, 129-152.
- Bœuf, G. & P. Payan, 2001. How should salinity influence fish growth? *Comparative Biochemistry and Physiology Part C: Toxicology & Pharmacology* 130, 411-423.
- Bohlen, J., 1999. Influence of salinity on early development in the spined loach. *Journal of Fish Biology* 55, 189-198.
- Brooks, S., C. R. Tyler & J. P. Sumpter, 1997. Egg quality in fish: what makes a good egg? *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 7, 387-416.
- Chambers, R. C., 1997. Environmental influences on egg and propagule sizes in marine fishes. *Early life history and recruitment in fish populations*. Springer, 63-102.

- Craig, J., 2000. Percid fishes: systematics. *Ecology and Exploitation*. Blackwell Science, Oxford.
- Einum, S. & I. A. Fleming, 1999. Maternal effects of egg size in brown trout (*Salmo trutta*): norms of reaction to environmental quality. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 266, 2095-2100.
- Einum, S. & I. A. Fleming, 2002. Does within-population variation in fish egg size reflect maternal influences on optimal values? *The American Naturalist* 160, 756-765.
- HELCOM., 2007. Climate change in the Baltic Sea area - HELCOM Thematic Assessment in 2007. Baltic Sea Environment Proceedings No. 111
- Hendry, A. P. & T. Day, 2003. Revisiting the positive correlation between female size and egg size. *Evolutionary Ecology Research* 5, 421-429.
- Hendry, A. P., T. Day & A. B. Cooper, 2001. Optimal size and number of propagules: allowance for discrete stages and effects of maternal size on reproductive output and offspring fitness. *The American Naturalist* 157, 387-407.
- Holliday, F., 1969. The effects of salinity on the eggs and larvae of teleosts. *Fish physiology* 1, 293-311.
- Hurst, T. P., 2007. Causes and consequences of winter mortality in fishes. *Journal of Fish Biology* 71, 315-345.
- Johannesson, K., K. Smolarz, M. Grahn & C. Andre, 2011. The future of Baltic Sea populations: local extinction or evolutionary rescue? *Ambio* 40, 179-190.
- Jorgensen, A. T., B. W. Hansen, B. Vismann, L. Jacobsen, C. Skov, S. Berg & D. Bekkevold, 2010. High salinity tolerance in eggs and fry of a brackish *Esox lucius* population. *Fisheries Management and Ecology* 17, 554-560.
- Kamler, E., 1992. The Early Life History of fish an Energetics Approach. *Chapman and Hall*. London 1997

- Karlsen, Ø., B. Norberg, O. S. Kjesbu & G. L. Taranger, 2006. Effects of photoperiod and exercise on growth, liver size, and age at puberty in farmed Atlantic cod (*Gadus morhua* L.). *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil* 63, 355-364.
- Kirschner, L. B., 1993. The energetics of osmotic regulation in ureotelic and hypoosmotic fishes. *Journal of Experimental Zoology* 267, 19-26.
- Kjorsvik, E., A. Mangorjensen & I. Holmefjord, 1990. Egg quality in fishes. *Advances in Marine Biology* 26, 71-113.
- Köster, F. W. & C. Möllmann, 2000. Trophodynamic control by clupeid predators on recruitment success in Baltic cod? *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil* 57, 310-323.
- Lahnsteiner, F., 2012. Thermotolerance of brown trout, *Salmo trutta*, gametes and embryos to increased water temperatures. *Journal of Applied Ichthyology* 28, 745-751.
- Laine, P. & M. Rajasilta, 1999. The hatching success of Baltic herring eggs and its relation to female condition. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 237, 61-73.
- Landergren, P. & L. Vallin, 1998. Spawning of sea trout, *Salmo trutta* L., in brackish waters - lost effort or successful strategy? *Fisheries Research* 35, 229-236.
- Lehtiniemi, M., 2005. Swim or hide: predator cues cause species specific reactions in young fish larvae. *Journal of Fish Biology* 66, 1285-1299.
- Lewis, E. L. & R. G. Perkin, 1981. The practical salinity scale 1978: conversion of existing data. *Deep Sea Research Part A. Oceanographic Research Papers* 28, 307-328.
- Lobon-Cervia, J., C. Utrilla, P. Rincon & F. Amezcua, 1997. Environmentally induced spatio-temporal variations in the fecundity of brown trout, *Salmo trutta* L.: trade-offs between egg size and number. *Freshwater Biology* 38, 277-288.
- Lozys, L., 2004. The growth of pikeperch (*Sander lucioperca* L.) and perch (*Perca fluviatilis* L.) under different water temperature and salinity conditions in the Curonian Lagoon and Lithuanian coastal waters of the Baltic Sea. *Hydrobiologia* 514, 105-113.

- MacKenzie, B. R. & F. W. Köster, 2004. Fish production and climate: sprat in the Baltic Sea. *Ecology* 85, 784-794.
- MacKenzie, B. R., H. M. Meier, M. Lindegren, S. Neuenfeldt, M. Eero, T. Blenckner, M. Tomczak & S. Niiranen, 2012. Impact of climate change on fish population dynamics in the Baltic Sea: a dynamical downscaling investigation. *Ambio* 41, 626-636.
- Matthäus, W. & H. Schinke, 1999. The influence of river runoff on deep water conditions of the Baltic Sea. *Hydrobiologia* 393, 1-10.
- Meier, H. E. M., R. Döscher & A. Halkka, 2004. Simulated distributions of Baltic Sea-ice in warming climate and consequences for the winter habitat of the Baltic ringed seal. *Ambio* 33, 249-256.
- Migaud, H., P. Fontaine, P. Kestemont, N. Wang & J. Brun-Bellut, 2004. Influence of photoperiod on the onset of gonadogenesis in Eurasian perch (*Perca fluviatilis*). *Aquaculture* 241, 561-574.
- Migaud, H., N. Wang, J.-N. Gardeur & P. Fontaine, 2006. Influence of photoperiod on reproductive performances in Eurasian perch (*Perca fluviatilis*). *Aquaculture* 252, 385-393.
- Miller, T. J., L. B. Crowder, J. A. Rice & E. A. Marschall, 1988. Larval size and recruitment mechanisms in fishes: toward a conceptual framework. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 45, 1657-1670.
- Morgan, J. D. & G. K. Iwama, 1999. Energy cost of NaCl transport in isolated gills of cutthroat trout. *American Journal of Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology* 277, 631-639.
- Morita, K., T. Tamate, Y. Sugimoto, Y. Tago, T. Watanabe, H. Konaka, M. Sato, Y. Miyauchi, K. Ohkuma & T. Nagasawa, 2009. Latitudinal variation in egg size and number in anadromous masu salmon, *Oncorhynchus masou*. *Journal of Fish Biology* 74, 699-705.

- Möllmann, C., G. Kornilovs, M. Fetter & F. W. Köster, 2005. Climate, zooplankton, and pelagic fish growth in the central Baltic Sea. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil* 62, 1270-1280.
- Nissling, A., 2004. Effects of temperature on egg and larval survival of cod (*Gadus morhua*) and sprat (*Sprattus sprattus*) in the Baltic Sea—implications for stock development. *Hydrobiologia* 514, 115-123.
- Nissling, A., U. Johansson & M. Jacobsson, 2006. Effects of salinity and temperature conditions on the reproductive success of turbot (*Scophthalmus maximus*) in the Baltic Sea. *Fisheries Research* 80, 230-238.
- Nissling, A., L. Westin & O. Hjerne, 2002. Reproductive success in relation to salinity for three flatfish species, dab (*Limanda limanda*), plaice (*Pleuronectes platessa*), and flounder (*Pleuronectes flesus*), in the brackish water Baltic Sea. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil* 59, 93-108.
- Oikari, A., 1978. Ionic and osmotic balance in the pike, *Esox lucius* L., in fresh and brackish water. *Annales Zoologici Fennici* 15, 84-88.
- Ojaveer, E. & M. Kalejs, 2005. The impact of climate change on the adaptation of marine fish in the Baltic Sea. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil* 62, 1492-1500.
- Olsen, J., N. J. Anderson & M. F. Knudsen, 2012. Variability of the North Atlantic Oscillation over the past 5,200 years. *Nature Geoscience* 5, 808-812.
- Overton, J. L., M. Bayley, H. Paulsen & T. Wang, 2008. Salinity tolerance of cultured Eurasian perch, *Perca fluviatilis* L.: effects on growth and on survival as a function of temperature. *Aquaculture* 277, 282-286.
- Pekcan-Hekim, Z., L. Urho, H. Auvinen, O. Heikinheimo, J. Lappalainen, J. Raitaniemi & P. Söderkultalahti, 2011. Climate warming and pikeperch year-class catches in the Baltic Sea. *Ambio* 40, 447-456.
- Petereit, C., H. Haslob, G. Kraus & C. Clemmesen, 2008. The influence of temperature on the development of Baltic Sea sprat (*Sprattus sprattus*) eggs and yolk sac larvae. *Marine biology* 154, 295-306.

- Quinn, T. P., T. R. Seamons, L. A. Vollestad & E. Duffy, 2011. Effects of growth and reproductive history on the egg size-fecundity trade-off in steelhead. *Transactions of the American Fisheries Society* 140, 45-51.
- Raat, A. J., 1988. Synopsis of Biological Data on the Northern Pike: *Esox Lucius* Linnaeus, 1758. *Food & Agriculture Org.*, Rome, 1988
- Rohtla, M., M. Vetemaa, K. Urtson, & A. Soesoo, 2012. Early life migration patterns of Baltic Sea pike (*Esox lucius*). *Journal of Fish Biology* 80, 886-893.
- Swanson, C., 1998. Interactive effects of salinity on metabolic rate, activity, growth and osmoregulation in the euryhaline milkfish (*Chanos chanos*). *Journal of Experimental Biology* 201, 3355-3366.
- Thorpe, J., 1977. Morphology, physiology, behavior, and ecology of *Perca fluviatilis* L. and *P. flavescens* Mitchill. *Journal of the Fisheries Board of Canada* 34, 1504-1514.
- Tibblin, P., P. Koch-Schmidt, P. Larsson & P. Stenroth, 2012. Effects of salinity on growth and mortality of migratory and resident forms of Eurasian perch in the Baltic Sea. *Ecology of Freshwater Fish* 21, 200-206.
- Vallin, L., A. Nissling & L. Westin, 1999. Potential factors influencing reproductive success of Baltic cod, *Gadus morhua*: a review. *Ambio* 28, 92-99.
- Westin, L. & K. E. Limburg, 2002. Newly discovered reproductive isolation reveals sympatric populations of *Esox lucius* in the Baltic. *Journal of Fish Biology* 61, 1647-1652.
- Victoria, C. J., B. S. Wilkerson, R. J. Klauda & E. S. Perry, 1992. Salinity tolerance of yellow perch eggs and larvae from coastal plain stream populations in Maryland, with comparison to a Pennsylvania lake population. *Copeia* 1992, 859-865.
- Winger, P. V. & P. J. Lasier, 1994. Effects of salinity on striped bass eggs and larvae from the Savanna river, Georgia. *Transactions of the American Fisheries Society* 123, 904-912.

Internetiallikad

1. http://www.helcom.fi/environment2/biodiv/fish/en_GB/ICES_subdivisions/_files/80498242228126743/default/ICES%20subdivisions.jpg
2. http://elurikkus.ut.ee/kirjeldus.php?lang=est&id=172974&rank=70&id_puu=172974&rank_puu=70
3. http://www.itameriportaali.fi/et/tietoa/et_EE/tietoa/

Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja lõputöö üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina, Aile Mäe

(sünnikuupäev: 28.12.1990)

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) enda loodud teose „Luukalade sigimine riimvees ja peamised seda mõjutavad tegurid“, mille juhendaja on Roland Svirgsden ,
 - 1.1.reprodutseerimiseks säilitamise ja üldsusele kättesaadavaks tegemise eesmärgil, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace-is lisamise eesmärgil kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni;
 - 1.2.üldsusele kättesaadavaks tegemiseks Tartu Ülikooli veebikeskkonna kaudu, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace'i kaudu kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni.
2. olen teadlik, et punktis 1 nimetatud õigused jäävad alles ka autorile.
3. kinnitan, et lihtlitsentsi andmisega ei rikuta teiste isikute intellektuaalomandi ega isikuandmete kaitse seadusest tulenevaid õigusi.

Tartus, 23.05.2013