

# Kirjolohen istuttamisen vaikutukset lohikaloihin

Jonna Hänninen

LuK-tutkielma

Biologian tutkinto-ohjelma

Oulun yliopisto

Joulukuu 2020

## Sisällys

Tiivistelmä.....	3
1. Johdanto.....	4
2. Kirjoloihen invasiivisuus.....	5
3. Lajienväliset vuorovaikutukset ja käyttäytyminen.....	7
3.1. Häirintäkilpailu.....	7
3.2. Koon merkitys.....	8
3.3. Aggressiivisuuden merkitys.....	9
3.4. Muita lajienvälisiin vuorovaikutuksiin vaikuttavia tekijöitä.....	9
4. Elinympäristön valinta ja käyttö.....	10
5. Ravinnonhankinta.....	11
6. Kasvu.....	12
7. Lisääntyminen.....	13
8. Tiheyden vaihtelu.....	15
9. Yhteenveto.....	16
10. Viittaukset.....	18

## Tiivistelmä

Kalojen levittäytyminen uusille alueille on hidasta, sillä niiden täytyy uida ensin alas mereen ja sen jälkeen nousta ylös toiseen vesistöön. Ihminen on kuitenkin helpottanut kalojen levittäytymistä siirtämällä luonnonkaloja ja istuttamalla viljeltyjä kaloja uusille elinalueille. Lajien vieminen niiden luontaisen elinympäristön ulkopuolelle on maailmanlaajuinen ilmiö. Esimerkiksi lohikaloja (*Salmoniformes*) on istutettu ympäri maailmaa jo yli sadan vuoden ajan. Ensimmäiset istutukset lohikaloilla tehtiin Pohjois-Amerikassa ja Euroopassa.

Kirjolohen (*Oncorhynchus mykiss*) alkuperäinen levinneisyysalue ulottuu Pohjois-Amerikan länsirannikolta Venäjän itäosassa sijaitsevalle Kamtšatkan niemimaalle. Nyt sitä on istutettu 97 eri maahan ja se on onnistunut muodostamaan populaatioita viidelle eri mantereelle ja useille saarille. Kirjolohi vakinaisti paikkansa Suomen kalataloudessa 1960-luvulla, kun sen viljely ruokakalaksi ja ongittavaksi aloitettiin. Suomen kalataloudessa sen merkitys on ollut suurempi kuin minkään muun lajin.

Kansainvälinen luonnonsuojeluliitto on listannut kirjolohen sadan invasiivisimman vieraslajin listalle. Kirjolohen istuttamisen vakavimmat vaikutukset kohdistuvat muihin lohikaloihin. Se muokkaa lajienvälisiä vuorovaikutuksia ja vaikuttaa alkuperäisten lohikalojen elinympäristön valintaan ja käyttöön, ravinnonhankintaan, kasvuun, lisääntymiseen, tiheyteen sekä selviytymiseen. Kirjolohen istuttamisen vaikutuksia selitetään usein kirjolohen ja alkuperäisten lohikalojen välisellä kilpailulla.

Kirjolohi ei kuitenkaan aina vaikuta alkuperäisiin lajeihin negatiivisesti. Jos kirjolohella ja alkuperäisellä lajilla on luontaisesti erilaiset ekolokerot, kirjolohen istuttaminen ei vaikuta kyseessä olevaan lajiin. Joissakin kalayhteisöissä on myös vapaita ekolokeroita, jolloin kirjolohi voi muodostaa populaation riistämättä ekolokeroa alkuperäisiltä lohikaloilta.

Kirjolohi-istutuksia tehtäessä tarvittaisiin lainsäädäntöä, jota toteutetaan tehokkaasti, jotta kirjolohen vaikutukset alkuperäisiin lajeihin pysyisivät kontrollissa. On mahdollista, että vaikutukset muuttuvat tulevaisuudessa, mutta miten, on vaikea ennustaa. Yleisesti viljely- ja istutustoiminta ovat kuitenkin tarpeellisia esimerkiksi uhanalaisten lajien ja muotojen suojelemisessa.

## 1. Johdanto

Vieraslaji on laji, jonka uudelle alueelle siirtymistä ihminen on edesauttanut joko aktiivisesti tai passiivisesti (Tieteen termipankki, 2014a). Ne lukeutuvat biodiversiteetin suojelemisen suurimpiin uhkiin (Blanchet, Loot, Bernatchez & Dodson, 2007). Sauran ja Varjon (2009) mukaan kalojen levittäytyminen luontaisesti uusille alueille tapahtuu hitaasti, sillä vesistöstä toiseen siirtyminen vaatii ensin alas mereen uimisen ja sitten ylös toiseen vesistöön nousemisen. Ihminen on kuitenkin helpottanut tätä levittäytymistä siirtämällä luonnonkaloja ja istuttamalla viljeltyjä kaloja uusille elinalueille.

Lajien vieminen niiden luontaisen elinympäristön ulkopuolelle on maailmanlaajuinen ilmiö (Buoro, Olden & Cucherousset, 2016). Esimerkiksi lohikaloja (*Salmoniformes*) on istutettu ympäri maailmaa yli sadan vuoden ajan (Hasegawa, Yamamoto, Murakami & Maekawa, 2004). Buoron ym. (2016) mukaan ensimmäiset istutukset lohikaloilla tehtiin Pohjois-Amerikassa ja Euroopassa. Tämän jälkeen aloitettiin ison mittakaavan kirjolohi- (*Oncorhynchus mykiss*) ja taimen- (*Salmo trutta*) istutukset. Istutuksia tehtiin lähinnä alueille, joilla alkuperäisiä lohikaloja ei esiintynyt. Sitten vesiviljely ja istutusohjelmat kehittyivät kaupallisiin, vapaa-ajan kalastuksen sekä lajien suojelun tarkoituksiin. Nyt kirjolohta on istutettu 97 eri maahan (Fausch, 2007) ja se on onnistunut muodostamaan populaatioita viidelle eri mantereelle sekä useille saarille (Morita, Tsuboi & Matsuda, 2004). Sauran ja Varjon (2009) mukaan kirjolohi vakinaisti paikkansa Suomen kalataloudessa 1960-luvulla, kun sen viljely ruokakalaksi ja ongittavaksi aloitettiin. Suomen kalataloudessa sen rooli on ollut merkittävämpi kuin minkään muun lajin.

Nomoton ym. (2010) mukaan kirjolohen alkuperäinen levinneisyysalue ulottuu Pohjois-Amerikan länsirannikolta Venäjän itäosassa sijaitsevalle Kamtšatkan niemimaalle. Sillä on useita erilaisia ekologisia muotoja. Yksi näistä on anadrominen muoto, joka kutee makeassa vedessä, mutta viettää suurimman osan elämästään meressä. Toisen muodon kutu tapahtuu pienessä sivujoessa, jossa poikaset kasvavat 1–4 vuotta ennen siirtymistään suurempaan jokeen, jossa ne kasvavat sukukypsiksi. Kolmannen muodon kutu tapahtuu myös pienessä sivujoessa, jossa se kasvaa 1–4 vuotta ennen siirtymistä järveen, jossa se kasvaa sukukypsäksi. Neljäs muoto on paikallinen muoto, joka viettää koko elämänsä samassa joessa, jossa se on kuoriutunut. Kansainvälinen luonnonsuojeluliitto on listannut kirjolohen sadan

invasiivisimman vieraslajin listalle (Morita, 2018). Sen istuttamisen vakavimmat vaikutukset kohdistuvat erityisesti muihin lohikaloihin (Thibault & Dodson, 2013).

## 2. Kirjoloihen invasiivisuus

Invasiivisuudella tarkoitan lajin, tässä tapauksessa kirjoloihen, kykyä siirtyä elämään uudelle alueelle. Hasegawan, Yamamoton ja Kitanishin (2010) mukaan yleisesti vieraslajeilla on kaksi mekanismia muodostaa populaatioita uusille alueille. Näistä mekanismeista ensimmäinen on, että vieraslaji valtaa alkuperäisen lajin ekolokeron lajienvälisen kilpailun kautta. Tätä mekanismia esiintyy erityisesti ekologisesti samankaltaisilla lajeilla. Toinen mekanismi on, että vieraslaji pyrkii välttämään kilpailun alkuperäisen lajin kanssa vähäisellä ekolokerojen päällekkäisyydellä. Tätä mekanismia esiintyy puolestaan sellaisilla lajeilla, joilla on luontaisesti erilaiset ekolokerot.

Mikä sitten tekee erityisesti kirjolohesta invasiivisen lajin ja mihin sen maailmanlaajuinen menestyminen perustuu? Seilerin ja Keeleyn (2007) mukaan useilla invasiivisesti menestyneillä lajeilla, kuten myös kirjolohella, keskeinen ominaisuus on aggressiivisuus. Luonnonkaloihin verrattuna kirjoloihen aggressiivisuus on korkea, mikä on yhdistetty lajin kasvattamiseen kalanviljelylaitoksilla. Luontoon vapauttamisen jälkeen kirjolohi voi säilyttää korkean aggressiivisuutensa sekä siitä mahdollisesti aiheutuvan kilpailuedun useiden sukupolvien ajan. Myös kirjoloihen iso koko on etu lohikalojen välisessä kilpailussa (Hasegawa ym., 2010).

Kirjoloihen invaasio on onnistuneinta sellaisilla alueilla, jotka muistuttavat sen alkuperäistä levinneisyysaluetta (Fausch, 2007). Inouen, Miyatan, Tangen ja Taniguchin (2009) mukaan kirjoloihen alkuperäisellä levinneisyysalueella suurimmat tulvat ajoittuvat talveen ja hieman pienemmät tulvat kesään. Kirjoloihen kutu ja poikasten kehittyminen ajoittuvat loppupalvesta alkukesään, jolloin tulvia ei esiinny. Tämä laskee kehittyvien poikasten kuolleisuusriskiä. Kirjolohi kolonisoikin helpommin vakaita kuin epävakaita jokia (Morita, 2018). Se suosii kylmän veden elinympäristöjä populaation muodostamisessa (Fausch, 2007), mutta sietää silti korkeampia lämpötiloja ja huonompaa veden laatua kuin muut lohikalat (Saura & Varjo, 2009).

Populaation muodostumisen onnistumista edesauttavat kirjoloihen erilaiset ekologiset muodot ja vaihtelevat kutuajat (Nomoto ym., 2010). Fauschin (2007) mukaan jatkuvat istutukset lisäävät onnistuneen kirjolohipopulaation muodostumisen todennäköisyyttä. Luonnossa

esiintyvät harvinaiset tapahtumat suosivat vieraslajeja ja näin mahdollistavat populaatioiden muodostumisen sekä lopulta laajemman invaasion. Yksityisten tahojen istutusten onkin uskottu olevan yksi merkittävimmistä tekijöistä, jotka aiheuttavat kirjolohen levinneisyysalueen laajenemista (Sahashi & Morita, 2016).

Fauschin (2007) mukaan esimerkiksi Skotlannissa suurin osa kalanviljelylaitoksilta karanneista kirjolohista oli naaraita, mutta joukossa oli myös joitakin koiraita. Molempien sukupuolien edustajat olivat sukukypsiä ja olivat kuteneet. Tämä voisi mahdollisesti lisätä kirjolohipopulaatioiden muodostumisen todennäköisyyttä, koska useiden naaraiden laskeman mädin hedelmöittämiseen tarvitaan suhteellisen vähän koiraita. Kirjolohien karkaamista kalanviljelylaitoksilta on kuitenkin vaikea valvoa ja raportoida.

Mitkä tekijät puolestaan mahdollisesti rajoittavat kirjolohipopulaatioiden muodostumista? Sahashin ja Moritan (2016) mukaan uusien kirjolohipopulaatioiden muodostumista rajoittavia tekijöitä ovat muun muassa erilaiset fyysiset esteet, kuten padot, sekä veden lämpötilagradientti (lämpötilaerot). Nämä rajoittavat etenkin kirjolohen leviämistä alavirrasta kohti ylävirtaa. Lisäksi joen syvyys ja leveys saattavat vaikuttaa kirjolohen tiheyteen ja tätä kautta populaatioiden muodostumiseen.

Sauran ja Varjon (2009) mukaan kirjolohi on erityisen herkkä veden happamuudelle. Esimerkiksi Suomessa, Vantaanjoen latva-alueilla ensimmäisen kesän luonnonpoikasia tavataan säännöllisesti, mutta kokonaan luonnonkierrossa olevia populaatioita se ei ole pystynyt muodostamaan. Kevätkutuisen kirjolohen luonnonpoikasten on arveltu olevan syksyllä vielä niin pieniä, etteivät ne selviä ensimmäisen talven yli Suomen suhteellisen happamissa vesistöissä.

Inouen ym. (2009) mukaan kirjolohen kannalta väärin ajoittuneet tulvat rajoittavat mahdollisesti populaatioiden muodostumista. Esimerkiksi Japanin pohjoiskärjessä sijaitsevassa Hokkaidossa lumien sulamisvesistä aiheutuvat tulvat ajoittuvat kirjolohen kutuaikaan, minkä on todettu lisäävän kehittyvien poikasten kuolleisuusriskiä. Toisaalta on todettu, että maaperän paikoittain korkea vedenläpäisykyky saattaa mahdollistaa populaatioiden muodostumisen, koska tällöin joen virtauksen vaihtelu on vähäisempää. Poikasten kuoriutumiseen ajoittuvat rankkasateet ovat myös aiheuttaneet samankaltaisia kuolleisuuteen liittyviä ilmiöitä, kun veden virtaama kasvaa äkisti (Morita, 2018).

Kirjolohi voi vaikuttaa alkuperäisiin lajeihin jo matalina tiheyksinä invaasioprosessin alkuvaiheessa (Thibault & Dodson, 2013). Fauschin (2007) mukaan kirjolohen vaikutukset

alkuperäisiin lajeihin riippuvat abioottisista tekijöistä, kuten lämpötilasta, joka muuttaa lajien käyttäytymistä ja fysiologiaa sekä vaikuttaa yksilötason kilpailuun ja predaatioon. Vaikutukset riippuvat myös ison mittakaavan elinympäristöominaisuuksista ja populaatioprosesseista, kuten liikkumismahdollisuuksista, jotka muuttavat populaatioita. Thibaultin ja Dodsonin (2013) mukaan luontaiset ongelmat alkuperäisten lajien populaatioissa saattavat mahdollistaa kirjolohi-invaasion laajemmat vaikutukset. Esimerkiksi Kanadan Quebecissa tehdyssä tutkimuksessa havaittiin, että lohi (*Salmo salar*) ja puronieriä (*Salvelinus fontinalis*) eivät kyenneet vastustamaan kirjolohen tunkeutumista niiden elinympäristöihin muun muassa elinympäristön heikkenemisen ja liikakalastuksen vuoksi (Thibault & Dodson, 2013).

### 3. Lajienväliset vuorovaikutukset ja käyttäytyminen

Kilpailu on prosessi, johon usein viitataan, kun selitetään lohikalojen istuttamisen ekologisia vaikutuksia alkuperäisiin lajeihin (Hasegawa ym., 2004). Läheistä sukua olevat alkuperäiset ja istutetut lohikalat eivät ole vastavuoroisesti vaikuttaneet toistensa evoluutioon, jolloin lajit jakaisivat ekolokerot (Hasegawa & Maekawa, 2006). Tämän vuoksi mahdollisuus lajienväliseen kilpailuun alkuperäisten ja istutettujen lohikalojen välillä on erityisen suuri (Hasegawa ym., 2004). Resurssien jakautuminen alkuperäisten lohikalojen kesken mahdollistaa lajien samanaikaisen esiintymisen alueella (Hasegawa & Maekawa, 2006). Van Zwolin, Neffin ja Wilsonin (2012) mukaan kilpailu ravinnosta ja suojapaikoista on intensiivisintä silloin, kun samassa elinympäristössä esiintyy useita ekologisesti samankaltaisia lajeja, mikä voi johtaa lajien alueelliseen eriytymiseen ja muutoksiin resurssien käytössä, jos lajien samanaikainen esiintyminen jatkuu.

#### 3.1. Häirintäkilpailu

Blanchetin, Lootin, Bernatchezin ym. (2007) mukaan erityisesti nuorten lohikalojen välillä esiintyy usein häirintäkilpailua silloin, kun ne puolustavat reviiriään. Näin ne takaavat itselleen maksimaalisen energian saannin ja hyvät piilopaikat.

Häirintäkilpailussa dominoivat yksilöt elävät niille sopivissa elinympäristöissä ja ajavat toiset yksilöt epäsopiviin elinympäristöihin (Hasegawa ym., 2004). Blanchetin, Lootin, Bernatchezin

ym. (2007) mukaan luontaisissa populaatioissa tällaiset lajienväliset dominanssisuhteet ovat yleisiä. He havaitsivat, että kirjolohella oli voimakas vaikutus esimerkiksi lohen käyttäytymisstrategiaan ja dominanssisuhteisiin. Täten he spekuloidivat, että lohi joutui muuttamaan käyttäytymistään vasteena kirjolohen häirinnälle, mikä muutti luonnollista dominanssirakennetta.

Van Zwolin ym. (2012) mukaan 1900-luvun lopulla hävinneitä lohipopulaatioita on yritetty palauttaa Ontariojärveen, jonne on säännöllisesti istutettu kirjolohia. Kirjolohen ja lohen välisen kilpailun on arveltu olevan uhka lohen palauttamisyrittäjille.

### 3.2. Koon merkitys

Koko on tärkeä tekijä lajienvälisissä vuorovaikutuksissa, sillä se suurelta osin määrää paremmuuden häirintäkilpailussa (Inoue ym., 2009) sekä vaikuttaa lajienvälisiin dominanssisuhteisiin (Hasegawa ym., 2004). Hasegawa ja Maekawa (2006) havaitsivat, että kirjolohen istuttaminen aikaansai lajienvälistä häirintäkilpailua samalla alueella elävien alkuperäisten lohikalojen, *Salvelinus leucomaenis*-lajin ja kirsikkalohen (*Oncorhynchus masou*), välille. Kun kirjolohi oli isompi kuin kilpailijansa, dominoi se *S. leucomaenis*-lajia ja oli näin kilpailukyvyltään parempi (Hasegawa ym., 2004). Kirjolohen ja kirsikkalohen yhteisvaikutus lopulta syrjäytti *S. leucomaenis*-lajin (Hasegawa & Maekawa, 2006). Morita (2018) puolestaan havaitsi, että kirjolohi ei kuitenkaan syrjäyttänyt *S. leucomaenis*-lajia heti, vaikka olikin kilpailukyvyltään parempi. Tämän on arveltu johtuvan vieras- ja alkuperäisten lajien erilaisista sopeumista ympäristön vaihtelevuuteen. Seilerin ja Keeleyn (2007) mukaan myös punakurkkulohen alalaji *Oncorhynchus clarkii bouvieri* oli jatkuvasti kirjolohta pienempi ja siten pysyvästi heikompi kilpailija.

Vaikka koko onkin tärkeä tekijä lajienvälisissä vuorovaikutuksissa, ei se kokonaan määritä paremmuutta häirintäkilpailussa. Hasegawa ym. (2004) havaitsivat, että kirjolohi dominoi *S. leucomaenis*-lajia myös ollessaan pienempi. Tämä viittaa siihen, että pienempikin yksilö voi dominoida isompaa yksilöä synnynnäisten kilpailukykyerojen ansiosta. Myös Nuhfer, Wills ja Zorn (2014) havaitsivat Michigan-joessa tehdyssä tutkimuksessa, että runsaslukuisempi kirjolohi voitti isokokoisemman taimenen kilpailussa. Taimenen aineenvaihdunnalliset kustannukset kasvoivat sen puolustaessa reviiriään kirjolohelta, mikä aiheutti taimenen kuolleisuuden kasvua kirjolohen läsnä ollessa.



### 3.3. Aggressiivisuuden merkitys

Seilerin ja Keeleyn (2007) mukaan lohikalat käyttäytyvät usein aggressiivisesti sekä muodostaessaan ravinnonhankinta-alueitaan että puolustaessaan sitä kilpailijoilta. Aggressiiviset yksilöt puolustavat yleensä suurempaa ravinnonhankinta-alueita kuin vähemmän aggressiiviset yksilöt.

Blanchetin, Lootin, Bernatchezin ym. (2007) mukaan kirjolohi kilpailee esimerkiksi lohen kanssa samoista resursseista, kuten ravinnosta, suojapaikoista ja reviiiristä. He havaitsivat, että kirjolohi ui enemmän kuin lohi ja tunkeutui jatkuvasti tämän reviiirille. Kirjolohen läsnäolo kolminkertaisti lohen aggressioiden määrän, ja suurin osa lisääntyneestä aggressiivisuudesta kohdistui kirjoloheen.

Erot kilpailukyvyssä ovatkin läheisesti yhteydessä lajienväliseen aggressioon (Hasegawa ym., 2004). Seilerin ja Keeleyn (2007) mukaan kirjolohi ja *O. c. bouvieri*-laji ovat läheistä sukua toisilleen. Näin ollen näiden lajien ekologiset roolit jokiympäristössä ovat melko samankaltaiset. He totesivat, että aggressiolla voisi olla vaikutusta kirjolohen menestykseen *O. c. bouvieri*-lajin syrjäyttämisessä.

### 3.4. Muita lajienvälisiin vuorovaikutuksiin vaikuttavia tekijöitä

Vieraslajien vaikutukset riippuvat niiden kilpailukyvyistä sekä elinympäristöpreferenssistä (elinympäristömieltymys) (Hasegawa & Maekawa, 2006). Blanchetin, Lootin, Grenouilletin ja Brossen (2007) mukaan kirjolohi on lajiominaisuuksiensa ja kokoetunsa vuoksi taimenta parempi kilpailija. Kirjolohen ja taimenen välisen kilpailun voimakkuuteen vaikuttavat myös ympäristön ominaisuudet, kuten kalatiheys, veden lämpötila sekä virtauksen vaihtelevuus.

Fauschin (2007) mukaan kirjolohi voi dominoida toista lajia silloinkin, kun kumpikaan lajeista ei kuulu elinympäristön alkuperäisiin lajeihin. Esimerkiksi Coloradon joissa tehdyissä tutkimuksissa havaittiin, että kirjolohi dominoi taimenta myös silloin, kun taimen ei ollut elinympäristön alkuperäinen laji. Ilmiö on mahdollinen, jos molempia lajeja suojellaan liikakalastukselta.

#### 4. Elinympäristön valinta ja käyttö

Kirjolohi vaikuttaa alkuperäisten lajien elinympäristön valintaan ja käyttöön. Esimerkiksi Blanchet, Loot, Grenouillet ym. (2007) havaitsivat, että alhaisissa tiheyksissä kirjolohen ja taimenen elinympäristöt olivat hyvin samankaltaisia. Molemmat suosivat syvänteitä, alhaisia veden virtausnopeuksia sekä sekapohjaa, joka koostuu noin 50 % karkeasta sorasta. Havaittiin, että kirjolohen samanaikainen esiintyminen taimenen kanssa muuttaa taimenen elinympäristön valintaa, koska niiden ekolokerot menevät suurelta osin päällekkäin. Tämän vuoksi taimen joutui laajentamaan omaa ekolokeroaan. Valitessaan elinympäristöään taimen ei ollut enää niin tarkka käyttämistään syvyyksistä ja pohjan koostumuksesta vain virtausnopeudella oli väliä.

Thibaultin ja Dodsonin (2013) mukaan lohikaloilla, erityisesti kirjolohella, tärkeä elinympäristön ominaisuus on sen suojaisuus. He havaitsivat, että lohi ja puronieriä suosivat suojaisaa elinympäristöä silloin, kun kirjolohi ei esiintynyt kyseisessä elinympäristössä. Kirjolohen läsnä ollessa lohi ja puronieriä siirtyivät käyttämään vähemmän suojaisaa elinympäristöä. Samalla lohen ja puronieriän elinympäristöjen päällekkäisyys kasvoi. Korkeammista tiheyksistään huolimatta lohi ja puronieriä eivät kyenneet vastustamaan kirjolohen aiheuttamaa syrjäytymistä pois suojaisemmista elinympäristöistä. Puronieriän vaste kirjolohen läsnäoloon oli voimakkaampi kuin lohen.

Myös kirjolohen ja *S. leucomaenis*-lajin välillä esiintyi kilpailua elinympäristöstä (Morita ym., 2004). Kirjolohi oli kilpailullisesti parempi mahdollisesti korkean aggressiivisuutensa vuoksi (Hasegawa ym., 2004). Näin ollen kirjolohi ajoi *S. leucomaenis*-lajin käyttämään samaa elinympäristöä kuin kirsikkalohi (Fausch, 2007), mikä oli *S. leucomaenis*-lajille epäsopivampi (Hasegawa ym., 2004). Myös Morita ym. (2004) havaitsivat, että kirjolohi syrjäyttää *S. leucomaenis*-lajin sille tyypillisistä elinympäristöistä. Kun kirjolohitiheydet suvannoissa (jokiosuus, jossa veden virtaus on hidasta (Tieteen termipankki, 2014b)) kasvoivat, *S. leucomaenis* siirtyi suvannoista matalampiin jokiosuuksiin.

Fauschin (2007) mukaan kirjolohen levitessä alavirrasta kohti ylävirtaa, voi se syrjäyttää ylävirran alkuperäiset lohikalat. Näin alkuperäisistä populaatioista jäävät jäljelle vain pienet jäännepopulaatiot, mikä lisää alkuperäisten lohikalojen sukupuuton mahdollisuutta.

## 5. Ravinnonhankinta

Seilerin ja Keeleyn (2007) mukaan virtavesissä elävät lohikalat syövät muun muassa akvaattisia selkärangattomia, jotka ajelehtivat virran mukana. Selkärangatonajeessa (drift) esiintyy sekä ajallista että spatiaalista (tilaan liittyvää) vaihtelua, minkä vuoksi kalojen ravinnonhankinta-alueet eivät ole tasalaatuisia. Heidän tutkimuksessaan nuorien lohikalojen välinen kilpailu ravinnosta ja ravinnonhankinta-alueista oli voimakasta. Jos yksilöt eivät saaneet muodostettua itselleen ravinnonhankinta-alueita, ne joko joutuivat lähtemään alueelta tai kuolivat. Esimerkiksi *O. c. bouvieri*-lajin nuoret yksilöt olivat heikkoja kilpailoita suhteessa kirjoloheen, minkä seurauksena *O. c. bouvieri* vietti vähemmän aikaa ravinnonhankinta-alueillaan kuin kirjolohi. Myös sen ravinnonhankinta oli tuolloin vähäisempää kuin kirjolohella. Heikomman kilpailukyvyn seurauksena *O. c. bouvieri*-lajin hidaskasvu, korkea emigraatio (lähtömuutto) sekä korkea kuolleisuus aiheuttivat lajin syrjäytymisen. Myös Hasegawa ja Maekawa (2006) havaitsivat, että niiden kirjolohta huonompien kilpailijoiden, jotka joutuivat vaihtamaan ravinnonhankinta-alueitaan, kasvu hidastui ja koko pieneni, mikä puolestaan aiheutti sekä selviytymisen että lisääntymisen alenemisen.

Baxter, Fausch, Murakami ja Chapman (2004) ovat todenneet, että vieraslajien, kuten kirjoloheen, istuttaminen voi käynnistää monimutkaisia epäsuoria vaikutuksia alkuperäisen eliöyhteisön ravintoverkossa. Heidän mukaansa kirjolohi suosii ravinnonhankinnassaan terrestrisiä selkärangattomia. Terrestriset selkärangattomat ovat tärkeä osa myös härkänieriän (*Salvelinus malma*) ruokavaliota ja vaikuttavat merkittävästi härkänieriän kasvuun (Baxter, Fausch, Murakami & Chapman, 2007). Kirjolohi söi suurimman osan terrestrisistä selkärangattomista silloin, kun se esiintyi samanaikaisesti härkänieriän kanssa (Baxter ym., 2004, 2007), jolloin terrestristen selkärangattomien osuus härkänieriän ruokavaliosta väheni 82 % (Baxter ym., 2004). Tämän vuoksi härkänieriä joutui muuttamaan ravinnonhankintaansa ja alkoi käyttämään pohjalla eläviä hyönteisiä ravintonaan (Baxter ym., 2007). Näin kasvinsyöjien biomassa laski 46 %, mikä puolestaan kasvatti perifytonissa (kasvualustaansa kiinnittyviä rihmamaisia ja pienleviä (Tieteen termipankki, 2014c)) olevan klorofylli a:n biomassaa 49 % (Baxter ym., 2004).

Baxter ym. (2007) totesivat, että muutokset härkänieriän ruokavaliosta johtuivat kirjolohesta, koska terrestristen selkärangattomien biomassa härkänieriän ruokavaliosta laski riippumatta siitä, oliko kirjolohitiheys matala vai korkea. Biomassa laski myös silloin, kun kalojen

kokonaisbiomassa oli pienempi kuin härkänieriän esiintyessä yksin. Ravinnonhankinnan muutos on siis yleinen ilmiö, koska terrestristen selkärangattomien osuus härkänieriän ruokavaliossa laski myös silloin, kun kirjolohitiheys oli alhainen.

Kirjolohi dominoi härkänieriää myös käyttäytymisellään (Baxter ym., 2004, 2007). Se eli ravinnonhankinnalle suotuisilla paikoilla, joissa härkänieriä olisi normaalisti elänyt (Baxter ym., 2004). Härkänieriän ravinnonhankinnan tehokkuus päiväsaikaan laski 66 % (Baxter ym., 2007). Lisäksi sen yritykset hankkia ravintoa selkärangatonajeesta vähenivät 49 % (Baxter ym., 2004). Muillakin alueilla esiintyvät alkuperäiset lohikalat, jotka käyttävät ravintonaan terrestrisiä selkärangattomia, voivat osoittaa samanlaisia vasteita kuin härkänieriä (Baxter ym., 2007).

Kirjolohelle on myös tyypillistä, että se käyttää muiden lohikalojen poikasia ravintonaan. Esimerkiksi vuoden ikäisen kirjolohen on havaittu saalistavan alle vuoden ikäisiä kirsikkalohia ravinnokseen (Fausch, 2007).

## 6. Kasvu

Kirjolohen istuttaminen vaikuttaa alkuperäisten lohikalojen ravinnonhankintaan, mutta vaikuttavatko muutokset ravinnonhankinnassa alkuperäisten lohikalojen kasvuun? Baxter ym. (2007) havaitsivat, että yli vuoden ikäiset härkänieriät olivat keskimäärin pienempiä kirjolohen läsnä ollessa. Heidän mukaansa härkänieriän kasvun väheneminen johtui ensisijaisesti kirjolohen istuttamisesta, koska kirjolohi käytti ravintonaan suurimman osan härkänieriän kasvun kannalta tärkeistä terrestrisistä selkärangattomista. Tämän lisäksi härkänieriän kasvun vähenemiseen saattoi vaikuttaa kokonaiskalatiheyden kasvu.

Blanchet, Loot, Bernatchez ym. (2007) havaitsivat, että alle vuoden ikäisellä kirjolohella on voimakas vaikutus saman ikäisen lohen kasvuun. Kirjolohen aiheuttamat käyttäytymisstrategioiden ja dominanssihierarkioiden muutokset vaikuttivat lohen kasvuun, ja näin lohen kasvunopeus vaihteli kirjolohen esiintyessä samassa elinympäristössä. Vuoden ikäisen kirjolohen aggressiivisen häirinnän ja predaation vuoksi myös alle vuoden ikäisen kirsikkalohen kasvu väheni (Inoue ym., 2009).

Fauschin (2007) mukaan kalastuskokoista kirjolohta istutettiin Rein-joen haaraan joen alkupäässä, jossa se alkoi levitä. Kirjolohi alkoi kutea myöhäissyksyllä, koska sille tyypilliset

talven kylmät olosuhteet puuttuivat. Kirjolohen poikaset kuoriutuivat samaan aikaan ja kasvoivat nopeammin kuin alkuperäisen taimenen poikaset. Suuremmat, dominantit yksilöt saavuttavat korkeamman kasvutehokkuuden, mikä vaikuttaa myös lisääntymiseen ja selviytymiseen (Hasegawa ym., 2004).

## 7. Lisääntyminen

Vakavimpia vieraslajien vaikutuksia ovat risteymät, joita syntyy, kun vieraslaji risteytyy alkuperäisen lajin kanssa (Seiler & Keeley, 2007). Tämä on vakavaa erityisesti silloin, kun vieraslaji risteytyy harvinaisen tai uhanalaisen lajin kanssa ja täten uhkaa kyseisen lajin olemassaoloa (Muhlfeld, McMahon, Belcer & Kershner, 2009).

Lajienvälinen risteytyminen on yleisempää kaloilla kuin muilla selkärangattomilla (Muhlfeld ym., 2009). Se edellyttää, että lajeilla on sama tai ainakin melkein sama kromosomimäärä, ja että kyseisten lajien lisääntyminen tapahtuu samaan aikaan samalla alueella (Yrjölä, Lehtonen & Nyberg, 2016). Muhlfeldin ym. (2009) mukaan lajienvälistä risteytymistä helpottavat lisäksi monien kalojen ulkoinen hedelmöitys (naaras munii mätimunansa kutukuoppaan ja koiras laskee mätimunien päälle maitinsa) sekä samanlainen pariutumiskäyttäytyminen. Luontaisesti samanaikaisesti esiintyvillä lohikaloilla ensisijaisia isolaatiomekanismeja ovatkin lisääntymisen ajoitus ja sijainti. Vieraslajien istuttamisen seurauksena nämä lisääntymisesteet häviävät. Pohjois-Amerikassa alkuperäisten lajien ja vieraslajien välinen risteytyminen on ollut merkittävä tekijä alkuperäisten kalojen määrän vähenemisessä sekä sukupuutoissa. Lisäksi nämä risteytymiset voivat johtaa alkuperäisten genotyyppien häviämiseen ja ekologisten sopeumien menettämiseen.

Seilerin ja Keeleyn (2007) mukaan läheisen sukulaisuutensa vuoksi kirjolohi ja *O. c. bouvieri*-laji voivat risteytyä keskenään. Nämä risteymät ovat erityisen vahingollisia *O. c. bouvieri*-lajin populaatioille. Tämän lisäksi kirjolohi kutee aiemmin kuin *O. c. bouvieri*, mikä mahdollistaa kirjolohen poikasten aikaisemman kuoriutumisen. Kirjolohi on saanut tästä kilpailuedun, mikä edelleen vahingoittaa *O. c. bouvieri*-lajin populaatioita.

Muhlfeld ym. (2009) havaitsivat kirjolohen ja punakurkkulohen toisen alalajin, *O. c. lewisi*, lisääntymisessä ajallista ja spatiaalista päällekkäisyyttä. Päällekkäisyyttä havaittiin enimmäkseen jokien ala- ja keskiosissa. Ennen kirjolohen istuttamista *O. c. lewisi*-laji käytti

kutemiseen jokien alaosia, joita kirjolohi nykyään dominoi. Myös näiden lajien välillä tapahtui risteytymistä, mikä selvästi laski alkuperäisen *O. c. lewisi*-lajin lisääntymismenestystä. He myös totesivat, että risteymät saattavat muuttaa *O. c. lewisi*-populaatioiden sopeumia paikallisiin ympäristöoloihin ja siten edistää *O. c. lewisi*-lajin sukupuuttoa.

Kirjolohi voi vaikuttaa alkuperäisten lohikalojen lisääntymiseen myös muilla tavoilla kuin risteytymisen kautta. Kirjolohi muun muassa häiritsi härkänieriän rakentamia kutukuoppia rakentamalla omat kutukuoppansa aivan lähietäisyydelle (Baxter ym., 2007) tai peittämällä omilla kutukuopillaan 13 % härkänieriän kutukuopista (Nomoto ym., 2010). Lisäksi kirjolohen toiminta sai aikaan härkänieriän laskemien mätimunien sekä vastakuoriutuneiden poikasten kulkeutumisen pois kutukuopasta, jonne mätimunat oli alun perin laskettu, mikä häiritsee härkänieriän lisääntymistä (Baxter ym., 2007).

Kirjolohi ja taimen eivät kumpikaan ole Uuden-Seelannin alkuperäisiä lajeja (Fausch, 2007). Nomoton ym. (2010) mukaan Uudessa-Seelannissa tehdyissä tutkimuksissa havaittiin kirjolohen peittäneen omilla kutukuopillaan jopa 94 % taimenen kutukuopista. Toisinaan taimenen laskeman mädin selviytymisaste laski alle 1 %. Kirjolohi on hävittänyt näin jopa yhden taimenpopulaation Uudessa-Seelannissa (Fausch, 2007).

Nomoton ym. (2010) mukaan *Parahucho perryi*-laji, joka tunnetaan myös nimellä *Hucho perryi*, oli ennen kirjolohen invaasiota ainoa keväällä kuteva lohikala Hokkaidossa. He havaitsivat, että kirjolohen kutukuoppien määrä oli viisi kertaa korkeampi kuin *P. perryi*-lajin ja kirjolohi peitti omilla kutukuopillaan 30 % *P. perryi*-lajin kutukuopista. Kutukuoppien peittymiselle on Nomoton ym. (2010) mukaan neljä pääsyitä. Kirjolohi kutee juuri *P. perryi*-lajin jälkeen, jolloin sen mäti on vielä altis fyysisille häiriöille. Lajit myös käyttävät kutemiseen samanlaisia pienelinympäristöjä, mutta alueilla, jossa molempien lajien kutu on mahdollinen, kutevia kirjolohia on määrällisesti enemmän. Lisäksi lajien kutukuopat ovat yhtä syviä. Nomoton ym. (2010) mukaan kutukuoppien peittyminen on merkittävä *P. perryi*-lajin kuolleisuuden aiheuttaja, minkä seurauksena *P. perryi* on vaarassa kuolla sukupuuttoon.

## 8. Tiheyden vaihtelu

Kirjolohen invaasio aiheuttaa alkuperäisten lohikalojen populaatioiden pienenemistä. Näin on tapahtunut esimerkiksi Uudessa-Seelannissa, Australiassa, Etelä-Afrikassa, Sri Lankassa, Etelä-Amerikassa, Sveitsissä, Japanissa ja Yhdysvalloissa (Fausch, 2007).

Nuhfer ym. (2014) tutkivat Michigan-joessa anadromisen kirjolohen vaikutuksia taimenpopulaatioon. He havaitsivat, että alle vuoden ikäisten taimenten vuosittainen selviytyminen oli huomattavasti alhaisempaa kirjolohen läsnä ollessa. Kun kirjolohi ei esiintynyt samalla alueella, taimenen selviytymisprosentti oli 37 %, mutta kirjolohen läsnä ollessa vain 23 %. Alle vuoden ikäisen taimenen tiheys selitti 34 % taimenen ensimmäiseen ikävuoteen selviytymisen vaihtelusta. Taimenen selviytyminen myös loppukesästä seuraavaan kevääseen laski kirjolohen läsnä ollessa 43 prosenttiin, kun ilman kirjolohta taimenen selviytymisprosentti oli 70 %. Alhaisen selviytymisprosentin vuoksi yli vuoden ikäisten taimenten tiheys laski noin puoleen kirjolohen läsnä ollessa. Nuhfer ym. (2014) totesivat, että kirjolohi voisi käynnistää taimenen emigraation Michigan-joesta toiseen jokeen, joka on kuitenkin liian lämmin taimenen ympärivuotiselle selviytymiselle.

Sahashi ja Morita (2016) havaitsivat Hokkaidossa tehdyssä tutkimuksessaan, että kirjolohi-istutusten jälkeen kirjolohen tiheys tutkimusjoissa kasvoi. Samalla alkuperäisten *S. leucomaenis*-lajin, kirsikkalohen ja härkänieriän tiheydet laskivat merkittävästi. Heidän mukaansa kirjolohen ja näiden alkuperäisten lohikalojen välinen kilpailu saattoi laskea alkuperäisten lohikalojen tiheyksiä. Lopulta kirjolohen osuus oli yli 75 %. Esimerkiksi Todo-joessa tähän dominanssisuhteiden muutokseen kului aikaa 20 vuotta. Näin kirjolohi-istutukset aiheuttavat muutoksia koko lohifaunaan.

Baxterin ym. (2007) mukaan härkänieriä oli yleinen Hokkaidon virroissa ennen kirjolohen invaasiota. He havaitsivat, että alle vuoden ikäisen härkänieriän tiheys oli alhaisin silloin, kun kirjolohi esiintyi samassa elinympäristössä. He totesivatkin, ettei härkänieriän alhaisille tiheyksille olisi muuta syytä kuin kirjolohen invaasio.

Seilerin ja Keeleyn (2007) mukaan *O. c. bouvieri*-lajin ja kirjolohen välillä havaittiin käyttäytymiseroja, joiden vuoksi kirjolohi on parempi kilpailija, mikä voisi osittain selittää *O. c. bouvieri*-lajin tiheyden nopeaa laskua kirjolohen istuttamisen jälkeen. Kirjolohen istuttamisesta johtuva lajienvälinen risteytyminen ja kilpailu aiheuttivat myös *O. c. lewisi*-lajin populaatioiden dramaattisen vähenemisen (Muhlfeld ym., 2009).

## 9. Yhteenveto

Kirjolohi kuuluu sadan maailman invasiivisimman vieraslajin joukkoon (Morita, 2018). Sen invasiivisuutta lisääviä tekijöitä on useita. Seilerin ja Keeleyn (2007) mukaan viljellyn kirjolohen aggressiivisuus on korkea verrattuna luonnonvaraisiin lohikaloihin. Se voi säilyttää korkean aggressiivisuutensa useiden sukupolvien ajan luontoon istuttamisen jälkeen. Verrattuna muihin lohikaloihin kirjolohi sietää korkeampia lämpötiloja ja huonompaa veden laatua (Saura & Varjo, 2009). Sen useat ekologiset muodot sekä vaihtelevat kutuajat lisäävät onnistuneen populaation muodostumisen todennäköisyyttä (Nomoto ym., 2010). Yleisesti kirjolohipopulaation muodostuminen riippuu alkuperäisen eliöyhteisön bioottisesta vastustuskyvystä sekä elinympäristön sopivuudesta, johon vaikuttavat muun muassa veden lämpötila, virtaus ja joen koko (Fausch, 2007).

Kirjolohi-istutukset muokkaavat lajienvälisiä vuorovaikutuksia ja vaikuttavat alkuperäisten lohikalojen elinympäristön valintaan ja käyttöön, ravinnonhankintaan, kasvuun, lisääntymiseen, tiheyteen sekä selviytymiseen. Kirjolohen istuttamisen vaikutuksia selitetään usein kirjolohen ja alkuperäisten lajien välisellä kilpailulla (Hasegawa ym., 2004). Koko määrittää suurimmaksi osaksi paremmuuden häirintäkilpailussa (Inoue ym., 2009), minkä lisäksi se vaikuttaa lajienvälisiin dominanssisuhteisiin (Hasegawa ym., 2004). Näin ollen kirjolohi hyötyy isosta koostaan (Hasegawa ym., 2010). Erot kilpailukyvyssä yhdistetään lisäksi lajienväliseen aggressioon (Hasegawa ym., 2004).

Kirjolohi vaikuttaa alkuperäisten lohikalojen elinympäristön valintaan ja sen käyttöön. Tulokset viittaavat siihen, että esiintyessään samanaikaisesti kirjolohi ajaa alkuperäiset lohikalat pois niiden luontaisista elinympäristöistä (Hasegawa ym., 2004, Morita ym., 2004, Blanchet, Loot, Grenouillet ym., 2007, Thibault & Dodson, 2013). Kirjolohi voi myös syrjäyttää alkuperäisiä lajeja niiden luontaisista elinympäristöistä siten, että jäljelle jäävät vain pienet jäännepopulaatiot, mikä kasvattaa alkuperäisten lajien sukupuuton mahdollisuutta (Fausch, 2007).

Kirjolohi kilpailee ravinnosta ja ravinnonhankinta-alueista alkuperäisten lohikalojen kanssa. Alkuperäiset lajit käyttävät vähemmän ravintoa ja viettävät vähemmän aikaa ravinnonhankinta-alueillaan kirjolohen läsnä ollessa (Seiler & Keeley, 2007). Kirjolohta huonommat kilpailijat voivat jopa joutua vaihtamaan kokonaan ravinnonhankinta-alueitaan (Hasegawa & Maekawa, 2006). Nämä yksilöt joko joutuvat lähtemään alueelta tai kuolevat, jos ne eivät saa



muodostettua itselleen uutta ravinnonhankinta-aluetta (Seiler & Keeley, 2007). Kirjolohi voi myös vaikuttaa alkuperäisen eliöyhteisön ravintoverkkoon (Baxter ym., 2004). Se voi syödä suurimman osan alkuperäisen lajin merkittävistä ravintokohteista (Baxter ym., 2007). Tällöin tämän ravintokohteen osuus ko. lajin ruokavaliossa vähenee (Baxter ym., 2004) ja laji joutuu muuttamaan ravintokohdettaan (Baxter ym., 2007). Tämä edelleen vaikuttaa ravintoverkon alempiin tasoihin (Baxter ym., 2004).

Kirjolohi vaikuttaa alkuperäisten lohikalojen kasvuun usealla eri tavalla. Se voi käyttää ravintonaan sellaisia ravintokohteita, jotka vaikuttavat merkittävästi alkuperäisen lajin kasvuun, minkä seurauksena ko. lajin kasvu hidastuu (Baxter ym., 2007). Kirjoloihen aiheuttamat käyttäytymisstrategioiden ja dominanssihierarkioiden muutokset voivat vaikuttaa alkuperäisten lohikalojen kasvuun (Blanchet, Loot, Bernatchez ym., 2007). Lisäksi sen aggressiivinen häirintä ja predaatio voivat vähentää lohikalojen kasvua (Inoue ym., 2009).

Kirjolohi voi risteytyä alkuperäisten lohikalojen kanssa (Seiler & Keeley, 2007). Muhlfeldin ym. (2009) mukaan tämä on erityisen vakavaa silloin, kun kirjolohi risteytyy harvinaisen tai uhanalaisen lajin kanssa. Lisääntymisestä, jotka pitävät alkuperäiset lajit ominaan, häviävät kirjoloihen istuttamisen seurauksena. Risteymät kirjoloihen kanssa voivat laskea alkuperäisen lajin lisääntymismenestystä. Ne voivat myös muuttaa populaatioiden sopeumia paikallisiin ympäristöoloihin ja edistää alkuperäisten lajien sukupuuttoa. Kirjolohi voi häiritä alkuperäisten lajien kutukuoppia rakentamalla omat kutukuoppansa aivan lähietäisyydelle (Baxter ym., 2007) tai peittämällä alkuperäisten lajien kutukuopat omilla kutukuopillaan (Nomoto ym., 2010). Kutukuoppien peittyminen on merkittävä poikasten kuolleisuuden aiheuttaja (Nomoto ym., 2010). Lisäksi kirjoloihen toiminta aikaansaa alkuperäisten lajien laskeman mädin ja vastakuoriutuneiden poikasten kulkeutumisen pois kutukuopasta, jonne mätä on alun perin laskettu (Baxter ym., 2007).

Kirjoloihen läsnäolo voi myös laskea alkuperäisten lohikalojen selviytymisastetta (Nuhfer ym., 2014), minkä seurauksena alkuperäisten lohikalojen määrä vähenee. Kirjoloihen vaikutukset alkuperäisiin lohikaloihin riippuvat siis niiden kilpailukyvystä ja elinympäristöpreferenssistä (Hasegawa & Maekawa, 2006).

Kirjoloihen istuttaminen ei kuitenkaan aina vaikuta alkuperäisiin lohikaloihin negatiivisesti. Se ei esimerkiksi vaikuta kirsikkalohen elinympäristön valintaan ja käyttöön, koska niillä on luontaisesti erilaiset ekolokerot (Hasegawa ym., 2010). Myös esimerkiksi joissakin Euroopan kalayhteisöissä on vielä vapaita ekolokeroita, jolloin kirjolohi voisi muodostaa populaation

riistämättä ekolokeroa alkuperäisiltä lajeilta (Blanchet, Loot, Grenouillet ym., 2007). Yleisesti uhanalaisten lajien ja muotojen suojelussa viljely- ja istutustoiminta voivat olla hyvin tarpeellisia (Yrjölä ym., 2016). Tarvitaan kuitenkin lainsäädäntöä, jota toteutetaan tarpeeksi tehokkaasti, jotta kirjolohen leviäminen pysyy kontrollissa (Morita ym., 2004).

Kirjolohen istuttamisen vaikutukset voivat kuitenkin muuttua tulevaisuudessa. Jo nyt on todettu, että vieraslajit voivat asuttaa alueita, joilta alkuperäiset lajit ovat hävinneet esimerkiksi ilmaston muutoksen vuoksi (Morita, 2018). Sitä miten ilmaston muutos mahdollisesti muuttaa kirjolohen istuttamisen vaikutuksia tulevaisuudessa, on kuitenkin vaikea ennustaa.

## 10. Viittaukset

- Baxter, C. V., Fausch, K. D., Murakami, M. & Chapman, P. L. (2004). Fish invasion restructures stream and forest food webs by interrupting reciprocal prey subsidies. *Ecology*, 85(10), 2656–2663. doi: 10.1890/04-138
- Baxter, C. V., Fausch, K. D., Murakami, M. & Chapman, P. L. (2007). Invading rainbow trout usurp a terrestrial prey subsidy from native charr and reduce their growth and abundance. *Oecologia*, 153(2), 461–470. doi: 10.1007/s00442-007-0743-x
- Blanchet, S., Loot, G., Bernatchez, L. & Dodson, J. J. (2007). The disruption of dominance hierarchies by a non-native species: An individual-based analysis. *Oecologia*, 152(3), 569–581. doi: 10.1007/s00442-007-0668-4
- Blanchet, S., Loot, G., Grenouillet, G. & Brosse, S. (2007). Competitive interactions between native and exotic salmonids: A combined field and laboratory demonstration. *Ecology of Freshwater Fish*, 16(2), 133–143. doi: 10.1111/j.1600-0633.2006.00205.x
- Buoro, M., Olden, J. D. & Cucherousset, J. (2016). Global Salmonidae introductions reveal stronger ecological effects of changing intraspecific compared to interspecific diversity. *Ecology Letters*, 19(11), 1363–1371. doi: 10.1111/ele.12673
- Fausch, K. D. (2007). Introduction, establishment and effects of non-native salmonids: Considering the risk of rainbow trout invasion in the United Kingdom. *Journal of Fish Biology*, 71(SUPPL. D), 1–32. doi: 10.1111/j.1095-8649.2007.01682.x

- Hasegawa, K. & Maekawa, K. (2006). The effects of introduced salmonids on two native stream-dwelling salmonids through interspecific competition. *Journal of Fish Biology*, 68(4), 1123–1132. doi: 10.1111/j.0022-1112.2006.00997.x
- Hasegawa, K., Yamamoto, T. & Kitanishi, S. (2010). Habitat niche separation of the nonnative rainbow trout and native masu salmon in the Atsuta River, Hokkaido, Japan. *Fisheries Science*, 76(2), 251–256. doi: 10.1007/s12562-009-0210-1
- Hasegawa, K., Yamamoto, T., Murakami, M. & Maekawa, K. (2004). Comparison of competitive ability between native and introduced salmonids: Evidence from pairwise contests. *Ichthyological Research*, 51(3), 191–194. doi: 10.1007/s10228-004-0214-x
- Inoue, M., Miyata, H., Tange, Y. & Taniguchi, Y. (2009). Rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) invasion in Hokkaido streams, northern Japan, in relation to flow variability and biotic interactions. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 66(9), 1423–1434. doi: 10.1139/F09-088
- Morita, K. (2018). Assessing the long-term causal effect of trout invasion on a native charr. *Ecological Indicators*, 87, 189–192. doi: 10.1016/j.ecolind.2017.12.058
- Morita, K., Tsuboi, J.-I. & Matsuda, H. (2004). The impact of exotic trout on native charr in a Japanese stream. *Journal of Applied Ecology*, 41(5), 962–972. doi: 10.1111/j.0021-8901.2004.00927.x
- Muhlfeld, C. C., McMahon, T. E., Belcer, D. & Kershner, J. L. (2009). Spatial and temporal spawning dynamics of native westslope cutthroat trout, *Oncorhynchus clarkii lewisi*, introduced rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*, and their hybrids. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 66(7), 1153–1168. doi: 10.1139/F09-073
- Nomoto, K., Omiya, H., Sugimoto, T., Akiba, K., Edo, K. & Higashi, S. (2010). Potential negative impacts of introduced rainbow trout on endangered Sakhalin taimen through redd disturbance in an agricultural stream, eastern Hokkaido. *Ecology of Freshwater Fish*, 19(1), 116–126. doi: 10.1111/j.1600-0633.2009.00396.x
- Nuhfer, A. J., Wills, T. C. & Zorn, T. G. (2014). Changes to a Brown Trout Population after Introducing Steelhead in a Michigan Stream. *North American Journal of Fisheries Management*, 34(2), 411–423. doi: 10.1080/02755947.2014.882455

- Sahashi, G. & Morita, K. (2016). Potential threat of introduced rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* to native salmonids in the western part of Hokkaido, Japan. *Ichthyological Research*, 63(4), 540–544. doi: 10.1007/s10228-016-0521-z
- Saura, A. & Varjo, M. (2009). *Kalat Suomen luonnossa*. Kustannusosakeyhtiö Otava, Helsinki.
- Seiler, S. M. & Keeley, E. R. (2007). A comparison of aggressive and foraging behaviour between juvenile cutthroat trout, rainbow trout and F1 hybrids. *Animal Behaviour*, 74(6), 1805–1812. doi: 10.1016/j.anbehav.2007.03.025
- Thibault, I. & Dodson, J. (2013). Impacts of exotic rainbow trout on habitat use by native juvenile salmonid species at an early invasive stage. *Transactions of the American Fisheries Society*, 142(4), 1141–1150. doi: 10.1080/00028487.2013.799516
- Tieteen termipankki. (2014a, 8. lokakuuta). Biologia: vieraslaji. [Verkkosivu] Haettu osoitteesta <https://tieteentermipankki.fi/wiki/Biologia:vieraslaji>
- Tieteen termipankki. (2014b, 16. joulukuuta). Ympäristötieteet: suvanto. [Verkkosivu] Haettu osoitteesta <https://tieteentermipankki.fi/wiki/Ympäristötieteet:suvanto>
- Tieteen termipankki. (2014c, 17. joulukuuta). Ympäristötieteet: perifyton. [Verkkosivu] Haettu osoitteesta <https://tieteentermipankki.fi/wiki/Ympäristötieteet:perifyton>
- van Zwol, J. A., Neff, B. D. & Wilson, C. C. (2012). The effect of competition among three salmonids on dominance and growth during the juvenile life stage. *Ecology of Freshwater Fish*, 21(4), 533–540. doi: 10.1111/j.1600-0633.2012.00573.x
- Yrjölä, S., Lehtonen, H. & Nyberg, K. (2016). *Suomen kalalajien tunnistusopas*. Kustannusosakeyhtiö Nemo, Helsinki.