

*Antti Haapala
Aki Mäki-Petäys
Ari Huusko*

**Lohen jokipoikasille soveltuva
elinympäristö ja sen käyttö**
Kirjallisuusselvitys



RIISTA- JA KALATALOUDEN TUTKIMUSLAITOS
KALATUTKIMUKSIA – FISKUNDERSÖKNINGAR

No 146

1998

Lohen jokipoikasille soveltuva
elinympäristö ja sen käyttö

Kirjallisuusselvitys

Antti Haapala, Aki Mäki-Petäys, Ari Huusko

Helsinki 1998

Vastaava toimittaja: Raimo Parmanne

Kansi: Lohenpoikasen joessa kuvasi Jukka Mikkola

Kirjoittajat ovat vastuussa kirjoituksensa sisällöstä, eikä se välttämättä edusta Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitoksen virallista kantaa.

ISBN 951-776-174-0

ISSN 0787-8478

Oy Edita Ab

Helsinki 1998

Sisällys

1. JOHDANTO	1
2. MIKSI LOHENPOIKANEN VALITSEE TIETYN PAIKAN KOSKESSA?	2
3. ELINYMPÄRISTÖN KÄYTTÖ	4
3.1. Ajaako taimen lohenpoikasen matalampiin osiin?	4
3.2. Isompi jokipoikanen sietää suurempia virrannopeuksia.....	6
3.3. Lohenpoikanen muuttaa kasvaessaan isompikivisille alueille	8
3.3.1. Pohjan laadun merkitys korostuu talvella.....	9
3.4. Poikanen suosii suojaa etenkin kylmissä vesissä	9
3.5. Poikanen viihtyy vakaassa ympäristössä	11
4. HABITAATIN SOVELTUVUUSKÄYRÄT	12
4.1. Habitaatin käyttöön perustuvat soveltuvuuskäyrät voivat johtaa harhaan	12
4.1.1. Maantieteelliset ja vuodenaikaiset erot tutkimuksen haasteena	14
4.2. Habitaatin saatavillaolevuuden huomioivat soveltuvuuskäyrät luotettavampia.....	15
5. LOHENPOIKASEN ELINPAIKKA ON MONEN TEKIJÄN SUMMA	16
6. YHTEENVETO	18
KIRJALLISUUS	19

1. Johdanto

Tämän vuosisadan kuluessa lohi (*Salmo salar* L.) on hävinnyt laajoilta jokialueilta ihmis-toiminnan (voimatalous ja vesien likaaminen) takia (Mills 1989). Vasta viime vuosikymmeninä on alettu kiinnittää huomiota lohen suojeluun ja luonnontilansa menettäneiden virtavesien hoitoon. Voimatalouden ja säännöstelyn vaikutuksia lohipopulaatioihin on yritetty arvioida ja ennustaa, ja vähentää jokirakentamisesta aiheutuneita haittoja (Heggenes 1990a). Tämän työn tärkein tavoite on koota yhteen tietämys lohen nuoruusvaiheiden elinympäristöstä eli habitaatista. Habitaatin laadun merkitys on tärkeimmällä sijalla tutkittaessa nuorten lohien populaatiotiheyksiä virtavesissä (mm. Symons ja Heland 1978, Heggenes ja Borgstrøm 1991).

Jokien säännöstely vaikuttaa virtaamiin, ja jokirakentaminen puolestaan ns. virran tuotannolliseen pinta-alaan. Virtaama määrää joessa vallitsevan vesisyvyyden ja virrannopeuden; nämä voivat muuttua dramaattisesti lyhyen ajan sisällä säännöstellyillä jokiosuuksilla. Koskessa virrannopeusolot määräävät myös joen pohjanmuodot ja lohkarekoon. Jokien uittoperkaukset ovat aiheuttaneet lohenpoikasille suotuihin elinympäristöjen katoamisen sopivan kokoisten kivien ja suojapaikkojen hävittyä ja virrannopeuden muututtua koko joen alueelle samankaltaiseksi. Veden syvyys, virrannopeus ja joenpohjan raekoko sekä suoja (esim. rantakasvillisuus) ovat virroissa elävien lohenpoikasten kannalta tärkeitä fysikaalisia ympäristömuuttujia (mm. Karlström 1977, Gibson 1978, Rimmer *et al.* 1984, Heggenes 1990a), ja ne korreloivat kalojen runsauden kanssa. Kalojen elinympäristöä mallintavat ohjelmat käyttävät hyväkseen tietoa kalojen elinympäristön valinnasta. PHABSIM -malli (= Physical Habitat Simulation) on yleistymässä arvioitaessa lohikalojen jokihabitaattien kunnostuksen onnistumista (Huusko ja Korhonen 1995) tai vaikkapa tietyn kalamäärän ylläpitämiseksi tarvittavaa minimivirtaamaa säännöstellyillä jokiosuuksilla (mm. Gore ja Nestler 1988). Malli ennustaa kalojen käytössä olevien habitaattien määrää virtaaman funktiona alueelle, josta fysikaaliset muuttujat (syvyys, virrannopeus, pohjanlaatu) on mitattu (Huusko ja Korhonen 1995).

Kalan habitaatin valinnalla tarkoitetaan kalalajin yksilöiden käyttäytymisvastetta monimutkaiseen ympäristömuuttujien verkkoon, kun yksilöiden havaitaan suosivan tiettytyyppisten elinympäristöjen ominaisuuksia (Wootton 1991). Lähes kaikki lohikaloille tärkeät fysikaaliset ympäristömuuttujat ovat keskinäisessä riippuvuussuhteessa, joten yksilökohtaisten soveltuvuus- ja suosituimmuusarvojen löytäminen kullekin muuttujalle ja niiden soveltaminen koko lajin elinympäristövaatimuksiksi ei ole helppoa. Elinympäristövaatimukset muuttuvat myös kalayksilön koon kasvaessa; eri-ikäiset lohenpoikaset käyttävät erilaisia virranalueita. Tämän kirjallisuuskatsauksen tarkoitus on saada tietoa lohen nuoruusvaiheiden habitaatin käytöstä ja suosimisesta. Tässä yhteydessä suosimisella tarkoitetaan kalan käyttämien mikrohabitaattien erottumista niistä pienelinympäristöistä, mitä virrassa on satunnaisesti mahdollisuus käyttää. Mikrohabitaatilla puolestaan tarkoitetaan kalaan suoraan vaikuttavaa elinympäristöä ja sen ympäristömuuttujia (esim. kivenkolo koskessa). Mesohabitaatti käsittää jo laajemman ympäristökokonaisuuden (esim. koski), ja makrohabitaatti vastaavasti vielä suuremman kokonaisuuden (esim. joki).

2. Miksi lohenpoikanen valitsee tietyn paikan koskessa?

Lohen jokipoikasten populaatioarvioinneissa ja habitaattitutkimuksissa on yleisimmin käytetty kahta eri menetelmää: sähkökalastusta ja sukellusta. Molemmilla menetelmillä on etunsa, eivätkä kumpikaan ole kalan käyttämän elinympäristön paikantamisessa virheettömiä. Sähkökalastus on yleisimmin käytetty, ja sitä on pidetty sopivana virroissa elävien reviirikalojen tutkimusmenetelmänä. Sähkökalastus antaa kuitenkin liian alhaisia tiheysarvioita hitaamman virran ja hienojakoisen pohjan alueilla sekä syvässä vedessä, kun taas sukeltaminen soveltuu huomattavasti mataliin ja tummiin vesiin (Heggenes *et al.* 1990, Mäki-Petäys *et al.* 1997). Sukellusta on yleensä käytetty lohilla vain mikrohabitaattitutkimuksissa (DeGraaf ja Bain 1986, Morantz *et al.* 1987, Heggenes ja Saltveit 1990).

Vuodenaika vaikuttaa jossain määrin lohenpoikasten mikrohabitaatin käyttöön, etenkin virrannopeuden, pohjan raekoon ja suojan suhteen. Alhaisissa lämpötiloissa (lähellä 0 °C) lohenpoikasten on havaittu kätkeytyvän pohjakivien alle suojaan (mm. Gibson 1978, Rimmer *et al.* 1983, Cunjak 1988, Heggenes ja Saltveit 1990). Muutoin lohenpoikasilla ei ole merkittävää vuodenajoista riippuvaa ympäristönvaihtoa esim. suvantojen ja koskien välillä, vaan ne käyttävät samantyyppistä habitaattia ympäri vuoden (Rimmer *et al.* 1983, Heggenes 1990b). Poikkeuksena tästä yleissäännöstä vanhempien jokipoikasten (2+-5+) on havaittu siirtyvän eräissä pohjoisten lohijokien sivujoissa kesäksi pieniin sivujokiin ja alkusyksyllä takaisin pääuomaan. Eräissä Tenojoen sivujoissa osa tällaisista pieniin jokiin siirtyneistä lohista myös talvehtii niissä (Erkinaro 1995).

Tutkiessaan lohenpoikasten vuodenajasta riippuvaa mikrohabitaatin valintaa Heggenes ja Saltveit (1990) havaitsivat virtaamavaihtelujen selittävän osittain lohien virrannopeuden ja syvyyden valintaa. Lohen nuoruusvaiheiden elinympäristön valintaan vaikuttaa paljon habitaattien saatavillaolevuus (mm. Heggenes 1990a). Tämän havaitsivat myös DeGraaf ja Bain (1986) Newfoundlandin joissa, missä Atlantin lohta esiintyy luontaisena. Sikäläisissä joissa saadut tulokset lohenpoikasten habitaatin käytöstä (habitaatin soveltuvuuskäyrät) poikkeavat norjalaisista mm. virrannopeuden ja syvyyden valinnan osalta (Scruton ja Gibson 1993). Tämä saattaa johtua tutkittujen jokien välisistä eroista. Jos soveliaiden habitaattien määrä on rajoitettu ja tiheydet suuria, voivat lohet käyttää myös sellaisia alueita, jotka ovat normaalioloissa marginaalisia (Heggenes 1990b).

Lohenpoikasten habitaattivaatimukset muuttuvat kalan koon kasvaessa (mm. Heggenes 1990a, Gibson 1993). Yksikesäiset lohenpoikaset esiintyvät pääsääntöisesti hitaamman virrannopeuden alueilla kuin yksivuotiaat ja sitä vanhemmat poikaset (Karlström 1977, Rimmer *et al.* 1984). Poikkeuksia tästä on kuitenkin havaittu (mm. Morantz *et al.* 1987, Heggenes ja Saltveit 1990).

Myös isommilla jokipoikasvaiheen lohilla ja taimenilla on samassa koskessa havaittu olevan erilaista mikrohabitaatin käyttöä: lohi esiintyy nopeammin virtaavilla alueilla kuin taimen (Heggenes ja Saltveit 1990). Pelkästään lohikannan omaavissa joissa jokipoikaset esiintyvät pääpiirteiltään samankaltaisilla habitaateilla kuin joissa, missä lohi ja taimen elävät yhdessä. Tosin alueilla, missä taimenta ei esiinny, on yksivuotiaiden lohien todettu käyttävän laajempaa mikrohabitaattien kirjoa, ts. myös matalampia ja hitaammin virtaavia osia kuin joissa, missä elää myös taimen (Lindroth 1955, Heggenes 1990b). Lajinsisäinen kilpailu ei tunnu vaikuttavan ratkaisevasti lohenpoikasten habitaatin käyttöön, vaikkakin se voi vaikuttaa kas-

vuun ja eloonjäämiseen (mm. Symons ja Heland 1978, Egglshaw ja Shackley 1982, Heggenes ja Borgstrøm 1991). Yksivuotiailla lohenpoikasilla voi kuitenkin olla aggressiivista käyttäytymistä yksikesäisiä saman lajin poikasia kohtaan (Symons ja Heland 1978).

Predaatio voi olla lohen poikasten esiintymiseen voimakkaasti vaikuttava tekijä. Tällöin ympäristön tarjoaman suojan (esim. kasvillisuus) merkitys kasvaa. Saaliiksijoutumisen uhkaamina lohet siirtyvät suojaisemmille habitaateille ja hitaammille virrannopeusalueille, ja siirtyvät myöhemmin predaatoriskin vähennyttyä alkuperäistä "hylättyä" reviiriä nopeampaan virtaukseen (Huntingford *et al.* 1988). Lohenpoikasten ja smolttien pahimpia saalistajia ovat taimen, made ja hauki sekä linnuista iso- ja pikkukoskelo (Mills 1989). Minkki voi paikoin olla tärkein lohikalojen poikaskuolleisuuden aiheuttaja pienemmissä joissa (Heggenes ja Borgstrøm 1988). Erkinaron (1995) mukaan made- ja koskelopredaatio Tenon pääuomassa voisi olla eräs selittävä tekijä suurikokoisten jokipoikasten siirtymiseen enemmän suojaa tarjoaviin sivujokiin. Tenojoella yleisesti esiintyvien koskeloiden saalistus kohdistuu juuri suurikokoisiin poikasiin.

3. Elinympäristön käyttö

3.1. Ajaako taimen lohenpoikasen matalampiin osiin?

Kilpailu tilasta ja ravinnosta vaikuttaa myös lohenpoikasten habitaatin käyttöön. DeGraafin ja Bainin (1986) mukaan Kanadan joissa lohelle poikkeuksellisten habitaattien käyttö on yleisintä silloin, kun kalayhteisössä elää muita lajeja. Taimen (*Salmo trutta*) elää Fennoskandiassa yleisesti samoissa joissa lohien kanssa (mm. Heggenes ja Saltveit 1990), ja taimenen esiintyminen aiheuttaa usein nuorimpien (0+) lohenpoikasten siirtymisen mataliin ja nopeasti virtaaviin koskenosiin (Kennedy ja Strange 1986). Taimenen on raportoitu olevan yleensä lohta voimakkaampi kilpailija (mm. Karlström 1977).

Suurikokoisessa lohijoessa taimenen on havaittu hallitsevan matalia, jokipenkan läheisiä alueita, kun taas lohien jokipoikaset keskittyivät pääasiassa syvemmille (20-60 cm) alueille kauemmaksi rannoista (Lindroth 1955). Lohien vanhempia poikasia esiintyi kuitenkin hyvin laajalla syvyysalueella (5-90 cm). Myöhemmät tutkimukset taimenen kanssa samoissa joissa elävistä lohenpoikasista ovat tukeneet tätä havaintoa (taulukko 1; Karlström 1977, Symons ja Heland 1978, Heggberget 1984, Heggenes ja Saltveit 1990). Kuitenkin pienissä joissa yksivuotiaiden ja vanhempien lohien on havaittu keskittyvän välisyvyysalueisiin (15-40 cm), vaikka lohia esiintyy kaikissa syvyyksissä. Vastaavasti taimenen poikaset sekä vanhemmat taimenet hallitsivat syviä virranalueita kuten suvantoja (mm. Kennedy ja Strange 1982, Egglisshaw ja Shackley 1985).

Lohien esiintyessä ilman samoista resursseista kilpailevaa toista lajia (allopatrisesti), sen on osoitettu käyttävän pienjoessa matalampaa, rannanläheistä aluetta (Lindroth 1955) kuin joissa, missä laji esiintyy yhdessä (sympatrisesti) taimenen kanssa (Heggenes 1990b). Taimenen kanssa sympatrisesti elävät lohenpoikaset jakaantuvat eräiden lähteiden mukaan koosta riippumatta samalla tavalla eri syvyysvyöhykkeisiin (Rimmer *et al.* 1984, Morantz *et al.* 1987, Heggenes ja Saltveit 1990). Kuitenkin esimerkiksi Karlström (1977) havaitsi käytettyjen syvyyksien kasvavan selvästi lohenpoikasen kasvaessa. Myös Heggenes *et al.* (1990) havaitsivat lieviä eroja kalojen käyttämissä syvyyksissä eri kokoluokissa: alle 6 cm kaloja löytyi keskisyvytydeltään 23-47 cm:n virranosista, kun taas yli 6 cm:n poikaset käyttivät keskisyvytydeltään 55 cm:n alueita. Samankaltaiseen tulokseen on aiemmin päädytty muissa tutkimuksissa (mm. Symons ja Heland 1978, Kennedy ja Strange 1982, Egglisshaw ja Shackley 1985). Epävarmaa kuitenkin on, johtuuko pienimpien poikasten esiintyminen matalissa virranosissa aktiivisesta valinnasta vai saman lajin suurempien yksilöiden tai muiden lajien aiheuttamasta kilpailusta (Kennedy ja Strange 1982). Scruton ja Gibson (1993) raportoivat 18 newfoundlandilaista lohijokea kattaneessa tutkimuksessaan yksikesäisten (0+) lohien optimisyvyyksien olevan 15-20 cm ja yksivuotiailla sekä vanhemmilla poikasilla 15-25 cm. Näissä joissa lohenpoikasen eli yhdessä muiden lohensukuisten kalojen kanssa.

Taulukko 1. Lohenpolkasten käyttämä ja suosima (suluissa) syvyysalue.

Kesänvanha (0+)	1+ ja vanhemmat	allopatría/ sympatria; lajit	havainnointimenetelmä; jokialue; lähde
-	20-60 cm (45 cm)	sympatria; taimen	sähkökalastus; Pohjois-Ruotsin suurjoet; Lindroth 1955
15-50 cm	syvemmällä kuin 0+	sympatria; useita lajeja	sukellus; Miramichi River; Keenleyside 1962
<100 cm (<25 cm)	syvemmällä kuin 0+	sympatria; useita lajeja	DDT; Kanada, suuri joki; Elsom 1967
-	17-55 cm, taimenta syvemmällä	sympatria; taimen	-; Ruotsin lohijoet Mörrum-Tornionjoet; Karl- ström 1977
10-15 cm	> 30 cm	sympatria; useita lajeja	sähkökalastus, koelab.; Kanada, Miramichi River; Symons & Heland 1978
< 20 cm	> 15 cm	sympatria; taimen	sähkökalastus; Skotlanti, pienjoki; Egglishev & Shackley 1982
< 20 cm	kaikki syvyydet (15.1-30 cm)	sympatria; taimen	sähkökalastus; Pohjois-Irlanti, pienjoki; Kennedy & Strange 1982
(23 cm)	(50 cm)	sympatria; useita lajeja	sähkökalastus; Nova Scotia, pieni sivujoki (vain preferenssit ilmoitettu); Shirvell & Morantz 1983
6-48 cm	6-54 cm	sympatria; useita lajeja	sukellus, Kanada, pienjoki (kesä); Rimmer <i>et al.</i> 1984
6-54 cm (24-36 cm)	6-60 cm (24-36 cm)	sympatria; useita lajeja	sukellus; Kanada, pienjoki (syksy) Rimmer <i>et al.</i> 1984
< 23 cm	-	sympatria; taimen	sähkökalastus; P- Ranska, Bretagne; Bagli- niere & Arribe-Mutonet 1985
15-80 cm (15-45 cm)	15-85 cm (25-45 cm)	sympatria; (useita,mm. taimen ja puronieriä)	sukellus; kaksi eril. Newfoundlandin jokea; DeGraaf & Bain 1986
kaikki syvyydet (15 - 25 cm)	-	allopatría	sähkökalastus; Kennedy & Strange 1986
0-100 cm (30 - 60 cm)	0-110 cm (40-50 cm)	sympatria; useita lajeja	sukellus; Nova-Scotia & New Brunswick; Morantz <i>et al.</i> 1987
22-83 cm (43-50 cm)	29-51 cm (38-44 cm)	sympatria; useita lajeja (mm. puronieriä)	sukellus; Nova Scotia (talvi); Cunjak 1988
-	5-70 cm (15-30 cm)	allopatría	sähkökalastus; Norja, eritt. pieni joki; Heg- genes 1990b
-	10-120 cm (20-70 cm)	sympatria; taimen	sukellus eri vuodenaikoina; Heggenes & Saltveit 1990
0-65 cm (15-20 cm)	0-60 cm (15-25 cm)	molempia tapauksia; yleisin kilpaileva laji puronieriä	sähkökalastus; 18 newfoundlandilaista jokea (yhdistetyt HSC:t); Scruton & Gibson 1993

Kokonaisuutena tutkimustulokset lohenpoikasten mikrohabitaatin käytöstä syvyyden suhteen vaikuttavat ristiriitaisilta: tuloksiin vaikuttaa taimenen esiintymisen ohella havainnointimenetelmä. Esimerkiksi sukeltamalla tehdyissä tutkimuksissa on yksikesäisten lohenpoikasten osoitettu käyttävän syvempää habitaattia kuin sähkökalastustutkimuksissa (mm. Rimmer *et al.* 1984, DeGraaf ja Bain 1986, Morantz *et al.* 1987). Heggenesin (1990a) mielestä tällainen tulos johtuu havainnointivirheestä. Joissakin tapauksissa lohenpoikasten on havaittu käyttävän epätavallisia elinympäristöjä, kuten suvantoja (Saunders ja Gee 1964) ja järviolueita (Chadwick ja Green 1985, Niemelä, E. suull. tiedonanto Tenojoen vesistöalueen lohista). DeGraafin ja Bainin (1986) mukaan lohelle poikkeuksellisten habitaattien käyttö Kanadan joissa on yleisintä silloin, kun samoilla alueilla elää muita kalalajeja.

3.2. Isompi jokipoikanen sietää suurempia virrannopeuksia

Muiden lohensukuisten kalojen kanssa elävät yksikesäiset lohet oleskelevat nopeasti virtaavilla koskialueilla. Vanhimmissa tutkimuksissa on tyydytty vertailemaan lohenpoikasten jakautumista koskien ja suvantomaisten virranosien välillä (mm. Keenleyside 1962, Saunders ja Gee 1964, Karlström 1977). Symons ja Heiland (1978) havaitsivat suurimmat yksikesäisten lohien tiheydet alueilla, missä pintavirrannopeudet olivat keskimäärin 50-65 cm/s. Rimmer *et al.* (1984) havaitsivat yksikesäisten käyttävän useimmin pienempiä pintavirrannopeuksia (30-40 cm/s), mutta tässä Kanadan lohijoissa tehdyssä tutkimuksessa tarkasteltiin habitaatin valintaa myös syksyllä (taulukko 2). Lohenpoikasten käyttämät keskivirrannopeudet (mitattu syvyydeltä 0,6 x kokonaissyvyys) oli 5-60 cm/s optimin ollessa 20-40 cm/s (DeGraaf ja Bain 1986, Morantz *et al.* 1987, Heggenes 1990b, Scruton ja Gibson 1993).

Heggenesin (1990a) mukaan yksikesäisten ja vanhempien lohenpoikasten käyttämät keskivirrannopeudet eivät poikkea toisistaan. Kuitenkin yksivuotiaita on raportoitu olevan kesänvanhoihin verrattuna runsaammin sekä hitaammissa (mm. Kennedy ja Strange 1982, DeGraaf ja Bain 1986, Scruton ja Gibson 1993) että nopeammissa virrannopeuksissa (mm. Karlström 1977, Rimmer *et al.* 1984, Morantz *et al.* 1987). Edelleen, suuremman poikasen (> 10 cm) on havaittu suosivan nopeampaa virtaa kuin alle 10 cm:n poikasen (Karlström 1977, Rimmer *et al.* 1984), kun taas toiset tutkimukset eivät ole havainneet tällaisia eroja (Morantz *et al.* 1987, Heggenes ja Saltveit 1990). Joissa, missä taimenta ei esiinny, on vanhempien lohenpoikasten todettu käyttäneen toisaalta pienempiä virrannopeuksia ja toisaalta laajempaa virrannopeuden jakaumaa, mikä luultavasti aiheutuu taimenen kilpailuvaikutuksen puuttumisesta (Heggenes 1990b).

Erot käytetyissä virrannopeusalueissa johtuvat todennäköisesti saatavilla olevien mikrohabitaattien eroista (Heggenes 1990b) ja syvyyden sekä virrannopeuksien keskinäisestä riippuvuudesta. Myös mittausvälineiden väliset erot (esim. käytetty virrannopeusmittari) lisäävät tutkimuksien välistä vaihtelua. Lindroth (1955) ja Karlström (1977) havaitsivat, että yksivuotias lohi dominoi suurissa joissa, kun taas taimen hallitsi pieniä virtoja ja sivujokia. Lohi sietää ruumiinrakenteensa vuoksi paremmin nopeasti virtaavaa vettä kuin taimen (mm. Heggenes ja Traaen 1988a), ja joutuu yhdessä taimenen kanssa eläessään valitsemaan energettisesti vähemmän suotuisat ympäristöt (Kennedy ja Strange 1986, Heggenes 1990b).

Taulukko 2. Lohenpoikasten käyttämät ja suositmat (sululissa) virrannopeus-alueet. Huomaa virrannopeuden mittaussyvyys.

Kesänvanha (0+)	1+ ja vanhemmat	havann.; mittaussyvyys; lähde
koskissa ja nivoissa (rapids, riffles)	> 0+ ikäisillä	sukellus; pintavirrannopeuksia; Keenleyside 1962
	> 50 cm/s, taimenta nopeamassa	sähkökalastus; pintavirrannopeuksia; Karlstrom 1977
20-75 cm/s (50-65 cm/s)		sähkökalastus, koelab; pintavirrannopeuksia; Symons & Heland 1978
(11 cm/s)	(20 cm/s)	sähkökalastus; keskivirrannopeuksia; Shirvell & Morantz 1983
10-70 cm/s (10-40 cm/s)	20-80 cm/s (1+ 20-50, 2+ 40-50 cm)	sukellus; pintavirrannopeuksia; Rimmer <i>et al.</i> 1984
(61 cm/s)		sähkökalastus; pintavirrannopeuksia; Bagliniere & Arribe-Mutonet 1985
0-100 cm/s (5-50 cm/s)	0-90 cm/s (5-30 cm/s)	keskivirrannopeuksia; DeGraaf & Bain 1986
0-100 cm/s (10-40 cm/s)	0-120 cm/s (20-40 cm/s)	virrannop. 2 cm pohjan yläpuolelta; Morantz <i>et al.</i> 1987
5-110 cm/s (38-48 cm/s)	22-61 cm/s (34-44 cm/s)	keskivirrannopeuksia talviaikana (suluissa keskiarvo); Cunjak 1988
	5-150 cm/s (10-50 cm/s)	keskivirrannopeuksia; Heggenes 1990b
	0-170 cm/s (10-40 cm/s)	sukellus; keskivirrannopeuksia; Heggenes & Saltveit 1990
0-90 cm/s (20-60 cm/s)	0-90 cm/s (10-50 cm/s)	sähkökalastus/ verkotus; keskivirrannopeuksia; Gibson & Scruton 1993

Yksivuotiaan tai vanhemman lohenpoikasen on todettu käyttävän yksikesäisiin verrattuna monipuolisempia habitaattityyppejä, kuten hitaamman virran alueita, mikä saattaa olla osoitus vanhempien suuremmasta sietokyvystä vaihteleviin virrannopeuksiin (Heggenes 1990a, Scruton ja Gibson 1993). Yleisesti ottaen lohen jokipoikaset välttävät kuitenkin kaikkein hitaimpia virtoja (< 5 cm/s) ja esiintyvät harvoin myöskään äärimmäisen nopeilla virran alueilla (> 1 m/s).

Kalan pään kärjestä mitattu virrannopeus, ns. kuononopeus, on keski- ja pintavirrannopeuksia parempi mitta arvioitaessa kalayksilön energiankulutusta virrassa. Tässä tarkasteltujen tutkimusten perusteella näyttäisi siltä, että suosittu kuononopeusalue olisi yleistettävissä lohen eri esiintymisalueille (Heggenes 1990a) ja vaihtelevan hyvin kapeissa rajoissa. Kesänvanhan (< 7 cm) kalan on raportoitu käyttävän 5-20 cm/s, 7-10 cm pituisen 5-25 cm/s ja isomman (>10 cm) poikasen 15-25 cm/s kuononopeusalueita (DeGraaf ja Bain 1986, Morantz *et al.* 1987). Havaitut poikkeamat näistä arvoista (Rimmer *et al.* 1984, Heggenes ja Saltveit 1990) johtuvat luultavasti erilaisista kuononopeuden mittausmenetelmistä (Heggenes 1990a).

Heggenesin ja Saltveitin (1990) mielestä kuononopeus ei yleisestä käytöstä huolimatta ole kovin käyttökelpoinen virtavesimalleja varten, sillä useimmissa tapauksissa lohjoet tarjoavat runsaasti suotuisaa kuononopeusaluetta, jonka lohenpoikaset hakevat pystysuunnassa uiden (Keenleyside 1962). Keski- ja pintavirrannopeusarvot ovatkin kalan kuononopeutta informatiivisempia virtavesien hoidon ja kunnostuksen kannalta.

Talvella kylmyyden passivoimat kalat hakeutuvat pienympäristöihin, missä kuononopeudet lähestyvät nollaa. Rimmerin *et al.* (1984) mukaan kalojen valitsemat kuononopeudet olivat kesällä 10-50 cm/s, talvella alle 10 cm/s.

3.3. Lohenpoikanen muuttaa kasvaessaan isompikivisille alueille

Pohjan raekoon suhteellinen merkitys lohenpoikasen elinympäristön valinnassa tuntuu olevan syvyyttä ja virrannopeutta vähäisempi (Heggenes 1990a), vaikkakin talviaikana suojakivien koon merkitys korostuu (Rimmer *et al.* 1984). Kalojen "valitsemaan" lohkarekokoon vaikuttaa suuresti eri kokoisten kivien saatavillaolevuus joessa (Heggenes ja Saltveit 1990). Jonkinlaisena yleissääntönä voidaan sanoa lohen jokipoikasten välttävän pohjaa, jonka raekoko on karkeaa soraä pienempi ($\varnothing < 16$ mm) (Karlström 1977, Heggenes 1990b). Muutoin lohille kelpaa varsin laaja raekokojen vaihteluväli pikkukivistä suuriin lohkareisiin, riippuen jossain määrin kalan koosta (taulukko 3).

Taulukko 3. Lohenpoikasten käyttämä ja suosima (suluissa) pohjan raekoko.

Yksikesäinen (0+)	1+ ja vanhemmat	Lähde
sora ja pikkukivet	sora - isot kivet - lohkareet	Keenleyside 1962
-	isot kivet - louhikko	Karlström 1977
sora (16-64 mm)	lohkareet (>256 mm)	Symons & Heland 1978
sora (32 mm)	kivikko (120 mm)	Shirvell & Morantz 1983
0.1-150 mm (6.6 mm)	0.1-120 mm (1+: 6.7 mm) (2+: 6.4 mm)	Rimmer <i>et al.</i> 1984
0.06,>250 mm (1,>250 mm)	0.004,>250 mm (2,>250 mm)	DeGraaf & Bain 1986
hiekkä - kallio (karkea sora)	siltti - kallio (sora-isot kivet)	Morantz <i>et al.</i> 1987
168-230 mm	168-230 mm (talvi)	Cunjak 1988
-	siltti - kallio (64.1-512 mm)	Heggenes 1990b
-	8.1,>512 mm (64.1-256 mm)	Heggenes & Saltveit 1990
pikkukivet - isot kivet	lohkareet	Scruton & Gibson 1993

Laboratoriokokeessa yksikesäisten havaittiin oleilevan pääasiassa pikkukivipohjalla (16-64 mm). Yli 7 cm pituiset poikaset suosivat karkeampaa pohjaa, kuten lohkareita (> 256 mm) (Symons ja Heland 1978). Myöhemmät kenttätutkimukset ovat tukeneet näitä havaintoja, vaikkakin pohjan raekoon luokittelu on ollut tutkimuksissa usein suurpiirteistä ja luokittelujen raja-arvot vaihtelevia (Heggenes 1990a). Yksikesäisten poikasten on todettu käyttävän

pohjan raekokoja 16-256 mm ja vanhempien poikasten 64-512 mm (Karlström 1977, Rimmer *et al.* 1984, DeGraaf ja Bain 1986, Morantz *et al.* 1987, Heggenes ja Saltveit 1990). Lähinnä Newfoundlandin lohijoista kootuissa nollavuotiaille sovelletuissa habitaatinsoveltuvuuskäyriissä (ks. kappale 4) on suotuisaksi raekooksi esitetty karkeaa soraa - pikkukiviä (mm. DeGraaf ja Bain 1986, Morantz *et al.* 1987, Scruton ja Gibson 1993). Yksivuotiaiden suosimia alueita ovat yleensä isojen kivien - lohikareiden muodostamat pohjat (DeGraaf ja Bain 1986, Morantz *et al.* 1987, Heggenes 1990b, Scruton ja Gibson 1993). Soveltuvuusikäyrien perusteella vanhemmat poikaset oleskelevat myös varsin hienojakoisilla pohjilla (mm. DeGraaf ja Bain 1986, Morantz *et al.* 1987), mutta Heggenesin (1990b) mukaan hienot pohjamateriaalit (hiekkä, hieta, ym.) eivät sovellu yksivuotiaan pysyväksi oleskelupohjaksi. Tutkimustulosten erot eri puolilla lohien esiintymisaluetta voidaan selittää mm. pohjan erilaisten raekokojen saatavuudella erityyppisissä habitaateissa; saatavillaolevuus vaikuttaa suuresti havaittuun habitaatin käyttöön (Heggenes 1990b ja Scruton ja Gibson 1993).

3.3.1. Pohjan laadun merkitys korostuu talvella

Lohenpoikasten talviympäristön pohjamateriaalin on oltava tarpeeksi karkeaa (isokivistä), jotta sieltä löytyisi kaloille sopivia suojapaikkoja talven ajaksi (Heggenes 1990a). Rimmerin *et al.* (1984) mukaan halkaisijaltaan vähintään 20 cm:n kiviä tulisi olla runsaasti, jotta habitaatti olisi lohienpoikasille suotuisa myös talviaikana. Cunjakin (1988) kanadalaisessa pienjoessa tekemän lohien talvikäyttäytymistä koskevan tutkimuksen perusteella 5-15 cm:n pituiset lohienpoikaset kätkeytyivät raekooltaan 11-41 cm olleiden kivien alle. Yksikesäiset poikaset esiintyivät hieman pienempien kivien ($\varnothing$ keskimäärin 17-19 cm) alla kuin vanhemmat poikaset ($\varnothing$ 21-23 cm).

Samansuuntaisia tuloksia kuin Cunjak (1988) saivat Rimmer *et al.* (1984) tutkiessaan poikasvaiheen lohien syksyistä siirtymistä joenpohjaan kivien alle. Kaikkia ikäryhmiä tavattiin tutkimuksessa alueilla, missä 68-83 % suojakivistä ylitti 20 cm. Valitun kiven koko kasvoi kalan koon kasvaessa; tekijöiden mukaan tämä on yhteydessä suurempikokoisen poikasen vaatimaan isompaan tilaan. Syksyllä valittu kivikoko oli huomattavasti kesäistä suurempi kaikilla ikäryhmillä (keskim. 60-70 mm). Lisäksi syksyllä "kotikiveksi" valittu kivikoko poikkesi huomattavasti yleisimmästä (parhaiten saatavilla olevasta) kivikoosta poiketen tältäkin osin kesätilanteesta. Heggenesin (1990a) mukaan tämä saattaisi ilmentää pohjamateriaalin suurempaa merkitystä habitaatin valinnassa kylmänä vuodenaikana.

3.4. Poikanen suosii suojaa etenkin kylmissä vesissä

Normaalioloissa suojan merkitys elinympäristön valintaa ohjaavana tekijänä lienee muita muuttujia vähäisempi (mm. Heggenes 1990b, Scruton ja Gibson 1993). Yläpuolisen suojan merkitys korostuu kuitenkin alhaisissa lämpötiloissa (alle 7-9 °C), mutta Heggenesin (1990a) mukaan syksyinen suojaanhakeutuminen kivien alle voidaan yhtä hyvin tulkita pohjan raekoon valinnaksi (ks. edellinen kappale). Suojatyyppi voidaan jakaa sekä virransisäiseen suojaan että yläpuoliseen suojaan, kuten veden ylle kaartuviin puihin (Scruton ja Gibson 1993). Virransisäinen suoja voidaan edelleen jakaa kiviin, pohjakasvillisuuteen ja turbulenssivirtaukseen (Heggenes ja Borstgøm 1988). Suojatyyppi vaihtelee kalakoon mukaan, minkä vuoksi suojakäsitteen yleispätevä määrittely on vaikeaa (Mäki-Petäys *et al.* 1994).

Lohen jokipoikasen on havaittu hakevan muita lohikalalojen poikasia selvemmin yläpuolista suojaa. Testattaessa keinouomissa neljän eri lohikalalajin suojankäyttöä päivänvalossa, havaittiin lohien pienpoikasilla selvin preferenssi yläpuoliseen suojaan (Heggenes ja Traaen 1988b). Tämä preferenssi on erityisen voimakas ja vähiten vaihteleva kylmissä lämpö-

tiloissa. Myös yksivuotiaan lohen on osoitettu suosivan varjoa matalissa virroissa (Gibson 1978). Mikäli yksivuotiaalle poikaselle annettiin mahdollisuus valita syvemmän veden (> 50 cm) ja varjon väliltä, hakeutuivat ne mieluummin syvempään veteen. Gibson (1978) totesi myös, että vedenpinnan pyörteisyys eli turbulenssi oli vanhempia lohenpoikasasia houkutteleva suojan tyyppi. Heggenesin (1990a, 1990b) mukaan tämä tulos on yhtenevä norjalaisissa pieni- ja keskikokoisissa joissa saatujen havaintojen kanssa. Niissä yksivuotiaat lohet suosivat selvästi yläpuolista suojaa, lähinnä vedenpinnan turbulenssin tarjoamia virta-alueita. Gibson (1978) ja Heggenes (1990b) ovat raportoineet, että vanhemmalla lohenpoikasella on selvä preferenssi turbulenttisiin vesipintoihin - tätä tekijää ei voi kuitenkaan kenttätutkimuksissa käsitellä erillisenä (riippumattomana), sillä kohonneet virrannopeudet lisäävät turbulenssia (Heggenes 1990a).

Yksivuotias tai vanhempi lohi käyttää taimenten puuttuessa harvoin niitä virranalueita, missä ei ole suojaa. Suojan käyttö on kuitenkin huomattavan vaihtelevaa muihin habitaattimuuttujiin verrattuna (Heggenes 1990b). Tutkimuksessa kalat esiintyivät suurimman osan ajasta sellaisilla habitaattialueilla, missä oli vain vähäinen määrä (n. 10% tai vähemmän) suojaa. Valintaa ilmaisevat Jakobin (1974) indeksin D -arvot osoittivat kuitenkin, että suojan vähäinen käyttö johtui sen puutteesta tutkitussa pienjoessa. Myös Scruton ja Gibson (1993) totesivat, että pienehkö virransisäisen suojan määrä oli hyvä ominaisuus yksikesäisille, kun taas vanhemmille poikasille sopiva suojan määrä oli 15-90 % (taulukko 4).

Taulukko 4. Yläpuolisen suojan tarve ja suojatyyppi eri lähteiden mukaan.

Yksikesäinen (0+)	1+ ja vanhemmat	huomioita; lähde
virran ylle kaartuvat jokipenkat, uppopuut ja lohkarieet.	virran ylle kaartuvat jokipenkat, uppopuut ja lohkarieet.	Keenleyside 1962
-	puiden varjo	Gibson & Power 1975
-	varjo, turbulenttinen pinta	kokeellinen virta; Gibson 1978
-	0-100% (suotuisaa 0-10%)	allopatia (1 kohortti); Heggenes 1990
-	0-100% (suotuisaa < 10%)	sympatria (taimen); Heggenes & Saltveit 1990
0-100% (suotuisaa 0-15%)	0-100% (suotuisaa 15-90%)	virransisäinen suoja; Scruton & Gibson 1993
0-85% (suotuisaa 0-35%)	0-90% (suotuisaa 0-65%)	virranyläpuolinen suoja; Scruton & Gibson 1993

Scruton ja Gibson (1993) raportoivat vähäisen virran yläpuolisen suojan määrän (0-35 %) olevan suotuisan kesänvanhoille poikasille pienissä newfoundlandilaisissa lohijoissa (taulukko 4). Aiemmin Gibson ja Power (1975) ovat osoittaneet, että virran yläpuolinen suoja houkuttelee yksivuotiaita matalassa vedessä, ei syvemmällä. Pienikokoisissa joissa tietty määrä virran yläpuolista suojaa saattaa virransisäisen suojan ohella olla tärkeää, etenkin voimakkaassa predaatiopaineessa (Heggenes ja Borgström 1988). Norjalaisissa pienjoissa minkin saalistuksella todettiin olevan suuri vaikutus lohen ja taimenen poikas-kuolleisuuteen alivirtaamakaushina. Predaation vaikutukset korostuivat pienimmässä tutkimusjoessa (uoman leveys 1,2 - 3,6 m) ja alueilla, missä oli vähän suojapaikkoja (Heggenes ja Borgström 1988).

3.5. Poikanen viihtyy vakaassa ympäristössä

Scrutonin ja Gibsonin (1993) koostetutkimuksessa tavanomaisten neljän "päämuuttujan" ohella käsiteltiin muita muuttujia, joista merkityksellisimmät olivat uoman keskileveys ja jään tai tulvan paljaaksi huuhtoman alueen laajuus.

Yksikesäiset lohenpoikaset suosivat etenkin alle 2,5 metriä leveitä virtoja. Vanhemmilla poikasilla oli sen sijaan laajempi optimialue (0-5 m), ja soveltuvuuskäyrä laski loivemmin kuin yksikesäisillä. Tämä tulos on luultavimmin yhteydessä yläjuoksun ja latvavesistöjen yleiseen suotuisuuteen lohikalojen poikasalueina. Ainakin Kanadassa poikastuotannon on osoitettu olevan pinta-alaa kohti laskettuna suurempi pienissä latvavesien virroissa kuin leveässä jokiuomassa (Gibson 1993). Vanhemmat poikaset kykenevät kasvaessaan levittäytymään laajemmalle habitaattivyöhykkeelle ja puolustamaan koon mukana kasvavaa reviiriään, mistä johtunee leveämpien uomien suosinta (Scruton ja Gibson 1993).

Tulvan paljastaman alueen laajuus voidaan mitata joko pituutena tai pinta-alana; se on havaittavissa kasvittomana vyöhykkeenä koskikivikossa (pitkät vesisammalet yms. puuttuvat). Tämä muuttuja on eräänlainen hydrologisen vakauden ilmentäjä: se saa suuria arvoja sellaisissa virroissa, joissa virtaamahuippujen ja jäidenlähdön vaikutukset ovat voimakkaita.

Tulvamuuttujan soveltuvuuskäyrä on yhteydessä "yläjuoksuefektiin"; laaja-alainen tulvan/jäiden paljastama alue oli käyrien mukaan huonosti soveltuva kaikenkokoisille poikasille. Hydrologisesti epävakailta systeemeillä on mm. vähän virransisäistä suojaa ja heikosti kehittynyt rantakasvillisuus, minkä ohella niissä esiintyy jokipenkan eroosiota ja hienojakoisien aineksen sedimentaatiota. Nämä ominaisuudet johtavat lohenpoikasten kannalta epäsuotuisiin habitaattioloihin (Scruton ja Gibson 1993).

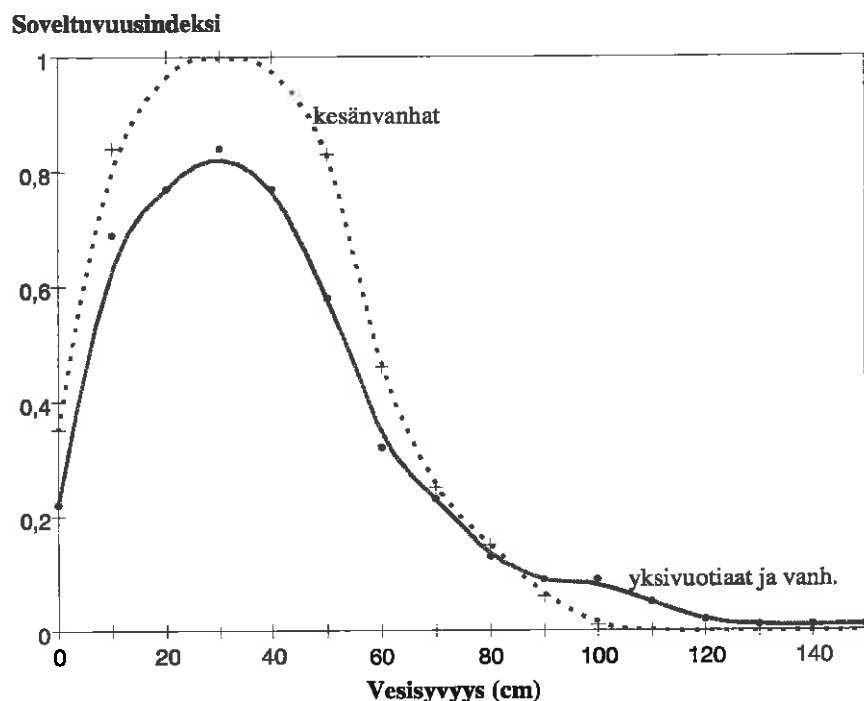
4. Habitaatinsoveltuvuuskäyrät

4.1. Habitaatin käyttöön perustuvat soveltuvuuskäyrät voivat johtaa harhaan

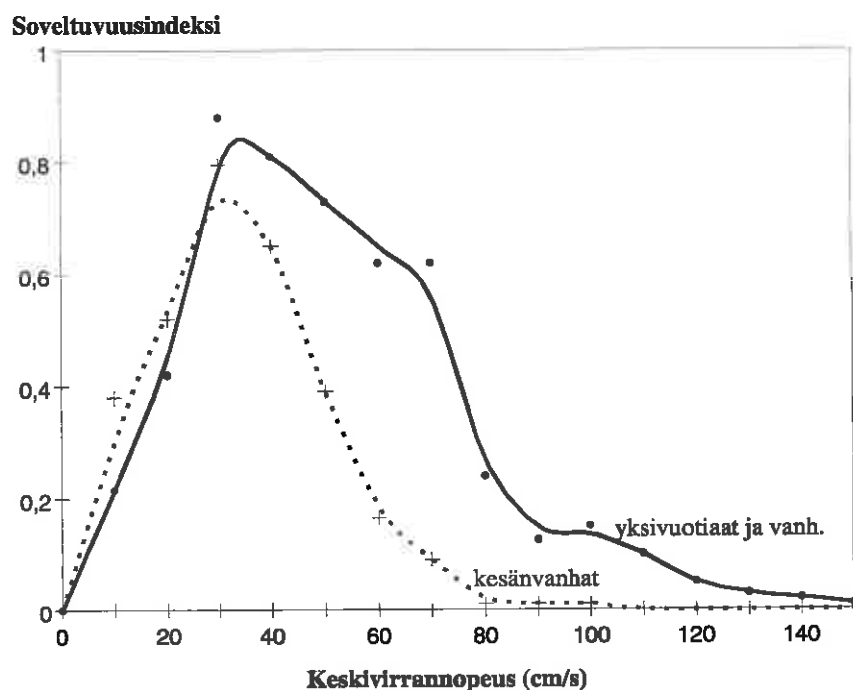
Habitaatinsoveltuvuuskäyrät (HSC, Habitat Suitability Curves), joilla ilmaistaan kalan tilankäyttöä suhteessa ao. kalalajille tärkeisiin ympäristömuuttujiin, ovat useissa tapauksissa perustuneet tutkitun lajin havaittuun habitaatin käyttöön (Heggenes 1990a). Tämän ohella Heggenesin tutkimuksissa esitetään yleensä Jacobin indeksillä laskettuja habitaattipreferenssejä, joissa otetaan huomioon habitaatin saatavillaolevuudet. Scrutonin ja Gibsonin (1993) HSC -käyrät poikkeavat tästä menetelmästä. Kun Heggenesin (1990b) tekemät HSC:t perustuvat tutkimusalueella havaittuihin yksittäisten kalojen tekemiin habitaatinvalintoihin (kalan olinpaikan kuvaus koekalastuksen tai sukelluksen yhteydessä), ovat kanadalaiset työssään yhdistäneet suuren aineiston (18 jokea), jossa kalatiheyttä on verrattu koko tutkimusalueella saatavillaoleviin habitaatteihin kahdeksan eri ympäristömuuttujan suhteen. Pyöristetyt histogrammit on piirretty käyttäen y-akselina indikaattorimuuttujan arvoja (kalayksilöä/100 m²) ja x-akselina kunkin habitaattimuuttujan vaihteluväliä. Scrutonin ja Gibsonin menetelmä painottaakin enemmän kalojen suosimia elinympäristöjä kuin habitaatin saatavillaolevuuden laiminlyövät HSC:t (Scruton ja Gibson 1993).

Heggenesin (1990a) laajassa lohihabitaattikatsauksessa on myös laskettu julkaistuihin tutkimustuloksiin perustuvat yleistetyt habitaatinsoveltuvuuskäyrät. Niissä on yhdistetty siihen saakka julkaistut tiedot Atlantin lohen levinneisyysalueelta. Niistä lähteistä, joissa ei itsessään ole ollut habitaatinsoveltuvuuskäyriä, on laadittu frekvenssitaulukot annetun tiedon perusteella, ja laskettu sen jälkeen käyrät Boveen ja Cochnauerin (1977) kuvaamalla menetelmällä. Lopuksi yhdistetyt habitaatinsoveltuvuuskäyrät on laskettu jokaisessa tutkimuksessa julkaistujen ympäristömuuttujien vaihteluvälien keskiarvoista. Eri tutkimuksista saadut HSC -käyrät poikkesivat toisistaan erityisesti syvyyden käytön suhteen, mikä johtui luultavasti erilaisten habitaattien saatavillaolevuuksista laajassa jokialueistossa (Heggenes 1990a).

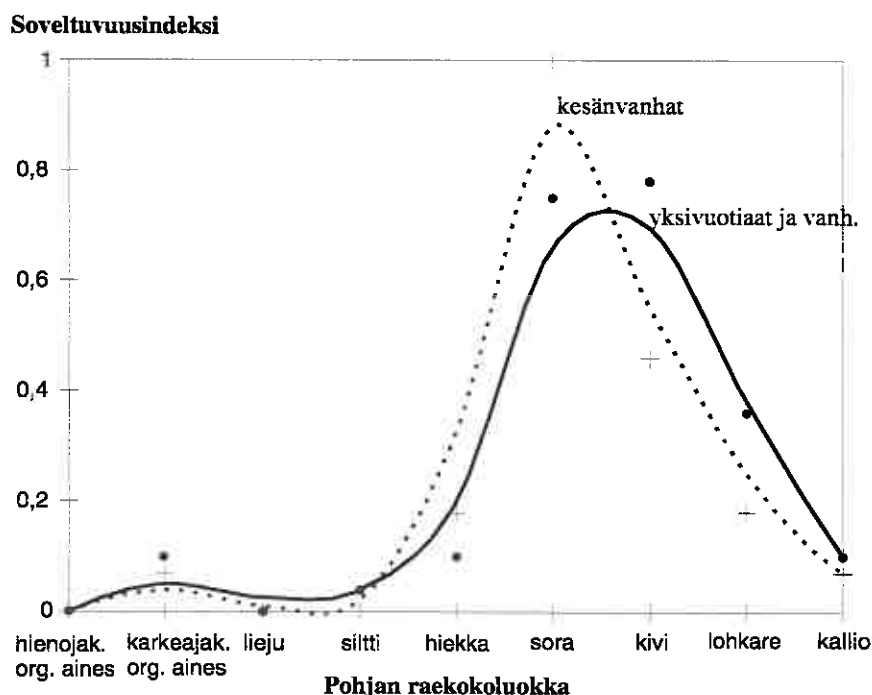
Kuvissa 1-3 on esitetty Heggenesin (1990a) HSC -käyrät syvyyden, keskivirrannopeuden ja pohjan raekoon suhteen, jotka perustuvat Lindrothin (1955), Kennedyn ja Strangen (1982), Rimmerin *et al.* (1984), DeGraafin ja Bainin (1986), Morantzin *et al.* (1987) ja Heggenesin ja Saltveitin (1990) tutkimuksiin.



Kuva 1. Yleistetty, uselsiin julkaistuihin tutkimuksiin perustuva lohen habitaatinsoveltuvuuskäyrä vesisyvyyden käytölle Heggenesin (1990a) mukaan. Optimalueen katsotaan olevan kohdassa, jossa ns. soveltuvuusindeksin arvot ovat lähellä yhtä.



Kuva 2. Yleistetty lohen habitaatinsoveltuvuuskäyrä keskivirrannopeuksien käytölle Heggenesin (1990a) mukaan.



Kuva 3. Yleistetty lohen habitaatinsoveltuvuuskäyrä pohjan lohkarekoon käytölle Heggenesin (1990a) mukaan. Lieju = $\varnothing < 0.004$ mm, siltti = $0.004-0.062$ mm, hiekka = $0.063-2.0$ mm, sora = $2.1-64.0$ mm, kivi = $64.1-250$ mm, lohkare = $\varnothing > 250$ mm.

4.1.1. Maantieteelliset ja vuodenaikaiset erot tutkimuksen haasteena

Nykytietämyksen mukaan yksittäisistä virroista saatavat tiedot tietyn kalalajin elinympäristön käytöstä eivät ole yleistettävissä koko lajin yleiseksi habitaattivaatimuksiksi, vaan toimivien mallien luomiseksi tarvitaan enemmän tai vähemmän mallinnuskohteen paikallisista oloista saatua tietoa (DeGraaf ja Bain 1986, Scruton ja Gibson 1993). Koska habitaattityyppien saatavillaolevuus vaikuttaa habitaatin käyttöön ja tutkimusjokien olosuhteet vaihtelevat paitsi joen koon ja hydrologian mukaan myös ilmastollisista syistä, voivat soveltuvuuskäyrät poiketa varsin paljon esim. pohjan raekoon ja suojan osalta (Scruton ja Gibson 1993). Tämän vuoksi Heggenesin (1990a) koostetutkimuksessa esitetyt soveltuvuuskäyrät sopinevat Suomen oloihin paremmin kuin maantieteellisesti kauempaa eli Kanadasta peräisin olevat soveltuvuuskäyrät.

Myös habitaatinkäytön vuodenaikaisvaihtelu tuo lisää ongelmia: ainakin raekoon ja syvyyden osalta talviajalle tarvittaisiin omat soveltuvuuskäyrät (Rimmer *et al.* 1984). Useimmat tutkimukset on käytännön syistä tehty kesällä ja syksyllä, mutta esimerkiksi suuremmat virrannopeudet havaitaan tulva-aikoina. Heggenesin ja Saltveitin (1990) mukaan lohenpoikasten virrannopeusalueen käytössä oli selvä vuodenaikaisvaihtelu; kalojen oleskelualueilla pinta- ja keskivirrannopeudet (ja vähemmässä määrin jopa kuononopeudet) erosivat merkittävästi kesä-, elo-, loka- ja marraskuussa. Näin ollen on mahdollista, että lohelle esitetyt suotuisat virrannopeudet voivat yleisestikin olla liian pieniä habitaattimalleihin, joissa soveltuvaa habitaattialaa arvioidaan useilla eri virtaamilla. Useimmat tutkimukset on tehty alitai keskivirtaamakaushina, jolloin lohipopulaation jakautuminen virrassa on "tasapainossa". Kun soveltuvien habitaattien määrissä tapahtuvia muutoksia projisoidaan virtaamiin, jotka poikkeavat huomattavasti mittausoloista, virhemahdollisuus kasvaa. Virtavedet ovat vaihtelevia virtaamaolojensa ja tarjolla olevan fyysisen habitaattinsa suhteen; siksi eri vuoden-

aikoina tehtäviä kenttätutkimuksia tarvittaisiin tarkempien habitaattimallien kehittelyyn (Heggenes ja Saltveit 1990).

4.2. Habitaatin saatavillaolevuuden huomioivat soveltuvuuskäyrät luotettavampia

Heggenesin (1990a) mukaan pelkästään kalojen habitaatinkäyttöön perustuva tieto voi olla harhaanjohtavaa, sillä erityyppisiä habitaatteja ei havainnoida samalla tehokkuudella. Myös habitaatin saatavillaolevuuden on havaittu vaikuttavan lohenpoikasten habitaatin käyttöön (Heggenes 1990b). Tätä ongelmaa voidaan lievittää tarkastelemalla habitaatin käytön sijasta habitaattipreferenssejä eli elinympäristön suosimista. Habitaattipreferensseissä tiedot havaitusta habitaatin käytöstä korjataan tiedoilla habitaatin saatavillaolevuudesta (DeGraaf ja Bain 1986, Heggenes ja Saltveit 1990). Vaihtoehtoisesti voidaan menetellä Scrutonin ja Gibsonin (1993) esittämällä tavalla, jolloin laaja habitaattikirjo erilaisissa joissa satunnaisesti habitaattivinoumaa. Kanadalaisten tutkimuksessa viiden olosuhteiltaan muista poikkeavan joen habitaatinsoveltuvuuskäyriä tarkasteltiin myös erillisenä. Näissä vanhempien poikasten HSC-käyrät poikkesivat huomattavasti koko aineiston HSC-käyristä mm. pohjan raekoon ja suojan osalta. Näin ollen pieneltä maantieteelliseltä alueelta (tai pienellä jokien otoskoolla) voidaan saada vinoutunut habitaatin soveltuvuuskäyrä, jonka yleistämistä koko lajin elinympäristövaatimuksiin on syytä varoa (Scruton ja Gibson 1993).

Habitaatin saatavillaolevuus vaikuttaa habitaattipreferensseihin (DeGraaf ja Bain 1986, Heggenes 1990b). Kalat voivat käyttää tiettyä resurssia jollain alueella vain siksi, että paremmista habitaattiresursseista on pulaa. Toisaalta on kenties olemassa joukko habitaatin käyttöön vaikuttavia muuttujia, joita ei mitata (DeGraaf ja Bain 1986). Useissa tutkimuksissa (mm. Heggenes 1990b, Scruton ja Gibson 1993) etenkin vanhemmilla jokipoikasilla ($\geq 1+$) on osoitettu olevan laaja soveltuvuusalue esimerkiksi keskivirrannopeuksien ja suojan käytössä. Tämän on tulkittu olevan osoitus vanhempien poikasten sopeutumiskyvystä tutkittujen muuttujien suhteen. Lohet voivat habitaattien saatavillaolevuudesta riippuen suosia hieman erilaisia mikrohabitaatteja eri olosuhteissa (esim. suojan käyttö).

On mahdollista, että lohenpoikaset sietävät ympäristöolojen vaihtelua tietyissä perimän määräämissä rajoissa. Toisaalta asia voidaan selittää niin, että geneettinen perusta sallii määrätyn vaihteluvälin käyttäytymisvasteelle (Heggenes 1990a). Koska kalan mikroelinympäristön valinta on aina useamman elinympäristömuuttujan säätelemää, ja lisäksi osa muuttujista on vielä toisistaan riippuvia, voivat eri muuttujien saatavillaolevuus ja keskinäinen vuorovaikutus tuottaa erilaisia preferenssejä eri alueilla (Heggenes 1990a). On myös osoitettu, että lohi käyttäytyy syvyyden suhteen eri tavoin pienessä kuin suuressa joessa (Karlström 1977, Kennedy ja Strange 1982).

5. Lohenpoikasen elinpaikka on monen tekijän summa

Kuononopeus on osoittautunut kaikkein selvimmin yleisimmäksi Atlantin lohen elinympäristön valintaa määrääväksi tekijäksi virtavesissä (DeGraaf ja Bain 1986, Morantz *et al.* 1987, Heggenes ja Saltveit 1990). Tämä muuttuja ei kuitenkaan ole kovin informatiivinen, sillä lähes kaikki virtaavat vedet tarjoavat lohenpoikasille suotuisaa kuononopeutta (5-20 cm/s). Lisäksi kuononopeutta on vaikea soveltaa hydraulisiin malleihin (esim. PHABSIM), sillä se ei välttämättä edellytä erityistä sijoittumista vesipatsaassa (vertikaalisuunnassa). Tämä ongelma vältettäisiin, mikäli useimmat tutkitut yksilöt esiintyisivät edes suunnilleen samalla etäisyydellä pohjasta. Luonnossa näin ei yleensä tapahdu (DeGraaf ja Bain 1986, Heggenes 1990). DeGraafin ja Bainin (1986) mukaan lohen poikaset ovat useimmiten hyvin lähellä pohjaa. Näinollen mahdollisimman läheltä pohjaa mitattu virrannopeus voisi tarjota likimääräisen kuononopeuden arvion elinympäristömalleja varten.

Heggenesin (1990a) mukaan keski- tai pintavirrannopeuden on useimmissa tutkimuksissa todettu olevan tärkein muuttuja lohen mikrohabitaatin valinnassa, usein yhdistyneenä pohjan raekokoon. Näitä kahta muuttujaa ei yleensä voida käsitellä erillisinä, sillä normaalisti raekoko riippuu suoraan virrannopeudesta. Karlströmin (1977) mukaan yhdistetty virrannopeuden ja pohjamateriaalin vaikutus oli tärkein lohenpoikasten elinympäristön valintaa ja populaatiotiheyksiä määräävä tekijä Ruotsin lohijoissa. DeGraafin ja Bainin (1986) mukaan pohjamateriaalilla oli merkitystä lohen habitaatin käytölle vain hitaasti virtaavassa ympäristössä. Tähän havaintoon ovat todennäköisesti voineet vaikuttaa eri pohjamateriaalien saatavillaolevuudet; koskihabitaatissa oli tarjolla ainoastaan suotuisaa pohjanlaatua, kun suvantomaisessa ympäristössä oli jonkin verran myös hienojakoista, lohien välttämää sedimenttiä (Heggenes 1990b). Morantz *et al.* (1987) havaitsivat lohen esiintyvän nopeammissa virtauksissa ja karkeammalla pohjalla kasvaessaan suuremmaksi. Heggenes ja Saltveit (1990) julkaisivat pohjan laadulle varsin kapeahuippuisen habitaatinsoveltuvuuskäyrän, mutta tämä aiheutui rajoitetusta kivikokoluokkien saatavuudesta tutkitussa virrassa. Scrutonin ja Gibsonin (1993) mukaan muut raekoon kanssa samanaikaisesti vaikuttavat tekijät, kuten virrannopeus, veden pyörteisyys ja territoriaalisuus, voivat määrätä vanhempien lohenpoikasten habitaatin valinnan. Pienpoikasten raekokoluokan valinta voi puolestaan olla yhteydessä oleiluun kutusoraikkojen liepeillä, sillä pienpoikasten vaellus kutualueilta voi olla rajallista (Scruton ja Gibson 1993).

Raportoituun syvyysalueeseen vaikuttavat monet tekijät havainnointimenetelmästä lähtien, joten vertailujen teko erityyppisissä virroissa ja eri menetelmillä tehtyjen tutkimusten välillä lienee epätarkoituksenmukaista. Useimmissa tutkimuksissa on havaittu selvä ero kesänvanhojen ja vanhempien lohenpoikasten syvyysalueen käytössä vanhempien oleillessa sekä pienissä että suurissa joissa pääsääntöisesti syvemmillä (Karlström 1977, Symons ja Heland 1978, Kennedy ja Strange 1982). Taimenen kilpailuvaikutus lohenpoikasten syvyysalueen käyttöön voi kuitenkin olla erilainen erikokoisissa virroissa. Tutkiessaan Ruotsin suuri-kokoisia lohijokia (taimen yleinen kilpailijalaji) Karlström ei noteerannut syvyyttä tärkeänä ympäristömuuttujana (Heggenes 1990a). DeGraaf ja Bain (1986) havaitsivat myös, että vesi-syvyys oli melko merkityksetön tekijä lohen habitaatinkäytössä. Myöskään Morantz *et al.* (1987) eivät havainneet syvyyden olevan tärkeällä sijalla. Toisaalta syvyysjakauma vaikuttaa merkittävästi lohien jakautumiseen ja syvyydellä on siten tärkeä merkitys pienissä vir-

roissa, joissa lohelle ja taimenelle suotuisaa syvyyttä on vähän tarjolla (Kennedy ja Strange 1982, Rimmer *et al.* 1984, Egglishaw ja Shackley 1985).

Monimuuttujamenetelmiä on harvoin käytetty tunnistamaan eri habitaattimuuttujien suhteellista tärkeyttä lohen jokipoikasten habitaatinvalinnassa. Heggenesin (1990b) työssä mikään tutkituista neljästä muuttujasta (syvyys, keskivirrannopeus, raekoko, suoja) ei osoittautunut merkittävästi muita tärkeämmäksi monimuuttuja-analyysissä (PCA), mutta PCA:n tulosten mukaan eri muuttujien suhteellinen merkitys voi vaihdella eri habitaattityypeissä (tässä tutkimuksessa allopatrinen lohipopulaatio, vain yksi ikäryhmä). Toisessa PCA-tutkimuksessa virrannopeuden havaittiin olevan tärkein elinympäristön valintaa määränneistä mikrohabitaattimuuttujista (taimen ja lohi yhdessä). Kuitenkin virrannopeuskomponentti selitti yksin vain 35 % habitaatinkäytössä havaitusta vaihtelusta (Heggenes ja Saltveit 1990).

Habitaattimuuttujien suhteellinen merkitys voi olla erilainen eri vuodenaikoina, sillä lohi hakeutuu talveksi suojaan pohjakivien alle veden lämpötilan laskiessa syksyllä (Rimmer *et al.* 1984, Cunjak 1988). Niinpä Rimmerin *et al.* (1984) mukaan pohjan raekoko on todennäköisesti tärkein syksyinen elinympäristön ominaisuus. Syvyys oli seuraavaksi tärkein habitaattimuuttuja, ja sen vaihteluväli havaittiin syksyllä pienemmäksi kuin kesällä. Lohet eivät kuitenkaan "muuttaneet" syvemmille mesohabitaateille, vaan siirtyivät pois kaikkein matalimmilta (< 20 cm) talviaikana jäätymiselle alttiilta alueilta. Kanadalaisten tutkimusten mukaan lohen talviympäristössä täytyisi olla riittävästi raekooltaan vähintään 20 cm:n kiviä, jotta sieltä löytyisi riittävästi talvista suojaa myös vanhemmille poikasille (Rimmer *et al.* 1984, Cunjak 1988).

6. Yhteenvedo

Tässä työssä selvitettiin kirjallisuuden pohjalta lohen (*Salmo salar* L.) jokipoikasille soveltuvia virranalueita tärkeimmiksi havaittujen ympäristömuuttujien suhteen. Pääasiallisena lähteenä käytettiin Heggenesin julkaisemaa koostetutkimusta lohen habitaatin käyttöä koskevista tutkimuksista lajin esiintymisalueelta. Jossain määrin Heggenesin kirjallisuuskootetta täydennettiin Scrutonin ja Gibsonin (1993) 18 kanadalaisen lohiojen soveltuvuuskäyrillä ja huomioilla talviaikaisesta habitaatinkäytöstä. Heggenesin koostetutkimuksessaan yhdistämien soveltuvuuskäyrien käyttökelpoisuus Suomen oloihin voisi olla kanadalaisten käyriin verrattuna parempi.

Heggenesin (1990a) mukaan taimenen kanssa sympatriassa elävät yksivuotiaat ja vanhemmat lohen poikaset esiintyvät runsaslukuisena 15-70 cm:n syvyyksillä, suhteellisen korkeilla virrannopeusalueilla (10-60 cm/s) ja kivi- lohkarepohjalla. Tämän lisäksi vanhemmat lohenpoikaset suosivat vedenpinnan turbulenssia yläpuolisena suojanaan. Kesänvanhat lohet oleskelevat yleensä matalammilla alueilla suosien pienempiä virrannopeuksia ja pohjan raekkoja. Poikasen koon kasvaessa ne näyttävät siirtyvän syvemmille alueille ja suurikokoisissa joissa lisäksi kovempaan virtaan sekä karkeamman pohjan alueille. Vanhemmat lohenpoikaset käyttävät laajempaa habitaattikirjoa kuin kesänvanhat. Hienorakeista (hiekkaa hienompaa) raekokoa ja hyvin pieniä (< 5 cm/s) tai suuria (> 100 cm/s) virrannopeuksia vältetään. Erityisesti vanhempien lohenpoikasten on havaittu sietävän varsin laajaa syvyyden, virrannopeuksien (ei kuononopeuden) ja pohjan raekoon vaihtelua, ja niiden habitaatin käyttö voi vaihdella vuodenaikojen ja eri alueiden välillä (Heggenes ja Saltveit 1990).

Mikrohabitaattitutkimusten perusteella kuononopeus on pääasiallinen lohen habitaatin käyttöä säätelevä ympäristömuuttuja. Tosin mm. koskikunnostuksiin liittyvässä habitaattimallintamisessa se ei ole kovin käyttökelpoinen verrattuna vaikkapa keskivirrannopeuksiin. Heggenesin (1990a) mukaan tarvittaisiin enemmän tietoa lohenpoikasten käyttäytymisestä raekoon valinnan suhteen eri vuodenaikoina. Edelleen on olemassa tarve lohen yleistä habitaatin käyttöä koskeville tutkimuksille esim. kriittisinä vuodenaikoina. Syksyn siirtymäajan ja talven habitaatinkäytöstä on olemassa julkaistua tietoa, mutta kevättalven ja kevään välinen aika on lähes tutkimatta. Tulva-aikojen kriittiset olot suotuisan habitaatin saatavillaolevuuteen ja äkilliset säännöstelyn aiheuttamat vedenkorkeuden muutokset ovat suurelta osin selvittämättä. Tutkimuksia toisistaan poikkeavissa ympäristöissä tarvittaisiin enemmän, sillä habitaattimuuttujien suhteellinen merkitys vaihtelee olosuhteista riippuen. Mikäli tietyille muuttujille on habitaattipreferenssejä, ne pitäisi selvittää, ja kokeelliset työt olisivat tässä yhteydessä tarpeellisia. Myös vedenlaadun vaikutukset (esim. tummavetisyys, sameus) elinympäristön valintaan tulisi selvittää.

Kirjallisuus

- Bovee, K. & Cochnauer, T. 1977. Development and evaluation of weighted criteria, probability of use curves for instream flow assesment. Fisheries. Instr. Flow Inf. Pap. 3. USDI Fish. Wildl. Serv. FWS/OBS-77/63. 38 p.
- Chadwick, E. M. P. & Green, J. M. 1985. Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) production in a largely lacustrine Newfoundland watershed. Int. Verh. Theor. Ang. Limn. Verh. 22: 2509-2515.
- Cunjak, R. A. 1988. Behaviour and microhabitat of young Atlantic salmon (*Salmo salar*) during winter. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 45: 2156-2160.
- DeGraaf, D. A. & Bain, L. H. 1986. Habitat use and preferences of juvenile Atlantic salmon in two Newfoundland rivers. Trans. Am. Fish. Soc. 115: 671-681.
- Egglishaw, H. J. & Shackley, P. E. 1982. Influence of water depth on dispersion of juvenile salmonids, *Salmo salar* L. and *S. trutta*, in a Scottish stream. J. Fish Biol. 21: 141-156.
- Egglishaw, H. J. & Shackley, P. E. 1985. Factors governing the production of juvenile Atlantic salmon in Scottish streams. J. Fish Biol. 27 Suppl. A: 27-33.
- Erkinaro, J. 1995. The age structure and distribution of Atlantic salmon parr, *Salmo salar* L., in small tributaries and main stems of the subarctic River Teno, northern Finland. Ecology of Freshwater Fish 4: 53-61.
- Gibson, R. J. 1978. The behavior of juvenile Atlantic salmon and brook trout with regard to temperature and to water velocity. Trans. Am. Fish. Soc. 107: 703-712.
- Gibson, R. J. 1993. The Atlantic salmon in fresh water: spawning, rearing and production. Reviews in Fish Biology and Fisheries 3: 39-73.
- Gibson, R. J. & Power, G. 1975. Selection by brook trout (*Salvelinus fontinalis*) and juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) of shade related to water depth. J. Fish. Res. Board Can. 32: 1652-1656.
- Gore, J. A. & Nestler, J. M. 1988. Instream flow studies in perspective. Regulated Rivers 2: 93-101.
- Heggberget, T. G. 1984. Habitat selection and segregation of parr of arctic charr (*Salvelinus alpinus*), brown trout (*Salmo trutta*) and Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in two streams in North Norway. In: Johnsson, L. and Burns, B. L. (eds.): Biology of the Arctic charr, Winnipeg, Manitoba, May 1981. Univ. Manitoba Press, Winnipeg. p. 217-231.
- Heggenes, J. 1990a. Habitat utilization and preferences in juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) in streams. Regul. Rivers Res. Mgt. 5: 341-354.
- Heggenes, J. 1990b. Effect of habitat availability on habitat use by an allopatric cohort of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) under conditions of low competition in a Norwegian stream. Holarct. Ecol. 14: 51-62.
- Heggenes, J. & Traaen, T. 1988a. Downstream migration and critical water velocities in stream channels for fry of four salmonid species. J. Fish Biol. 32: 717-727.
- Heggenes, J. & Traaen, T. 1988b. Daylight responses to overhead cover in stream channels for fry of four salmonid species. Holarct. Ecol. 11: 194-201.

- Heggenes, J. & Borgström 1988. Effect of mink, *Mustela vison* Schreber, predation on cohorts of juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar* L., and brown trout, *S. trutta* L., in three small streams. J. Fish Biol. 33: 885-894.
- Heggenes, J. & Borgström 1991. Effect of habitat types on survival, spatial distribution and production of an allopatric cohort of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., under conditions of low competition. J. Fish Biol. 38: 87-125.
- Heggenes, J. & Saltveit, S. V. 1990. Seasonal and spatial microhabitat selection and segregation in young Atlantic salmon (*Salmo salar*) and brown trout (*S. trutta*) in a Norwegian river. J. Fish. Biol. 36: 707-721.
- Heggenes, J., Brabrand, Å. & Saltveit, S. J. 1990. A comparison of three methods for studies of stream habitat use by young brown trout and Atlantic salmon. Trans. Am. Fish. Soc. 119: 101-111.
- Huntingford, F. A., Metcalfe, N.B. & Thorpe, J. A. 1988. Choice of feeding station in Atlantic salmon, *Salmo salar*, parr: effects of predation risk, season and life history strategy. J. Fish Biol. 33: 917-924.
- Huusko, A. & Korhonen, P. 1995. Elinympäristömallien soveltuvuus uittoväylien kunnostusten arvioimiseen ja kehittämiseen. Vesi- ja ympäristöhallinnon julkaisuja - sarja A 212: 67-85.
- Jakob, J. 1974. Quantitative measurement of food selection: a modification of the forage ratio and Ivlevs electivity index. Oecologia (Berl.) 14: 413-417.
- Kariström, Ö. 1977. Habitat selection and population densities of salmon, (*Salmo salar* L.) and trout (*S. trutta*) parr in Swedish rivers with some reference to human activities. Acta Universitatis Upsaliensis 404. 12 p.
- Keenleyside, M. H. A. 1962. Skin diving observations of Atlantic salmon and brook trout in the Miramichi river, New Brunswick. J. Fish. Res. Board Can. 19: 625-634.
- Kennedy, G. J. A. & Strange, C. D. 1982. The distribution of salmonids in upland streams in relation to depth and gradient. J. Fish Biol. 20: 579-591.
- Kennedy, G. J. A. & Strange, C. D. 1986. The effects of intra- and inter-specific competition on the survival and growth of stocked juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar* L. and resident trout, *Salmo trutta* L., in an upland stream. J. Fish Biol. 28: 479-489.
- Lindroth, A. 1955. Distribution, territorial behaviour and movements of sea trout fry in the River Indalsälven. Rep. Inst. Freshw. Res. Drottningholm 36: 104-119.
- Mills, D. 1989. Ecology and management of Atlantic salmon. Capman and Hall, London. 351 p.
- Morantz, D. L., Sweeney, R. K., Shirvell, C. S. & Longard, D. A. 1987. Selection of microhabitat in summer by juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*). Can. J. Fish. Aquat. Sci. 44: 120-129.
- Mäki-Petäys, A., Muotka, T., Tikkanen, P., Huusko, A., Kreivi, P. & Kuusela, K. 1994. Kokoluokkien väliset erot taimenen poikasten mikrohäbitaattien käytössä. Kalatutkimuksia - Fiskundersökningar 80. 38 s.
- Rimmer, D. M., Paim, U. & Saunders, R. L. 1983. Autumnal habitat shift of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) in a small river. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 40: 671-680.
- Rimmer, D. M., Paim, U. & Saunders, R. L. 1984. Changes in the selection of microhabitat by juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) at the summer-autumn transition in a small river. - Can. J. Fish. Aquat. Sci. 41: 469-475.

- Saunders, R. L. & Gee, J. H. 1964. Movements of young Atlantic salmon in a small stream. J. Fish. Res. Board Can. 21: 27-36.
- Scruton, D. A. & Gibson, R. J. 1993. The development of habitat suitability curves for juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) in riverine habitat in insular Newfoundland, Canada. Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. 118: 149-161.
- Shirvell, C. S. & Morantz, D. L. 1983. Assessment of the instream flow incremental methodology for Atlantic salmon in Nova Scotia. In: Transactions of the Canadian Electrical Association, Engineering and Operating Division. Vol. 22, 83-H-108. 22 p.
- Symons, P. E. K. & Heland, M. 1978. Stream habitat and behavioral interactions of under-yearling and yearling Atlantic salmon, (*Salmo salar*). J. Fish. Res. Board Can. 35: 175-183.
- Wootton, R. J. 1991. Ecology of teleost fishes. Fish and fisheries series 1. Chapman & Hall, London. 404 p.

Antti Haapala, Aki Mäki-Petäys, Ari Huusko

Lohen (*Salmo salar* L.) jokipoikasille soveltuva elinympäristö ja sen käyttö — kirjallisuusselvitys

Tutkimusraportti

Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitos

Tiivistelmä

Lohen jokipoikasille soveltuvien pienelinympäristöjen määrän on todettu olevan merkittävä lohijokien vaelluspoikastuotantoa rajoittava tekijä. Kotimainen, tieteelliset kriteerit täyttävä tutkimustieto puuttuu tältä kalantutkimuksen osa-alueelta lähes tyystin. Tämän työn tarkoituksena oli selvittää tähänastisen tutkimustiedon pohjalta lohen poikastuotantoon soveltuvien ja lohenpoikasten suosimien virranalueiden ominaisuuksia. Käytettävissä oli enimmäkseen norjalaisissa ja kanadalaisissa lohijoissa tehtyjä tutkimuksia. Virrannopeuden, vesisyvyyden ja pohjan raekoon todettiin useimmissa lähteissä olevan tärkeimmät lohenpoikasten elinympäristön valintaa ohjaavat tekijät.

Lohen jokipoikaset esiintyvät runsaina syvyydeltään 15-70 cm, suhteellisen nopeasti virtaavilla (10-60 cm/s) kivipohjaisilla koskialueilla. Kesänvanhat (0+) lohet elävät yksivuotiaita ja vanhempia poikasia matalammilla alueilla suosien pienempiä virrannopeuksia ja pohjan raekokoja. Poikasten kasvaessa ne siirtyvät syvemmille virranalueille, suurikokoisissa joissa myös sivujokiin, pääsääntöisesti suurempien virrannopeuksien ja karkeamman pohjan alueille. Vanhemman ($\geq 1+$) lohenpoikasen on havaittu sietävän varsin laajaa syvyyden, virrannopeuden ja pohjan raekoon vaihtelua, ja habitaatin käyttö voi vaihdella vuoden-aikojen mukaan ja eri alueiden välillä. Tästä syystä sovellettaessa tietyn jokialueelta koottuja lohen elinympäristövaatimuksia habitaattimallitarkasteluissa toiseen lohijokeen, tulisi näiden jokien habitaattiolojen olla mahdollisimman samankaltaisia. Lisätietoa lohenpoikasen elinympäristövaatimuksista tarvittaisiin talvikaudelta ja myös kriittisiltä ylivirtaama-ajoilta.

Asiasanat

Lohen jokipoikanen, pienelinympäristö, mikrohabitaatin valinta, habitaatinsoveltuvuusikäyrä

Kalatutkimuksia – Fiskundersökningar 146

951-776-174-0

0787-8478

21 s.

Suomi

50 mk

Julkinen

Edita-kirjakauppa
Annankatu 44
00100 Helsinki

Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitos
PL 6
00721 Helsinki

Puh. (09) 566 0566 Fax (09) 566 0570

Puh. 0205 7511 Fax 0205 751201

*Utgivare***Vilt- och fiskeriforskningsinstitutet***Utgivningsdatum***Augusti 1998***Författare***Antti Haapala, Aki Mäki-Petäys, Ari Huusko***Publikationens namn***Livsmiljöer lämpliga för älvyngel av lax (*Salmo salar* L.) och utnyttjandet av dessa.
Litteraturundersökning***Typ av publikation***Rapport***Uppdragsgivare***Vilt- och fiskeriforskningsinstitutet***Datum för uppdragsgivandet**Projektnamn och -nummer**Referat*

Antalet mikrohabitat lämpliga för älvyngel av lax har konstaterats vara en viktig begränsande faktor för laxälvarnas smoltproduktion. Inhemska forskningsdata som uppfyller vetenskapliga kriterier inom detta delområde av fiskforskningen saknas nästan helt. Avsikten med detta arbete vara att, på basen av nuvarande forskning, utreda egenskaperna hos älvmråden där laxyngel trivs och som lämpar sig för yngelproduktion. Det tillgängliga materialet bestod främst av undersökningar utförda i norska och kanadensiska laxälvar. Strömhastigheten, vattendjupet och bottenens kornstorlek konstaterades i de flesta källor vara de viktigaste faktorer som styr laxynglens val av livsmiljöer.

Älvyngel av lax förekommer rikligt på 15-70 cm djup, i relativt snabbt strömmande (10-60 cm/s) forsområden med stenbotten. Sommargamla (0+) laxar lever på grundare områden än ettåriga och äldre yngel och väljer långsammare strömhastigheter och mindre kornstorlekar. Då ynglen växer ytterligare flyttar de till djupare områden, och i större älvar också ut i biflödena, huvudsakligen till större strömhastigheter och grövre bottenar. Äldre ($\geq 1+$) laxyngel har konstaterats tåla en rätt stor variation beträffande djup, strömhastighet och kornstorlek på botten. Utnyttjandet av olika habitat kan också variera med årstiderna och mellan olika områden. Då man tillämpar habitatmodeller beträffande laxynglens miljökrav för jämförelse mellan olika laxälvar borde dessa älvar vara så lika varandra som möjligt. Tilläggsdata beträffande laxynglens miljökrav skulle behövas för vintertiden och för kritiska perioder med ökad strömhastighet.

*Nyckelord***Älvyngel av lax, mikrohabitat, val av mikrohabitat, kurva över habitatlämplighet.***Seriens namn och nummer***Kalatutkimuksia – Fiskundersökningar 146***ISBN***951-776-174-0***ISSN***0787-8478***Sidoantal***21 s.***Språk***Finska***Pris***50 mk***Sekretessgrad***Offentlig***Försäljning***Edita-bokhandel
Annegatan 44
00100 Helsingfors***Förlag***Vilt- och fiskeriforskningsinstitutet
PB 6
00721 Helsingfors****Tel. (09) 566 0566 Fax (09) 566 0570****Tel. 0205 7511 Fax 0205 751201**

Published by

Finnish Game and Fisheries Research Institute

Date of Publication

August 1998

Author(s)

Antti Haapala, Aki Mäki-Petäys, Ari Huusko

Title of Publication

Habitat use and preference of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in streams: a review

Type of Publication

Research Rapport

Commissioned by

Finnish Game and Fisheries Research Institute

Date of Research Contract

Title and Number of Project

Abstract

The amount of suitable microhabitat for juveniles has been reported to be an important limiting factor for the production of Atlantic salmon in streams. In Finland, we have very few investigations, meeting the scientific criteria, in this field. The aim of this study was to review all the articles on habitat choice and the preference of young Atlantic salmon reported in the literature. The majority of these studies have been done on Norwegian and Canadian salmon rivers, and we have used an earlier review in Jan Heggenes's PhD-thesis as the main source. Stream velocity, water depth and substrate size were commonly the most important factors determining the microhabitat choice of the juvenile salmon.

In the sympatric populations with trout, young salmon are abundant in depths of 15-70 cm, in riffle areas of quite high velocities (10-60 cm/s) and cobble-pebble substrates. Underyearlings prefer shallower riffle areas with slower velocities and smaller substrates in comparison with parrs (> 1+). When juveniles grow, they move to deeper areas and to the tributaries of some large streams, in general to the areas with higher velocities and coarser substrates. Parr is quite tolerant to different depths, velocities and substrates, and their habitat use may change seasonally and geographically. Care must be taken when applying computer-based habitat models from one river to another geographic or stream order area. More information is needed about the habitat requirements of young Atlantic salmon in winter and critical over-flow periods.

Key words

Atlantic salmon, microhabitat choice, preferences, habitat suitability curves

Series (key title and no.)

Kalatutkimuksia – Fiskundersökningar 146

ISBN

951-776-174-0

ISSN

0787-8478

Pages

21 p.

Language

Finnish

Price

50 FIM

Confidentiality

Public

Distributed by

Oy Edita Ab

Book-shop

Annankatu 44

FIN-00100 Helsinki, Finland

Phone +358 0 566 0566 Fax +358 0 566 0570

Publisher

Finnish Game and Fisheries Research Institute

P.O.Box 6

FIN-00721 Helsinki, Finland

Phone +358 205 7511 Fax +358 205 7511

KALATUTKIMUKSIA – FISKUNDERSÖKNINGAR

Aiemmin ilmestyneitä julkaisuja

103. TAMMI, J.

Rehevöitymisen vaikutukset kaloihin, kalakantoihin ja kalastukseen –kirjallisuuskatsaus

(Eutrofieringens effekter på fisk, fiskbestånd och fiske – litteraturoversikt) (The Effects of Eutrophication on Fishes, Fish Stocks and Fisheries – A Literature Review). 66 s. Helsinki 1996.

104. SAURA, A., MIKKOLA, J.

Henkiin herätetty lohijoki — Kymijoen vaelluskalatutkimuksia vuosilta 1992—1994

(En laxälv som återuppstått — Vandringsfiskundersökningar i Kymmene älv å 1992—1994) (Revived salmon river — Studies on migratory fish in the River Kymijoki from 1992—1994). 100 s. Helsinki 1996.

105. RAITANIEMI, J., HEIKINHEIMO, O., MIKKOLA, J.

Vaellussiika — Uudenmaan rannikon tuottoisa istutuskala

(Vandringssiken — resultatrik utplantering längs den nyländska kusten) (Whitefish (*Coregonus lavaretus* (L.)) — Successful Stocking on the Coast of the Province of Uusimaa). 28 s. Helsinki 1996.

106. KORHONEN, P., KOSKINIEMI, J., TOLONEN, K.

Taimenen ja kotiutetun puronierän tila Ylä-Kemijoella vuosina 1993 — 1994

(Öringens och den införda bäckrödingens situation i Kemi älvs övre lopp åren 1993 — 1994) (The State of Brown and Stocked Brook Trout Populations in the Upper Part of the Kemijoki River between 1993 and 1994). 42 s. + 8 liit. Helsinki 1996.

107. LAPPALAINEN, A., PÖNNI, J.

Suomenlahti kalastajan silmin — Tutkimus Suomenlahden likaantumisesta ja vapaa-ajankalastuksesta

(Finska viken ur fiskarens synpunkt — En undersökning av föroreningen av Finska viken och fritidsfisket) (The Gulf of Finland in the Fisherman's eyes — Pollution and Recreational Fishery in the Gulf of Finland). Helsinki 1996.

108. MAKKONEN, J., PIIRONEN, J., PURSIAINEN, M., TOIVONEN, J., KOLARI, I.

Pyyntitavat heikentävät järvitaimenen istutustulosta — Vuoksen vesistöalueelle vuosina 1979 — 1992 tehtyjen Carlin-merkintöjen tulokset

(Utplanteringsresultatet för insjööring försämrats av fångstmetoderna — Resultat av Carlin-märkningar i Vuoksi insjösystem åren 1979 — 1992) (Fishing methods decrease the impact of stocking brown trout — Results of Carlin tagging experiments in the Vuoksi watercourse from 1979 — 1992). 105 s. + liite. Helsinki 1996.

109. PYLKKÖ, P., POHJANVIRTA, T., PURSIAINEN, M.

Nieriän (*Salvelinus alpinus*) silmäsamentumat

(Grunling av ögat hos röding (*Salvelinus alpinus*)) (Cataract of Arctic charr (*Salvelinus alpinus*)). 21 s. Helsinki 1996

110. Istutuspoikasten elinkaari - mätimunasta saaliiksi, Valtion kalanviljelyn XX neuvottelupäivät

(Utplanterade yngels livscykel - från romkorn till fångst, Statens fiskodlings XX diskussionsdagar) (Fish stocking - lifecycle eggs to catch, State Fish Culture Conference, No. XX). Jarmo Makkonen ja Markku Pursiainen (toim.), 103 s. + 4 liitettä. Helsinki 1996.

111. RAHKONEN, R., PASTERNAK, M., POHJANVIRTA, T., PYLKKÖ, P., LINDÉN, J.

Kokeita Apoject 1-Fural paisetautirokotteella 1993-1995

(Försök med Apoject 1-Fural furunkulosvaccin 1993-1995) (Experiments with Apoject 1-Fural Furunculosis Vaccine, 1993 - 1995). 24 s. Helsinki 1996.

112. SOMPPI, K., RAITANIEMI, J., RASK, M.

Kalkituksen vaikutukset särki- ja ahvenkantoihin Etelä-Suomen happamoituneissa pikkujärvissä

(Kalkningens effekter på mört- och abborrbestånd i södra Finlands försurade sjöar) (The Effects of Liming on Roach and Perch Populations of Small Acidified Lakes in Southern Finland). 41 s. + 9 liitettä. Helsinki 1996.

113. Inarijärven pohjasiika - Istutusten merkitys. (Storsiken i Enare träsk - utplanteringarnas betydelse) (Sparsely-rakered

Whitefish from Lake Inari: Results from Stocking). Erno Salonen (toim.), 90 s. Helsinki 1996

114. SALMINEN, M.

Istutusiän ja -koon merkitys merilohen vaelluspoikasten istutuksissa

(Utplanteringsålderns och -storlekens betydelse vid utplantering av smolt av havlax) (The Influence of Stocking Age and Size on the Results of Salmon Smolt Stocking). 59 s. Helsinki 1996.

115. PARMANNE, R., SETÄLÄ, J.

Silakan rehukalastuksen taloudellinen merkitys ja vaikutus silakkakantoihin

(Foderfiskets effekter på strömmingsbestånden) (The effect of fodder fishing on Baltic herring stocks)
27+18 s. Helsinki 1996.

116. SALMI, J., HONKANEN, A., JURVELIUS, J., MOILANEN, P., SALMI, P. JA VESALA, K. M.

Haastatteluja Hangosta Utsjoelle. Ammattikalastuksen profiilitutkimuksen metodiikkaa.

(Intervjuer från Hangö till Utsjoki, metodik för profilundersökningar av yrkesfisket) (Interviewing Commercial Fishermen in Finland: The Methodology of the Study). 26 s. Helsinki 1996.

117. Mädin desinfiointi - laadun hallintaa käytännössä

(Romdesinfektion i avsikt att kontrollera romproduktionens kvalitet) (The Disinfection of Fish Eggs: Quality Control in Practice). Päivi Eskelinen (toim.), 69 s. Helsinki 1996

118. VEITOLA, K., MÄKINEN, T.

Kalankasvatuksen ympäristöpolitiikka- Tavoitteiden ja tosiasiatietojen yhdistelmä

(Fiskodlingens miljöpolitik - en kombination av målsättningar och fakta) (The Environmental Politics of Fish Farming: A Combination of Goals and Facts). 52 s. Helsinki 1996

119. HYVÄRINEN, P., VIRTANEN, K., VEHANEN, T., KOSKINIEMI, J., KANNEL, R. JA PURSIAINEN, M.

Viihtyykö vieras kala Oulujärvessä? Taimenkantojen ja järvilohen soveltuvuus Oulujärven hoitokalaksi.

(Trivs främmande fiskar i Ule träsk? Jämförelse av olika utplanterade bestånd av öring och insjölox) (Does the strange fish stocks succeed in lake Oulujärvi? Results of stocking four brown trout stocks and land locked salmon in Lake Oulujärvi). 39 s. Helsinki 1996.

120. JOKIKOKKO, E.

Muikun ja siian lisääntymisedellytyksistä Perämerellä.

(Förutsättningar för förökning av siklöja och sik i Bottenviken) (The breeding potential of whitefish and vendace in Bothnian Bay). 32 s. Helsinki 1997.

121. RAITANIEMI, J.

Rannikon siikojen iänmäärityksen luotettavuus.

(Hur pålitlig är åldersbestämningen av kustsikor?) (The reliability of the ageing of whitefish (*Coregonus lavaretus* (L.)) on the Finnish Baltic coast). Helsinki 1997.

122. Lähikuvia ammattikalastuksesta - Kalastusammattin rakenne, joustavuus ja mahdollisuudet.

(Yrkesfisket i närbild. Fiskaryrkets struktur, flexibilitet och möjligheter) (Close-ups on the Commercial Fishery; Structure, Flexibility and Opportunities of the Fishing Trade). Juhani Salmi ja Pekka Salmi (toim.). 125 s. Helsinki 1997.

123. TOIVONEN A.-L.

Toistuvan jäätyamisen ja sulamisen vaikutus kalanpyydysten havasmateriaaleihin.

(Inverkan av upprepad infrysning och upptining på redskapsmaterial) (The Effects of Freeze-thaw Cycling on Fishing Gear Materials). 30 s. Helsinki 1997.

124. FRIMAN, T., KOLARI, I. JA TOIVONEN, J.

Merkitseekö menetelmä? Carlin-merkinnän virhetekijät kaksi- ja kolmivuotiaina istutetuilla järvitaimenilla.

(Spelar metoden någon roll? Felkällor vid Carlin-märkning av insjööringar utplanterade som två- och treåringar) (The errors caused by Carlin-tagging in the estimation of stocking results of two- and three-year-old brown trout (*Salmo trutta* m. *lacustris*)). 27 s. Helsinki 1997.

125. SUTELA, T. JA HUUSKO, A.

Virkistyskalastus Kuusinki-, Kitka- ja Oulankajoella.

(Fritidsfisket i älvarna Kuusinki-, Kitka- och Oulankajoki) (Recreational fishery in rivers Kuusinkijoki, Kitkajoki and Oulankajoki). 24 s. Helsinki 1997.

126. Kalastuskiistat haasteena hallinnolle - näkökulmia sisävesien paikallisiin ristiriitoihin

(Fiskekonflikter som en utmaning för förvaltningen - synpunkter på lokala konflikter i insjöområdet) (Perspectives on Fishery Conflicts in Finnish Lakes). Pekka Salmi (toim.). 71 s. Helsinki 1997.

127. SALONEN, E., MUTENIA, A., KOTAJÄRVI, M.

Lokan ja Porttipahdan peledsiika. Tekojärvien siikkakantojen vaihtelu vuosina 1987-1996.

(Peledsiken i Lokka och Porttipahta. Sikbeståndens variation i konstgjorda sjöar 1987 - 1996) (Peled in the Lokka and Porttipahta Reservoirs. The Variations in the Stocks from 1987 - 1996). 34 s. Helsinki 1997.

128. HYVÄRINEN, P.

Erikokoisten järvitaimenistukkaiden kannattavuusvertailu Oulujärvellä.

(Lönsamhetsjämförelse vid utplantering av olika stora örngingsyngel i Ule träsk) (Comparison of the Profitability of the Stocking of Different-Sized Brown Trout in Lake Oulujärvi). 26 s. Helsinki 1997.

129. LEHTONEN, H., VUORIMIES, O., BÖHLING, P., AUVINEN, H.

Kalakantojen vuosiluokkavaihteluiden mekanismit - Kirjallisuuskatsaus.

(Mekanismerna bakom fiskbeståndens årsklassvariationer - Litteraturoversikt) (The Mechanisms of Year-class Fluctuations in Fishes - A Literature Review). 44 s. Helsinki 1997.

130. LAUKKANEN, M.

Itämeren lohenkalastuksen bioekonominen analyysi.

(Bioekonomisk analys av laxfisket i Östersjön) (A Bioeconomic Analysis of the Baltic Salmon Fishery). 35 s. Helsinki 1997.

131. KÄYHKÖ, A., SETÄLÄ, J., SALMI, P.

Vajaakäyttöisen järvikalan jalostuksen ongelmat ja kehittäminen.

(Förädling av svagt utnyttjad insjöfisk i Finland) (Processing of under-utilized freshwater fishes in Finland). 31 s. Helsinki 1997.

132. TAMMI, J., LAPPALAINEN, A., MANNIO, J., RASK, M., VUORENMAA, J.

Järvien rehevöityminen ja kalasto Suomessa. Otantaan perustuva järvikartoitus.

(Insjöeutrofiering och fiskbestånd i Finland. Sjöinventering baserad på sampling) (Eutrophication and Fishes in Finnish Lakes: A Survey Based on Random Sampling). 35 s. Helsinki 1997

133. Saimaan nieriä, syvien vesien uhanalainen.

(Saimen rödingen, en hotad djupvattensart) (Saimaa Arctic char, the threatened deep water fish). Makkonen, J. (toim.). 129 s. Helsinki 1997.

134. VALKEAJÄRVI, P., TAKKUNEN, T., ESKELINEN, P., KOVANEN, J.

Rautalammin reitin taimen tulee takaisin - menetelminä monipuoliset istutukset ja kalastuksen säätely.

(Öringen från Rautalampi strömmen kommer tillbaka - tack vare fiskereglering och mångsidiga utplanteringar) (The brown trout stock of Rautalampi watercourse comes back - by the means of fishing regulation and many-sided stockings). 28 s. Helsinki 1997.

135. Sähkökalastus ja sen luotettavuus Tenon lohen poikastiheyksien seurannassa.

(Användning av elfiske vid bedömningen av yngeltätheter i Tana älv) (Electrofishing as a method of density estimation of salmon juveniles in the River Teno). Julkunen, M. Niemelä, E. (Toim.). 56 s. Helsinki 1997.

136. SETÄLÄ, J.

Parantaako silakan tehokas jäädytys troolikalastuksen kannattavuutta?

(Förbättrar effektiv kylning av strömming trålfiskets lönsamhet?) (Does effective chilling increase the profitability of trawl fisheries?) 36 s. Helsinki 1998.

137. KEMPPAINEN, S., MÄÄTTÄ, V., PASANEN, P., MÄÄTTÄ, E.

Nieriälajit vertailussa - Elämänsaari poikasesta fileeksi

(Jämförelse mellan olika arter av röding - Livscykel från yngel till filé) (Comparison Between Salvelinus species: Lifespan from Fry to Fillet) 23 s. + liitteet. Helsinki 1998.

138. AALTO, J., NIEMELÄ, E., JULKUNEN, M., ERKINARO, J.

Taimenen poikastiheydet, kasvu ja vaellukset Lutto- ja Nuortijoessa.

(Yngeltätheter, tillväxt och vandringar hos öring i Lutto- och Nuortijoki) (Juvenile densities, growth and migration of brown trout (*Salmo trutta* L.) in the Rivers Luttojoki and Nuortijoki, northern Finland). 38 s. Helsinki 1998

139. MIINALAINEN, M., HEIKINHEIMO, O.

Siikamuotojen ravintokilpailu Vuokalanjärvessä.

(Födokonkurrens mellan olika sikformer i Vuokalanjärvi) (Food segregation between five whitefish (*Coregonus lavaretus* (L.)) stocks in Lake Vuokalanjärvi). 39 s. Helsinki 1998.

140. HEIKINHEIMO, O., VALKEAJÄRVI, P.

Taimenen ja siian kalastuksen säätely Päijänteellä - Päätösanalyysitarkastelu

(Reglering av örings- och sikfisket i Päijänne - Granskning av beslutsanalys) (Management of the brown trout (*Salmo trutta* m. *Lacustris*) and whitefish (*Coregonus lavaretus*) fishery in Lake Päijänne: A decision analysis approach). 40 s. Helsinki 1998.

141. HONKANEN, A., EEROLA, E., SETÄLÄ, J.

Kalan käyttö eri väestöryhmissä - kotitalouksien haastattelututkimuksen satoa.

(Fiskkonsumtion i olika befolkningsgrupper - resultat av en intervjuundersökning i hushållen) (Behavioural Patterns Related to Finnish Fish Consumption: An Analysis of Demographic Characteristics). 38 s. + liitteet. Helsinki 1998.

142. LEINONEN, T., KORHONEN, P., SÄKKI, S.

Altaiden kattamisen ja vedenlaadun vaikutus vesihomeen esiintymiseen ja kalojen kuolleisuuteen.

(Effekten av baasängtäckning och vattenkvalitet på förekomst av vattensmögel och på fiskens dödlighet) (The effect of water quality and the covering of ponds on the fish mortality rate and the appearance of aquatic fungi) 24 s. + liitteet. Helsinki 1998.

143. SAARNI, K., SETÄLÄ, J., HONKANEN, A.

Kalakaupan ja jalostuksen odotukset kalanviljelyn monipuolistamiseksi.

(Fiskhandels och -förädlingens förväntningar på en mera mångsidig fiskodling) (The prospects of fish wholesalers and fish processors to increase variety in fish farming) 22 s. Helsinki 1998.

144. MIKKOLA, J.

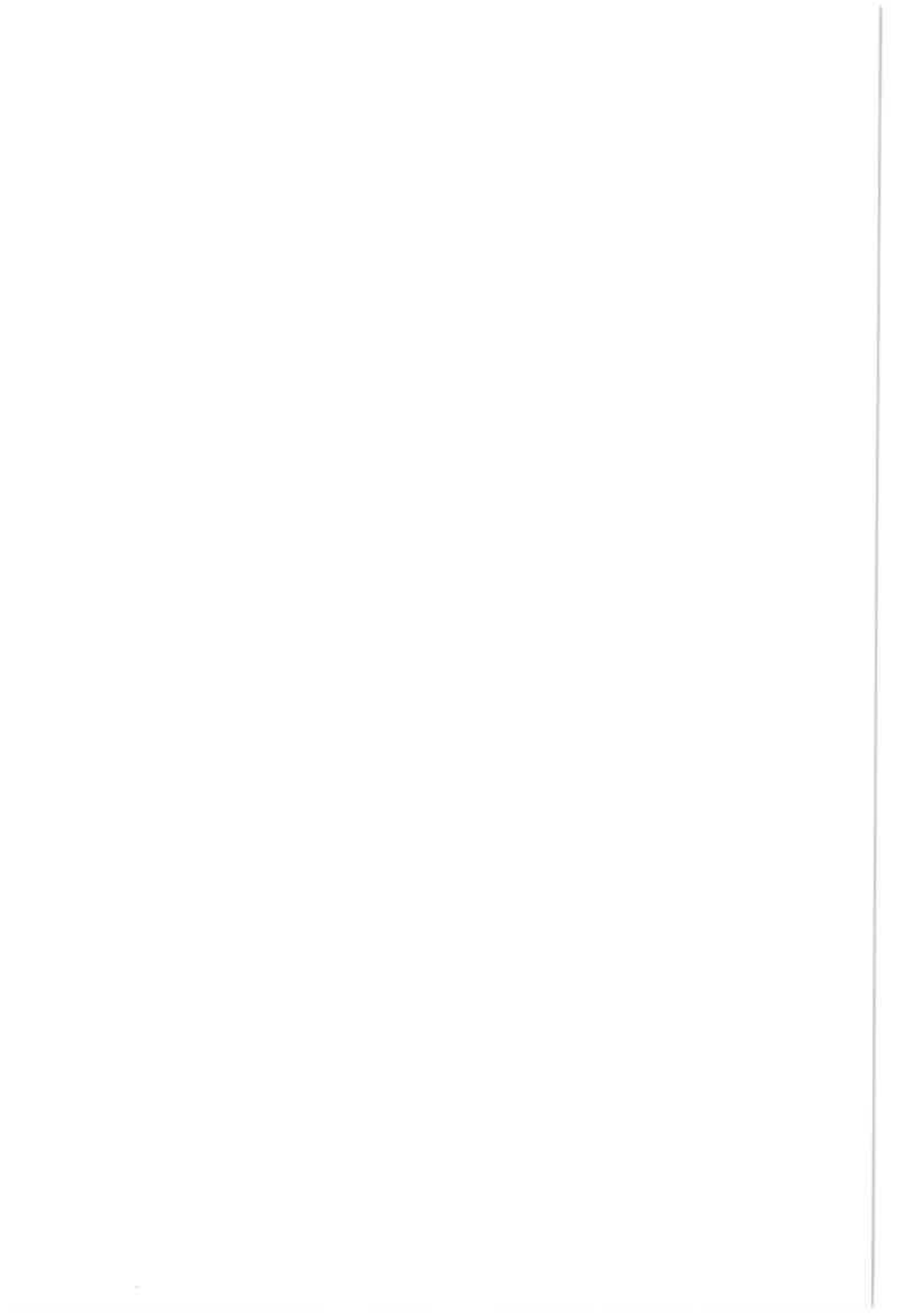
Havin vuoden 1995 pesuainepäästön kalataloudelliset vaikutukset ja vahinkoarvio.

(Fiskeriekonomiska följder och uppskattning av skadorna till följd av tvättmedelsutsläppet från Havi år 1995.) (Effects on fisheries and the estimation of damage caused by the Hackman Havi detergent discharge.) 34 s. + liitteet. Helsinki 1998.

145. HAKKARI, L., SELIN, P., WESTMAN, K., MIELONEN, M.

Planktonsiian ja peledsiian ravinnosta ja ravintokilpailusta Evon Majajärvessä ja Valkea-Mustajärvessä

(Näring och näringskonkurrens gällande plankton- och peledsik i sjöarna Majajärvi och Valkea-Mustajärvi i Evois.) (Food and competition for food of *Coregonus muksun* and *Coregonus peled* in lakes Majajärvi and Valkea-Mustajärvi, Evo.) 27 s. + liitteet. Helsinki 1998.



Lohen jokipoikasille soveltuva elinympäristö ja sen käyttö

Lohen jokipoikasille soveltuvien pienelinympäristöjen määrän on todettu olevan merkittävä lohijokien vaeluspoikastuotantoa rajoittava tekijä. Kotimainen, tieteelliset kriteerit täyttävä tutkimustieto puuttuu tältä kalan tutkimuksen osa-alueelta lähes tyystin. Tämän tutkimuksen tarkoituksena oli selvittää tähänastisen tutkimustiedon pohjalta lohen poikastuotantoon soveltuvien ja lohenpoikasten suosimien virranalueiden ominaisuuksia. Käytettävissä oli enimmäkseen norjalaisissa ja kanadalaisissa lohijoissa tehtyjä tutkimuksia. Virran nopeuden, vesisyvyyden ja pohjan raekoon todettiin useimmissa lähteissä olevan tärkeimmät lohenpoikasten elinympäristön valintaa ohjaavat tekijät.

