

KALA- JA RIISTARAPORTTEJA nro 284

*Ari Huusko
Petri Kreivi
Aki Mäki-Petäys
Mari Nykänen
Teppo Vehanen*

Virtavesikalojen elinympäristövaatimukset Perustietoa elinympäristömallisovelluksiin

Paltamo 2003

Ari Huusko, Petri Kreivi, Aki Mäki-Petäys, Mari Nykänen ja Teppo Vehanen

Virtavesikalojen elinympäristövaatimukset – perustietoa elinympäristömallisovelluksiin

Tutkimusraportti

Virtavesikalojen elinympäristövaatimukset ja biologiset vuorovaikutukset: kunnostusten ja rakentamisen vaikutusten arvioimisen perusta (202214)

Käsillä olevaan raporttiin on koottu yhteen keskeiseltä osin se tutkimustieto, mitä tällä hetkellä on saatavilla yleisimpien virtavesissä elävien kalalajien kesäaikaisista (veden lämpötila $>10^{\circ}\text{C}$) mikrohabitaattivaatimuksista suomalaisten jokien koski- tai nivahabitaateissa. Tiedot eivät ole yleistettävissä jokien hidasvirtaisiin ja syviin suvantoalueisiin, joissa kalojen mikrohabitaattivaatimukset tunnetaan edelleen huonosti. Tässä yhteenvetoraportissa mukana olevissa tutkimuksissa on paikannettu yhteensä 1015 lohen poikasta, 885 taimenen poikasta, 448 simpua, 1483 harjuksen poikasta ja 2982 mutua vuosina 1992-2001. Näiden kalalajien elinympäristövaatimukset on kuvattu niin sanotuilla preferenssikäyrillä kolmen fysikaalisen muutujan, syvyyden, virrannopeuden ja pohjan raekoon, suhteen. Tulosten mukaan koskikalajien elinympäristövaatimuksissa on samankaltaisuutta, mutta sekä lajikohtaiset että lajin ikäryhmien (kokoryhmien) väliset optimaal alueet eri ympäristömuuttujien suhteen poikkeavat toisistaan. Kalojen jakaantumiseen ja runsauteen liittyvien sidosvaikutusten ymmärtäminen luo perustan elinympäristöpohjaisille malleille, joiden avulla voidaan arvioida erilaisten elinympäristöön kohdistuneiden toimenpiteiden vaikutuksia kalapopulaatioissa.

Lohi, taimen, harjus, mutua, simpua, elinympäristö

Kala- ja riistaraportteja 284

951-776-411-1

1238-3325

39 s. + 1 liite

Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitos
Kainuun kalantutkimus ja vesiviljely
Manamansalontie 90
88300 PALTAMO
Puh. 0205 5751 640 Faksi 0205 751 649

Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitos
Pukimäenaukio 4, PL 6
00721 HELSINKI
Puh. 020 57511 Faksi 020 5751 201

Sisällys

1. JOHDANTO.....	1
2. VIRTAVESIKALOJEN ELINYMPÄRISTÖVAATIMUKSET	3
2.1. Ekolokero - paikka ympäristössä.....	3
2.2. Kalojen paikannusmenetelmät ja elinympäristön mittaus	4
3. KOSKIKALOJEN MIKROHABITAATINVALINTA KESÄLLÄ – PERUSTIETOA MALLISOVELLUKSIIN.....	8
3.1. Tutkimusalueet ja menetelmät.....	8
3.2. Lohen poikasten mikrohabitaatin käyttö ja preferenssi	10
3.3. Taimenen poikasten mikrohabitaatin käyttö ja preferenssi	10
3.4. Simpunan mikrohabitaatin käyttö ja preferenssi	11
3.6. Lohen ja taimenen poikaset sekä simpuna	11
3.7. Harjuksen poikasten mikrohabitaatin käyttö ja preferenssi.....	15
3.7.1. Vastakuoriutuneet (1,5-2,5 cm)	15
3.7.2. Esikesäiset (3,5-5,0 cm).....	15
3.7.3. Kesänvanhat (6-10 cm).....	15
3.8. Mudun mikrohabitaatin käyttö ja preferenssi	16
3.8.1. Vastakuoriutuneet (1,0-1,5 cm)	16
3.8.2. Yksivuotiaat ja sitä vanhemmat (>3 cm)	17
3.9. Harjuksen poikasilla ja muduilla osin samankaltaiset elinympäristövaatimukset.....	19
4. ELINYMPÄRISTÖMALLINTAMINEN VIRTAVESISSÄ.....	21
4.1. Elinympäristövaatimukset elinympäristömallien raaka-aineena	21
4.2. Elinympäristömallin rakenne.....	22
4.3. Esimerkkejä elinympäristömallisovelluksista.....	23
4.3.1. Taivalkosken Kutinjoen kunnostuksen arviointi.....	23
4.3.2. Kalojen elinympäristön käyttö Pyhäkosken patoaltaassa	27
5. KIITOKSET	32
6. KIRJALLISUUS	33
LIITE: SUOMESSA TEHTYJÄ VIRTAVESIKALOJEN ELINYMPÄRISTÖNVALINTAA KÄSITTELEVIÄ JULKAISUJA.....	40

1. Johdanto

Kalakantojen hoitotoimien perustana tulee olla tutkittu tieto kalojen elinympäristön valinnasta ja elintavoista eri vuodenaikoina ja eri elämän vaiheissa. Erityisen tärkeää on tunnistaa ne tekijät ja vaiheet, jotka eniten rajoittavat kalakantojen uusiutumiskykyä. Siten elinympäristön kunnostuksissa osattaisiin huomioida kalojen kriittiset elinympäristövaatimukset, kalastuksen ohjauksella voitaisiin rauhoittaa kalakannan uusiutumisen kannalta kriittiset ajankohdat ja paikat, ja myös poikasistutukset kyettäisiin kohdistamaan ja mitoittamaan suotuisille alueille sellaisessa kalan elämänvaiheessa, jossa istukkaiden eloonjäänti olisi hyvä.

Joet ovat heterogeenisiä ja hierarkkisia kokonaisuuksia, joissa kalojen esiintymiseen ja runsauteen vaikuttavat monet fysikaaliset, kemialliset ja biologiset tekijät. Lisäksi eri tekijät vaikuttavat erilaisilla mittakaavoilla (Rabeni ja Sova 1996). Koko joen tai jokiverkon tasolla (ns. makrohabitaattitasolla) vaikuttavilla elinympäristömuuttujilla paikallinen vaihtelu on pientä, mutta muutoksia saattaa esiintyä joen ylä- ja alajuoksun välillä tai jokiverkon eri osissa. Tällaisia elinympäristön ominaisuuksia ovat esimerkiksi joen pituussuuntainen lämpötila- tai vedenlaatugradientti. Jokijaksojen elinympäristöjä (mesohabitaatteja) ovat esimerkiksi kosket, nivat ja suvannot. Näitä elinympäristöjä voidaan kuvata ja erotella toisistaan esimerkiksi keskisyvyyden, keskimääräisen virrannopeuden, pohjan karkeuden ja kaltevuuden perusteella. Usein muun muassa kalatiheyden arviointia ja kalayhteisön koostumuksen selvittämistä varten tehtävät sähkökoekalastukset toteutetaan tällä mittakaavalla. Pienelinympäristöissä (mikrohabitaateissa) huomio kiinnitetään paikallisesti muun muassa pohjanlaatuun, veden syvyyteen ja virrannopeuteen, jotka vallitsevat kalan varsinaisessa olinpaikassa. Tärkeä seikka tarkasteltaessa joen elinympäristöjä eri mittakaavoilla on sisäistää joen rakenteen hierarkkisuus: laajemman mittakaavan tekijät asettavat rajat niiden sisällä vaikuttaville pienemmän mittakaavan tekijöille (Rabeni ja Sova 1996). Esimerkiksi joen fyysisistä tekijöistä virtaama ja veden lämpötila rajoittavat kalojen elinmahdollisuuksia alueellisesti laajemmalla mittakaavalla kuin paikalliset kosken osan virrannopeusolot tai pohjan kivikoostumus.

Kalojen jakaantumiseen ja runsauteen liittyvien sidosvaikutusten ymmärtäminen luo perustan elinympäristöpohjaisille malleille, joiden avulla voidaan arvioida erilaisten elinympäristöön kohdistuneiden toimenpiteiden vaikutuksia kalapopulaatioissa. Elinympäristömalli yhdistää tietämyksen mallinnettavan alueen fysikaalisista olosuhteista biologiseen tietämykseen kalan suosimista elinympäristöistä (Bovee 1982). Viime vuosikymmenenä erilaiset elinympäristömallit ja niiden sovellukset ovat yleistyneet varsinkin virtavesien kalojen elinympäristön laadun arvioimisessa. Mallisovelluksia käytetään kunnostustoimien ja muiden rakentamistoimenpiteiden suunnittelun ja arvioinnin työkaluina. Mallintamisen tuloksena saadaan näkemys kohdealueen sopivuudesta tarkastelun kohteena olevalle eliölle sen eri elämänvaiheissa. Elinympäristömallilla on rajoitteensa, mutta kokonaisuutena ne ovat lähes ainoita menetelmiä, joilla voidaan kohtuullisella työllä saada aikaan kvantitatiivisia ennusteita kunnostus- ja rakentamistoimien vaikutuksista elinympäristön ominaisuuksiin (muun muassa Armour ja Taylor 1991, Stalnaker ym. 1995).

Kalojen elinympäristön käytön mallintamisen ja siihen pohjautuvien sovelluksien kehittämisen suomalaisia olosuhteita varten tulisi pohjautua ekologisille perustöille ja vertailuaineistoille, jotka ovat peräisin mahdollisimman monenkaltaisista pohjoisista olosuhteista. Pohjoisimman Euroopan luonnon olosuhteet jäisine talvineen, kevättulvineen ja lyhyine kasvukausineen poikkeavat selvästi useimmista alueista, joissa kalojen elinympäristönvalintaa on aiemmin tutkittu (esimerkiksi Etelä-Norja: Heggnes 1994, Heggnes 2002, Keski-Eurooppa: Souchon ym. 1989 ja USA: Stanley ja Trial 1995). Suomessa jokikalorien elinympäristövaatimuksia ja niihin liittyviä preferenssimalleja on tutkittu lähinnä Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitoksen, Jyväskylän yli-

opiston, Oulun yliopiston ja Pohjois-Pohjanmaan ja Lapin ympäristökeskusten yhteistyönä. Kalanpoikasten habitaatinvalinnan ajallinen ja paikallinen vaihtelu luonnossa sekä kokeellinen tutkimus ja luotujen habitaattipreferenssien testaus kenttäaineistolla ovat olleet tutkimuksien pääosassa. Tähän raporttiin on koottu yhteen keskeiseltä osin se tutkimustieto, mitä tällä hetkellä on saatavilla yleisimpien virtavesissä elävien kalalajien kesäaikaisista mikrohabitaattivaatimuksista suomalaisissa joissa. Lisäksi raportin liitteenä on luettelo Suomessa tehdyistä virtavesikalojen elinympäristön valintaa käsittelevistä julkaisuista. Raportin kirjoittamisessa lohen ja taimenen poikasten sekä simpun habitaattivaatimuksia käsittelevästä osuudesta ovat pääasiassa vastanneet Mäki-Petäys ja Kreivi, vastaavasti harjuksen poikas- ja mutuosuudesta Nykänen, kalapaikannusmenetelmät-osuudesta ja Oulujoen Pyhäkosken allas-esimerkkitapauksesta Vehanen ja muista tekstikohdista ja tekstien kokoamisesta raportiksi Huusko.

2. Virtavesikalojen elinympäristövaatimukset

2.1. Ekolokero - paikka ympäristössä

Lajin ekolokero määräytyy sekä elottoman ympäristön muuttujien (lämpötila, veden virrannopeus ja syvyys, pohjan karkeus) että elollisen ympäristön muuttujien (kilpailu, ravinnonkäyttö) mukaan (esimerkiksi Heggenes ym. 1999). Peruslokero määrittää elinkelpoiset olosuhteet suhteessa ympäristömuuttujiin, toisin sanoen sen, millaisissa moniulotteisessa ympäristömuuttujien vaikutusverkostossa esimerkiksi taimenen poikasen menestyy, jos se saa vapaasti valita elinpaikkansa. Samalla alueella elävien lajien ekolokerot voivat olla päällekkäisiä, jolloin kilpailu on mahdollista, ja se voi rajoittaa lajien esiintymistä. Mitä enemmän lajien ekolokerot leikkaavat toisiaan elinympäristön samojen ominaisuuksien suhteen, sen voimakkaampaa niiden välinen kilpailu voi olla. Vahvimmat lajit saattavat ajaa heikommat toissijaisille habitaateille. Tällöin ekolokero supistuu peruslokerosta niin sanotuksi toteutuneeksi ekolokeroksi. Ekolokeroaan valitessaan kala joutuu tasapainoilemaan elinympäristön rakenteellisen tilan suotuisuuden, ravinnonsaannin, saalistusuhan sekä kanssaeläjien kilpailupaineen välillä, joiden kaikkien merkitys ja keskinäinen tärkeysjärjestys yleensä muuttuvat kalan kasvaessa ja vuodenaikojen vaihtuessa (esimerkiksi Cowx ja Welcomme 1998).

Habitaatin käyttöä tutkittaessa ja etenkin verrattaessa lajin eri ikä-/kokoryhmiä tai eri lajeja toisiinsa on tärkeää hahmottaa lajin tai sen elämänvaiheen sekä elinalueeseen etä aikaan liittyvä mittakaava. Kalojen elinympäristön valinta vaihtelee elämänvaiheiden ja vuoden aikojen mukaan. Samalla lajilla voi olla erityinen kutu-, poikas- ja aikuishabitaatti, joista kahteen jälkimmäiseen voi sisältyä ajallisesti vaihtuva habitaa- tinvalinta (päivittäinen ruokailu- ja lepohabitaaatti, vuodenaikojen mukainen kesä-/talvihabitaatti ja vuosien akselilla ilmenevä joki/järvi(meri)habitaaatti). Jos pystyisimme selvittämään esimerkiksi taimenen elinympäristön valintaperusteet eri elinvaiheissa ympäri vuoden, voisimme hahmottaa taimenen ekologisen lokeron, paikan ympäristössä. Taimenen ekolokeroa voidaan hahmottaa elämänvaiheiden/kalan koon mukaan laajenevana hierarkkisena rakenteena alkaen vastakuoriutuneen kalan pienialaisesta kutupesäoraikosta laajentuen aikuisen kalan joen ja järven/meren käsittäväksi elin- alueeksi (esimerkiksi Cowx ja Welcomme 1998). Pelkän poikasvaiheen osalta taime- nen ekolokero sisältää jokijaksotason elinympäristörakenteita (kosket, suvannon, ni- vat), jotka pitävät sisällään kaikki ne vuodenaikojen mukaan vaihtelevat pienelinym- päristörakenteet (tietynlainen syvyys, virrannopeus, pohjanlaatu), jotka sisältyvät tai- menen poikasen tarpeisiin kuoriutumisen syönnösvaellusikänsä saakka. Elinympäris- tön laadun arvioiminen taimenen jokipoikasen osalta edellyttää siis tietoja eri ikäisten taimenten elinympäristövaatimuksista eri vuoden aikoina.

Käytännössä maastossa tehtävät havainnot kalan elinympäristön käytöstä heijastavat tutkimusalueen elinympäristön rakenteellista tilaa ja siellä elävän eliöyhteisön vuoro- vaikutusverkostoa kuvaten kalan toteutunutta ekolokeroa kyseessä olevassa paikassa. Niinpä verrattaessa eri joista kerättyjä aineistoja esimerkiksi taimenen elinympäristön käytöstä, on luonnollista, että esimerkiksi Kuusamon Kuusinkijoen taimenet käyttävät ympäristöä hieman eri tavalla kuin vaikkapa Taivalkosken Loukusanojen vesistön pikkupurojen taimenet. Poikkeavathan todennäköisesti edellä mainittujen elinympäris- tön rakenne ja myös kalayhteisöt toisistaan. Taimenella lajina on siis laajempi eko- lokero kuin paikallisilla taimenpopulaatioilla, joissa taas eri yksilöiden ekolokerot poikkeavat toisistaan. Tietynä vuodenaikana taimenen ekolokero on kuitenkin missä tahansa taimenen levinneisyysalueella yleensä erilainen kuin esimerkiksi harjuksen vastaava ekolokero.

2.2. Kalojen paikannusmenetelmät ja elinympäristön mittaus

Lajin elinympäristövaatimusten tutkimuksessa pyritään keräämään mahdollisimman häiriötöntä tietoa kalalajin fyysisen elinympäristön ominaisuuksista. Siksi on tärkeää valita huolellisesti paikannusmenetelmä, joka soveltuu kyseiselle lajille ja/tai ikäluokalle, jotta aineiston kerääjä tai menetelmä itsessään ei vinouta tuloksia. Kun mitta-kaava on pieni (mikrohabitaatti), kalan olinpaikka tai reviirin keskipiste pyritään määrittämään mahdollisimman tarkasti. Mittakaavan laajennus mikrohabitaatista mesohabitaattiin muuttaa usein myös tarkastelua kalalajin yksilöstä populaatio/ kalayhteisöksi, jolloin ei olla kiinnostuneita kalayhteisön sijainnista vaan kalayhteisön rakenteesta tietyssä elinympäristöaikussa ja esiintymisestä erilaisissa laikuissa.

Virtavesissä on käytetty useita eri menetelmiä kalojen paikantamiseen (esimerkiksi Bovee 1986). Paikannusmenetelmät voidaan jakaa kahteen luokkaan: (i) suoriin ja (ii) epäsuoriin menetelmiin (taulukko 1). Suorissa menetelmissä, kuten sukellella, rantapenkältä tarkkailtaessa tai videokameraa käytettäessä, havainnoitsija itse voi nähdä kalan olinpaikan. Suorien menetelmien etu on, että kalan olinpaikka voidaan määrittää tarkasti häiritsemättä kalaa. Epäsuorissa paikannusmenetelmissä kalan olinpaikka määritetään jonkin teknisen laitteen avulla kuten esimerkiksi sähkökalastuksessa tai telemetriassa. Näillä menetelmillä paikannus ei yleensä kuitenkaan ole yhtä tarkkaa kuin suorilla menetelmillä käytettäessä.

Paikannusmenetelmää valittaessa on syytä huomioida sekä tutkimuskohteen fyysiset olosuhteet että kohdelajin ekologia. Kalapaikannuksessa oletuksena on, että käytettävä menetelmä tuottaa sekä riittävän määrän kalahavaintoja että toimii yhtäläisesti kaikissa tutkimuskohteen elinympäristöissä. Jos valittu menetelmä toimii tehokkaammin jossakin tutkimuskohteen elinympäristössä (esimerkiksi kalat havaitaan paremmin matalasta kuin syvästä vedestä), voi tulos lajin habitaatinkäytöstä olla vääristynyt, vaikka yksittäiset havainnot olisivatkin oikein kerättyjä. Bovee (1986) linjaa periaatteet laadukkaalle kala-aineiston keräämiselle huomioiden paikannusmenetelmän, tutkimusalueen valinnan ja otantamenetelmän (esimerkiksi systemaattinen, satunnainen tai linjoittain satunnaistettu otanta) sekä näytteenoton ajallisen ja paikallisen vaihtelun (esimerkiksi eri vuodenaajat, eri ikäluokat) vaikutukset.

Sukeltaminen ja sähkökalastus ovat yleisimmin käytetyt paikannusmenetelmät. Viime vuosina eniten menetelmistä on kehittynyt telemetria. Kalaan sijoitettavien lähettimien koko on pienentynyt samalla kun niihin on kehitetty yhä pitkäkestoisempia paristoja. Myös kalapaikannuksen tarkkuus, sekä automaattisen että manuaalisen, on parantunut. Eri menetelmistä on kehitetty lukuisia sovelluksia (esimerkiksi sähkökalastuksessa sähkökalastusvene) menetelmien käyttökelpoisuuden parantamiseksi tai laajentamiseksi erilaisiin olosuhteisiin (taulukko 1). Useimmat paikallismittakaavan menetelmistä ovat soveltaen käyttökelpoisia myös mesohabitaattitasolla. Joistakin menetelmistä on kehitetty erityisesti mesohabitaattitason tarkasteluihin sopivia versioita (taulukko 1). Näistä esimerkkinä on sähkökalastuksessa joenpohjaan paikalleen asetettava sähkökalastuskehä (anodi), joka voidaan myöhemmin laukaista kauempaa ja tainnuttaa kehän vaikutusalueella olevat kalat (Bain ym. 1985). Menetelmistä esimerkiksi kaiku- luotaus tai pyydysten (nuotta, rysä jne.) käyttö soveltuvat tarkkuudeltaan ainoastaan mesohabitaattitasolle.

Hyvin vähän on vertailtu sitä, miten eri paikannusmenetelmin kerätyt havainnot samasta lajista/ikäluokasta eroavat toisistaan samassa habitaatissa. Heggenes ym. (1990) vertailivat kahta yleisimmin käytettyä paikannusmenetelmää, sukellesta ja sähkökalastusta, paikantaessaan taimenen ja lohen poikasia. Tulosten mukaan sukeltamalla saatiin sähkökalastusta tarkempi tulos hidasvirtaisilla alueilla, jossa pohjamateriaali oli hienojakoista ja vedessä näin ollen vähän turbulenssia. Sukeltaminen oli käyttökelpoinen menetelmä vielä keskimääräisillä virrannopeuksilla ja pohjan raekoilla, mutta sähkökalastus oli parempi menetelmä nopeavirtaisissa isokivisissä uomissa ja sameissa vesissä.

Elinympäristön valintaa tarkasteltaessa on häiriöttömien kalapaikannuksien lisäksi tärkeää mitata minkälaista elinympäristöä kalalle on tarjolla (saatavillaolevuus). Saatavillaolevuuden mittaukset tehdään samalla mittakaavalla (mikro/mesohabitaatti, jokijakso) ja samoilla muuttujilla (esimerkiksi virrannopeus, vesisyvyys, pohjan raekoko) kuin kalapaikannukset. On myös huomioitava, että ympäristöolosuhteet säilyvät mahdollisimman samoina, eikä esimerkiksi virtaama vaihtele mittausten aikana. Kalapaikannusten tavoin saatavillaolevuudelle on syytä suunnitella käytettävä otantamenetelmä. Saatavillaolevuuden mittauspisteitä tulee olla riittävästi ja kattavasti kaikista alueen elinympäristöistä. Otantamenetelmistä ja niiden käytöstä (esimerkiksi satunnaispisteet, systemaattinen otanta) antaa hyvän kuvauksen Bovee (1986) ja Bain ja Stevenson (1999).

Taulukko 1. Virtavesissä kalapaikannukseen käytetyt menetelmät.

Menetelmä	Mittakaava	Tyypillinen joki missä käytetty	Ajallinen käyttökesto/kuusi	Kalajit, joille pääasiassa käytetty	Menetelmän yleiskuvaus	Pääasialliset edut	Suurimmat rajoitteet	Kirjallisuusviitteet
Suora								
Sukeltaminen pintasukellus laitesukellus	Mikro/meso	Pienet ja keskikokoiset kirjasvetiset joet	Päivä ja yö; Kaikki vuodenaajat	Useimmat virtavesikalat ja ikäluokat	Havainnoitsija liikkuu emalta määrättyä reittiä pitkin ja merkitsee havaitsemansa kalat painon ja kohon avulla	Soveltuu parhaiten reivrikaloille, tarkkaa tietoa kalan mikrohabitaatista.	Ei toimi liian syvässä tai sameissa vesissä, kovissa virtroissa, runsaassa kasvillisuudessa tai jäisissä talviolosuhteissa. Mahdollinen havaitsejasta aiheutuva virhe.	Gardiner 1984 Heggenes ja Saltveit 1990 Heggenes ym. 1990 Greenberg ym. 1994 Bremsset 1999 Mallet ym. 2000
Vedenpinnan yläpuolelta tarkkailu	Mikro	Pienet ja keskikokoiset kirjasvetiset joet	Päivä ja yö; avovesikausi	Lohikalat, särkikalat; ei sovellu piiloutuville lajeille	Tarkkailija havainnoi kaloja jokipenkalla, tähytyspaikalta tai seisoo/kahlaa joessa	Yksinkertainen	Ei toimi liian syvässä tai sameissa vesissä, kovissa virtroissa tai runsaassa kasvillisuudessa, lajin määrittäminen vaikeaa.	Heggenes ym. 1990 Sempeksi ja Gaudin 1995 Garner ym. 1998
Vesikiikari	Mikro	Pienet ja keskikokoiset kirjasvetiset joet	Päivä ja yö; kaikki vuodenaajat (jään alla erityissovellukset)	Lohikalat, särkikalat	Havainnoitsija kahlaa vedessä, talvella jäähän tehdään reikiä joista kaloja tarkkailaan kuten periskoopilla	Yksinkertainen	Ei toimi liian syvässä tai sameissa vesissä, kovissa virtroissa tai runsaassa kasvillisuudessa, lajin määrittäminen vaikeaa.	Vehanen ym. 2000
Videokamera	Mikro/meso	Suuriin jokiin saakka	Päivä ja yö; kaikki vuodenaajat	Useimmat virtavesikalat ja ikäluokat	Asennetaan joko kiinteästi tai havainnoitsija liikuttaa kameraa käsin tai kiinnitettynä veneeseen, köyteen yms. Havainnot voidaan tallentaa.	Soveltuu parhaiten tarkkoihin havaintoihin (esim. käyttäytymisestä), soveltuu jatkuvaan tarkkailuun.	Kamera kattaa vain pienen alueen, kun asennettu kiinteästi kala voi liikkua pois alueelta, ei toimi kun näkyvyys on huono.	
Epäsuora								
Sähkökalastus: Kannettavat laitteet Rannalle sijoitettavat laitteet Sähkökalastusvene Paikalleen (pohjaan) asennettavat yksiköt	Mikro/meso	Suuriin jokiin saakka (useita sovelluksia erikokoisiin jokiin)	Päivä ja yö; avovesikausi	Useimmat virtavesikalat ja ikäluokat	Ryhmä kahlaa vedessä ja kalastaja liikuttaa sähköhaavia (anodi). Kiinnittävät ottajat kertaavat haavilla taintuneet kalat, jotka paikannetaan. Voidaan käyttää myös kiinteästi asennettavia yksiköitä.	Soveltuu useisiin erilaisiin olosuhteisiin, useita erilaisia tekniikoita ja sovelluksia.	Sähkövirta (taksis) aiheuttaa virhetta paikannukseen, lajikohtaisia eroja pyydystettävyydessä, kalojen pakoreaktiot, soveltuu huonosti vesiin, joissa alhainen sähköjohtokyky tai syvään sameisiin vesiin.	Bain ym. 1985 Heggenes ym. 1990 Copp ja Garner 1995 Capra 1995 Baras ym. 1995 Baran ym. 1997 Mäki-Petäys ym. 1999 Thevenet ja Statzner 1999

Taulukko 1. Jatkoa Menetelmiä	Mittakaava	Tyypillinen joki, missä käytetty	Ajallinen käyttökelpoisuus	Kalalajit, joille pääasiassa käytetty	Menetelmän yleiskuvaus	Pääasialliset edut	Suurimmat rajoitteet	Kirjallisuusviitteet
Radiotelemetria Akustinen telemetria	Mikro/meso	Suurin jokiin saakka	Päivä ja yö; kaikki vuodenaajat	Useimmat virtavesikalat	Radiolähetimet kiinnitetään kaloihin jotka vapautetaan. Myöhemmin kalat paikannetaan antennin ja vastaanottimen avulla.	Usein käyttökelpoinen silloinkin, kun muita menetelmiä ei voi käyttää (toimii sameassa vedessä, kovissa virroissa, jääpeitteen alta jne.). Yksilöllinen, toistuva seuranta.	Mahdollinen lähettimen aiheuttama vaikutus kalan käyttäytymiseen, paikannuksen epätarkkuus, radiolähettimen koon vuoksi ei vielä soveltu pienille kaloille.	Matthews 1996 Clough ym. 1998 Baras ja Philippart 1996 Ovidio ym. 2000 Nykänen ym. 2001
PIT-merkit	Mikro/meso	Pienet ja keskikokoiset joet	Päivä ja yö; kaikki vuodenaajat	Useimmat virtavesikalat	PIT-merkit kiinnitetään kaloihin jotka vapautetaan. Myöhemmin kalat paikannetaan antennin ja vastaanottimen avulla.	PIT-merkit ovat pienempiä kuin radiolähetimet, joten toimivat myös pienemmillä kaloilla. Ei rajoituksia patterin eliniästä. Usein käyttökelpoinen silloinkin, kun muita menetelmiä ei voi käyttää (toimii sameassa vedessä, kovissa virroissa, jääpeitteen alta jne.). Yksilöllinen, toistuva seuranta	Mahdollinen lähettimen aiheuttama vaikutus kalan käyttäytymiseen, lyhyt detektiöeläisyys.	Greenberg ja Giller 2000 Roussel ym. 2000
Kaikuotaus	Mikro/meso	Pienistä syvistä joista suurin jokiin	Päivä ja yö; kaikki vuodenaajat	Kaikki paitsi pohjakalat	Vertikaali- tai horisontaalisuunnassa olevat kaikukeilat kalojen paikantamiseksi joko kiinteinä asemina tai veneestä yms.	Toimii parhaiten isoissa joissa, pääasiassa suhteellisen karkean tarkkuustason paikannuksiin.	Lajien erottamiseksi käytettävä yleensä rinnan joihin toista menetelmää (esim. koekalastus), ei toimi matalassa vedessä.	Rakowitz ja Zweimuller 2000
Nuotta, rysä, verkot ym. pyydykset, räjähteet tms.	Meso	Suurin jokiin saakka	Päivä ja yö; kaikki vuodenaajat	Useimmat virtavesikalat, ongelmia pohjakalojen kanssa	Kalat pyydystetään asetamalla passiiviset pyydykset eri habitaatteihin tai esim. nuottaamalla.	Soveltuu kalatieteyksien arviointiin (tai yksikkösaaliin) yms. Karkean tason paikannuksiin, tuo lisätietoa muille menetelmille kuten kaikuotaukseen.	Ei soveltu mikrohabitaattitöihin, pyydystettävyyden vaihtelee kalalajin, paikannuksen ja vuodenaikan mukaan, passiiviset pyydykset riippuvaisia kalojen liikkeistä.	Casselman ym. 1990 Vadas 1992 Bremset ja Berg 1997 Bischoff ja Freyhof 1999

3. Koskikalojen mikrohabitaatinvalinta kesällä – perustietoa mallisovelluksiin

3.1. Tutkimusalueet ja menetelmät

Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitoksen, Jyväskylän yliopiston, Oulun yliopiston ja Pohjois-Pohjanmaan ja Lapin ympäristökeskusten yhteistyönä on 1990-luvulta alkaen tutkittu keskeisten koskikalojen poikasten habitaatinvalinnan ajallista ja paikallista vaihtelua sekä luonnossa että kokeellisina tutkimuksina laboratorio-olosuhteisiin verrattavissa keinotekoisissa ympäristöissä. Pääasiallisina tutkimuskohteina ovat olleet taimen, lohi, simppe ja harjus, mutta kalapaikannusten yhteydessä on saatu tietoa myös muun muassa mudun habitaatinvalinnasta. Tutkimukset on tehty Kuusinkijoes- sa, Kutinjoessa, Loukusanjoessa, Tenojoessa, Simojoessa, Pyhäjoessa, Rutajoessa, Varisjoessa, Ala-Koitajoessa sekä Venäjän puolella Paanajärven kansallispuistossa sijaitse- vissa Mänty-, Selkä- ja Astervajoessa. Tutkimusjokien pääpiirteet ja tutkitut kalalajit on kirjattu taulukkoon 2. Jokien yksityiskohtaiset kuvaukset löytyvät muun muassa seuraavista kirjallisuuslähteistä: Mänty-, Selkä- ja Astervajoki (Koutaniemi ja Kuusela 1993), Varisjoki (Törmälä 1983), Kuusinkijoki (Huusko 1990), Rutajoki (Haapala ja Muotka 1998), Kutinjoki (Huusko ja Yrjänä 1997) sekä Ala-Koita-, Pyhä-, Simo- ja Tenojoki (Mäki-Petäys ym. 2002).

Kaikki tutkimusaineistot on kerätty kesä- ja syyskuun välisenä aikana (veden lämpötila $>10^{\circ}\text{C}$) vuosina 1992-2001. Yhteensä tutkimuksissa paikannettiin 1015 lohta, 885 taimenta, 448 simppea, 1483 harjusta ja 2982 mutua. Tutkimusalueet edustivat kaikissa joissa pääasiassa koski- tai nivahabitaatteja. Tästä syystä esitetyt tulokset habitaattivaatimuksista eivät ole yleistettävissä kaikkien lajien osalta jokien hidasvirtaisiin ja syviin suvantoalueisiin, joissa kalojen mikrohabitaattivaatimukset tunnetaan huonosti (katso kuitenkin Bremset ja Berg 1997).

Pääosa taimenista ja lohista, osa muduista ja kaikki simpput paikannettiin soveltamalla pistemäistä sähkökalastusmenetelmää. Kuusinkijoen harjuksen pienpoikaset paikannettiin havainnoimalla rannalta ja vedessä kahlamalla sekä vanhemmat poikaset sukeltamalla. Samalla paikannettiin myös mudut. Tenojoella lohien poikaset paikannettiin sukeltamalla. Kalapaikannuksen jälkeen jokaisesta kalapaikasta mitattiin veden syvyys ja keskivirrannopeus sekä joen pohjan vallitsevin kivikoko. Keskivirrannopeus mitattiin vedenpinnasta lukien syvyydeltä 0,6 x veden syvyys. Kivikoon luokittelussa sovellettiin Wentworthin asteikkoa (Malavoi ja Souchon 1989): 0=orgaaninen materiaali; 1= 0,07-2 mm; 2=2,1-8 mm.; 3=8,1-16 mm; 4=16,1-32 mm; 5=32,1-64 mm; 6=64,1-128 mm; 7=128,1-256 mm; 8=256,1-512 mm; 9=512,1-1024 mm; 10=kallio. Kalapistemittausten lisäksi samat muuttujat mitattiin systemaattisesti tai ositetuun satunnaisotantaan perustuen tutkimusalueiden habitaatin saatavillaolevuuden kuvaamiseksi. Näiden mittauspisteiden lukumäärä vaihteli eri tutkimuksissa, mutta yleensä se oli vähintään kaksinkertainen verrattuna kalapistemittausten lukumäärään.

Kalojen habitaatin käyttöä ja habitaatin saatavillaolevuutta kuvattiin syvyyden, keskivirrannopeuden ja pohjan kivikoon suhteellisilla pylväsdiagrammeilla, jota varten näiden muuttujien mittausaineisto luokiteltiin. Luokiteltujen aineistojen perusteella laskettiin kullekin kalalajille ja kokoluokalle ensin jokikohtaiset habitaatin soveltu- vuuksindeksit (preferenssi-indeksit), jolloin eri muuttujaluokissa kalojen käyttämät suhteelliset osuudet jaettiin vastaavilla saatavillaolevuuksien suhteellisilla osuuksilla (preferenssi=käyttö/saatavillaolevuus). Tämän jälkeen, jos vertailukelpoisia tietoja oli käytettävissä useista joista, laskettiin habitaatin soveltuvuudelle niin kutsuttu yleisindeksi

Taulukko 2. Tutkimusjokien perusominaisuudet, kultakin joelta paikannetut kalalajit sekä tutkimusalueella esiintyneet yleisimmät muut kalalajit.

Joki	Valuma-alue km ²	Kaltevuus %	Keski- virtaama m ³ s ⁻¹	Lohi	Taimen	Harjus	Simppu	Mutu	Muut lajit (ei paikannettu)
Ala-Koitajoki	6795	2,2	2	x*	x		x**		made
Astervajoki	96	1,0			x		x**	x	harjus, muttu, made
Kutinjoki	120	1,4	0,3		x			x	harjus, made
Kuusinkijoki	1006	0,3	9,3		x	x	x**	x	hauki, made, ahven
Loukusanjoki	124				x		x**		harjus, puronierää, muttu
Mäntyjoki	49	1,3	0,6				x**		taimen, harjus, muttu
Pyhäjoki	3711	0,1	29			x			taimen, siika, harjus, simppu
Rutajoki	180	2,3	1,2	x	x		x		made, kivenuolainen
Simojoki	3160	1,0	38	x		x	x	x	kivenuolainen, made
Selkäjoki	87	1,1	1,0				x**		taimen, harjus
Tenojoki	16386	0,6	160	x					taimen, simppu, harjus, muttu
Varisjoki	407	0,4	3,9		x				simppu, made

* järvilohi, ** kirjoeväsimppu

ottamalla keskiarvo muuttuja-akselin eri luokkien saamista jokikohtaisista indekseistä. Näin saadut yleisindeksit standardisoitiin välille 0 (huono) – 1 (optimaalinen) (Baltz 1990, Mäki-Petäys ym. 2002). Tulosten havainnollistamiseksi yleisindeksit esitettiin preferenssikäyrinä, joiden sovituksessa käytettiin SYSTAT:in DWLS-optiota (Wilkinsson ym. 1992). Käyttö- ja preferenssitiedon laatimiseen on olemassa myös runsaasti muita erilaisia menetelmiä, joista kattavan kuvan saa muun muassa European Aquatic Modelling Network- internetsivuilta (www.eamn.org).

3.2. Lohen poikasten mikrohabitaatin käyttö ja preferenssi

Lohet jaettiin pituuden perusteella kahteen kokoluokkaan: < 9 cm ja > 9 cm. Jokikohtaisiin analyyseihin otettiin mukaan vain ne tapaukset, joissa kalapaikannuksia ja niihin liittyviä habitaattimittauksia oli kalalajeittain ja kokoluokittain vähintään 10 pisteestä (taulukko 3). Tulosten esittämisen yksinkertaistamiseksi tutkimusaineistot on yhdistetty taksonomisesti läheisiltä lohelta ja järvilohelta

Lohen poikasia esiintyi enimmäkseen 20-50 cm syvyydessä. Alle 10 cm poikasille valitsivat 20-60 cm syvyisiä (optimi 30-40 cm) ja yli 10 cm poikasille 25-70 cm syvyisiä (optimi 30-50 cm) olinpaikkoja. Kumpikin kokoluokka käytti hieman syvempiä habitaatteja kuin mitä virrassa oli tarjolla, mistä johtuvat preferenssikäyrien ja pylväsdia grammien huippujen väliset erot (kuva 1).

Lohen poikasten käyttämien virrannopeuksien vaihteluväli oli erityisen laaja. Alle 10 cm poikasille soveltuvat virrannopeudet vaihtelivat välillä 10-75 cm s⁻¹ optimin ollessa 30-50 cm s⁻¹. Vastaavat vaihteluvälit isommille poikasille olivat 5-80 cm/s ja 20-55 cm s⁻¹.

Lohen poikashabitaateissa vallitsivat 13-26 cm kivet. Alle 10 cm poikaset suosivat 3-25 cm kokoisia kiviä optimin ollessa 6-12 cm. Yli 10 cm poikasille soveltuivat kaikki yli 6 cm läpimittaiset kivet optimin ollessa välillä 26-52 cm (kuva 1).

3.3. Taimenen poikasten mikrohabitaatin käyttö ja preferenssi

Taimenet jaettiin kolmeen kokoluokkaan: < 10 cm, 10-15 cm, > 15 cm, jotka vastaavat karkeasti kesänvanhoja, 1-vuotiaita ja 2-vuotiaita ja vanhempiä kaloja. Jokikohtaisiin analyyseihin otettiin mukaan vain ne tapaukset, joissa kalapaikannuksia ja niihin liittyviä habitaattimittauksia oli kalalajeittain ja kokoluokittain vähintään 10 pisteestä (taulukko 3).

Taimenen eri kokoluokissa habitaattivaatimusten erilaisuus näkyi selvimmin kalan suosimien syvyyksien vertailussa: alle 10 cm poikasille soveltuivat 10-40 cm syvyydet (optimi 20-30 cm), 10-15 cm poikasille 20-65 cm syvyydet (optimi 40-50 cm) ja yli 15 cm poikasille 30-90 cm syvyydet (optimi 60-70 cm). Kun tarkastellaan pelkästään kalojen käyttämien syvyyksien suhteellisia osuuksia, tulee alle 10 cm poikasten syvysjakauman huipukkuus selvästi esille matalien syvyyksien (10-30 cm) kohdalla, vähitellen tasoittuen ja siirtyen syvemmälle kalan koon kasvaessa. Yleisesti ottaen alle 10 cm poikaset käyttivät hieman pienempiä syvyyksiä kuin mitä virrassa oli satunnaisesti tarjolla, kun taas näitä suuremmilla poikasilla suhde syvyyksien saatavillaolevuuteen oli päinvastainen (kuva 1).

Taimenen poikasilla virrannopeudet olinpaikoissa vaihtelivat suhteellisen paljon. Erot eri kokoluokkiin kuuluvien taimenien välillä olivat vähäisempiä kuin syvyydessä havaittuihin eroihin. Eri kokoluokissa poikasille soveltuvat virrannopeudet olivat melko päällekkäisiä, vaikkakin lähinnä kesänvanhojen, alle 10 cm poikasten käyttämät hidasvirtaiset habitaatit erottuivat niitä kookkaampien poikasten suosimista hieman vuolaammista habitaateista. Alle 10 cm poikasille soveltuivat 0-60 cm s⁻¹ virrannopeudet optimin ollessa 10-30 cm s⁻¹. Soveltuvat virrannopeudet 10-15 cm poikasille vaihteli-

vat välillä 10-60 cm s⁻¹ (optimi 30-50 cm s⁻¹) ja yli 15 cm poikasille välillä 10-70 (optimi 40-55 cm s⁻¹) (kuva 1).

Yleisesti ottaen taimenen poikashabitaateissa vallitsivat läpimitaltaan noin 13-25 cm kivet. Pienimmille poikasille soveltuvien kivien koot vaihtelivat välillä 3-50 cm optimikivikoon ollessa 6-25 cm. Näitä suuremmilla (10-15 cm) poikasilla vastaavat arvot olivat 6-52 cm ja 13-25 cm. Suurimmat (>15 cm) taimenet suosivat yleensä karkeampia pohjia. Kivikoon soveltuvuusalue isoimmille taimenen poikasille oli sama kuin 10-15 cm poikasille (6-52 cm), mutta optimimaalinen kivikoko vaihteli välillä 13-52 cm (kuva 1).

3.4. Simpun mikrohabitaatin käyttö ja preferenssi

Simppuja ei jaettu eri kokoluokkiin. Tulosten esittämisen yksinkertaistamiseksi ja havainnollistamiseksi tutkimusaineistot on yhdistetty taksonomisesti läheisiltä kirjoevä- ja kivisimpulta.

Pääosa (> 60 %) simpuista paikannettiin 10-30 cm syvyydestä. Alle 10 cm syvyyksiä simput käyttivät vähemmän kuin niitä oli tarjolla, mutta yli 30 cm syvyyksiä ne käyttivät saatavillaolevuuteen verrattuna samassa suhteessa. Simpuille soveltuviksi syvyyksiksi saadaan tällöin 10-50 cm ja optimisyvyyksiksi 10-30 cm.

Simpun olinpaikoista mitatut virrannopeudet noudattelivat melko tarkasti virrannopeuksien saatavillaolevuutta. Tästä syystä sekä virrannopeuksien soveltuvuusalue 0-80 cm s⁻¹ että optimialue 20-60 cm s⁻¹ ovat laajoja.

Simput paikannettiin pääasiassa pohjilta, joiden kivikoko oli 13-26 cm. Kivikoon soveltuvuusalue vaihteli välillä 6-52 cm optimin ollessa hieman pienempää, läpimitaltaan 6-26 cm kiveä.

3.6. Lohen ja taimenen poikasten sekä simppujen habitaattivaatimusten vertailu

Tässä raportissa lohen ja taimenen poikasille esitetyt Suomen joista peräisin olevat habitaatin kesäaikaiset yleiskriteerit ovat yhdensuuntaisia muualla tehtyjen tutkimusten kanssa (Heggenes 1989, 1990, Haapala ym. 1998, Vismara ym. 2001). Tämä on sovellettavuuden kannalta tärkeää, sillä se luo perusteita habitaattikriteerien yleistettävyydelle ja siirrettävyydelle toisiin jokiin kuin missä ne on alunperin kehitetty. Esitetty tieto lohen ja taimenen poikasen kesäaikaisista habitaattivaatimuksista perustui laajaan ja suhteellisen yhdenmukaisesti kerättyyn kenttäaineistoon, jossa habitaatin vallinnan alueellinen vaihtelu on otettu riittävän kattavasti huomioon. Vaikka esitettyjen habitaattikriteerien varsinainen testaus on vielä työn alla, lohen ja taimenen poikasen osalta niitä voidaan melko luotettavasti soveltaa erilaisissa suomalaisten virtavesien hoito- ja kunnostustoimissa. Tällöin on kuitenkin muistettava, että jokimittakaavalla tuloksien sovellettavuus rajoittuu koski- ja niva-alueisiin. Kalojen paikannusmenetelmästä (pääosin sähkökalastus) johtuen aineisto rajoittuu yleensä alle yhden metrin syvyyseen jokialueisiin. Esimerkiksi lohen ja taimenen poikastuotantoalueiden on yleisesti oletettu rajoittuvan voimakasvirtaisiin koskiin ja nivoihin (esimerkiksi Jutila ja Pruuki 1988). Niitä syvemmistä ja heikompivirtaisista jokialueista on olemassa vain vähän virtavesikalujen habitaattivaatimukseen liittyvää tietoa saatavilla (katso kuitenkin Bremset ja Berg 1997).

Simpun, kuten muidenkin taloudellisesti vähempiarvoisten kalojen, elinympäristövaatimuksista on olemassa vain vähän julkaistua tietoa. Tässä tutkimuksessa simput näyttivät esiintyvän melko satunnaisesti suhteessa syvyyteen, keskimääräiseen virrannopeuteen ja kivikokoon. Tämä voi johtua ainakin osittain siitä, että tutkimuksessa ei

huomiotu kalan koon mahdollista vaikutusta simppejen habitaattivaatimuksiin. Welton ym. (1983) havaitsivat kivisimpun ja kivennuolaisen välisessä kilpailukokeessa, että simppeu valitsee habitaatin, jossa on mahdollisimman paljon joko kiven tai kasvillisuuden tarjoamaa suojaa tarjolla. Blessin (1982) mukaan tarvittavien suojakivien koko suurenee kivisimpun kasvaessa: alle 3 cm kalat valitsevat läpimitaltaan 2-3 cm soraa, noin 6 cm kalat 6 – 8 cm pikkukiveä ja noin 10 cm kalat 15 cm kiveä. Gaudin ja Gaillere (1990) raportoivat kivisimpun esiintyvän enimmäkseen virtapaikoissa, missä on alhainen pohjavirta (< 10 cm/s, mitattu 5 cm korkeudelta pohjasta), vähäinen vesikasvillisuuden peittävyys (< 40 %) ja kohtalainen yläpuolisen pensaikon tai puuston antama suoja (> 20 %).

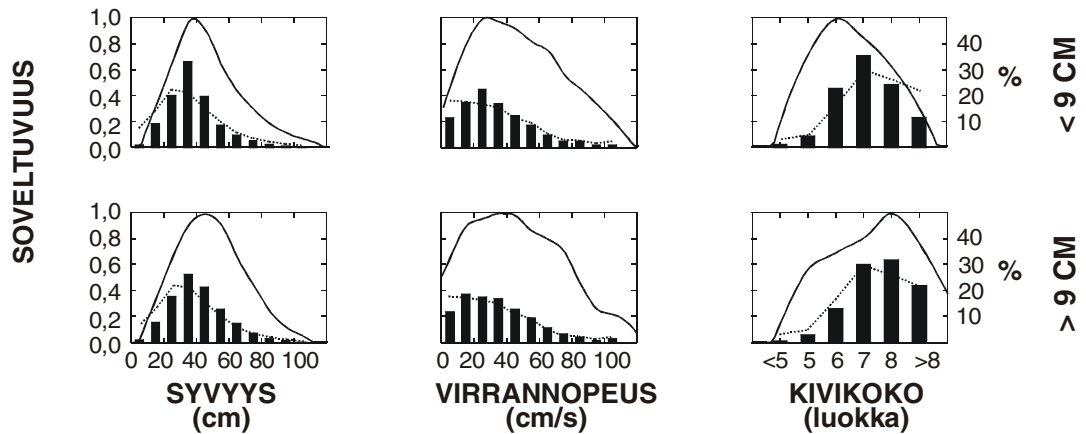
Ainakin pienellä mittakaavalla ravinto ja muut biologiset tekijät (esimerkiksi kilpailu ja predaatio) voivat vaikuttaa simpun habitaatin valintaan selvemmin ja ensisijaisemmin kuin ne fysikaaliset muuttujat, millä kalahabitaatteja kuvattiin tässä tutkimuksessa. Koska esimerkiksi virrannopeudet pienenevät pinnalta pohjaan päin mentäessä, ja koska joen koski- ja virtapaikoissa on yleensä runsaasti kivien tarjoamaa suojaa, on epätodennäköistä, että keskivirrannopeus (mitattu syvyydeltä 0,6 x syvyys) on simpun käyttämien mikrohabitaattien kannalta ensisijainen tekijä. Päätelmää tukevat Muotkan ym. (1999) havainnot, joissa kirjoeväsimppejen alueellisen jakautumisen ja fysikaalisten ympäristömuuttujien välillä ei ollut yhteyttä. Sen sijaan he havaitsivat yli 4 cm simppeja runsaimmin niissä mikrohabitaateissa, joissa saatavillaolevan ravinnon (mäkärien ja vesiperhosten toukat) määrä oli suurin. Ravinnon merkitys voi korostua myös suuremmalla mittakaavalla: Utsjoen vesistöissä kivisimpun on todettu esiintyvän runsaimmin lyhyillä (<50 m) järvien välisillä jokipätkillä sekä järvien läheisissä luusuissa (Jørgensen ym. 1999), missä pohjaeläinravintoa on tarjolla runsaammin kuin pitkissä koskijakoissa (Erkinaro ja Erkinaro 1998).

Yleisesti ottaen tässä raportissa esitetyt lohen, taimenen ja simpun habitaattivaatimukset ovat melko samanlaisia. Jos joissakin olosuhteissa sopivien mikrohabitaattien määrä muodostuu populaatioiden kokoa rajoittavaksi tekijäksi, on mahdollista, että lajien välille syntyy kilpailua sopivista habitaateista. Monissa tutkimuksissa lohen ja taimenen on esitetty kilpailevan sopivista elinalueista. Niissä taimenta pidetään lohta voimakkaampana kilpailijana (esimerkiksi Karlström 1977), jolloin lohi joutuu laajentamaan käyttämäänsä habitaattikirjoa taimenen läsnäollessa (Heggenes 1990). Myös simpun on usein epäilty vaikuttavan lohikalojen poikasten elinmahdollisuuksiin. Gaudin ja Gaillere (1990) totesivat taimenen välttävän habitaatteja, joissa oli runsaasti simppeja. Lisäksi Gabler ym. (2001) esittivät lohen alhaisen poikastuotannon syyksi lohen poikasten ja kivisimpun samankaltaista ravintokoostumusta. Näiden vertailevien tutkimuksien tulokset ovat mahdollisen lajien välisen habitaattikilpailun kannalta kuitenkin vain viitteellisiä ja tarvitsevat tuekseen koetta, jossa verrataan kalalajien habitaatin valintaa niiden ollessa yhdessä ja erikseen (Underwood 1986). Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitoksessa Kainuun toimipaikan virtavesikoeyksikössä on meneillään eri virtavesikalojen kilpailuun liittyviä kokeellisia tutkimuksia, joista osa on jo toteutettu. Alustavien tulosten perusteella kirjoeväsimppeu ei ole näyttäisi vaikuttavan merkittävästi ainakaan taimenen poikasten habitaatin valintaan varsinkaan silloin, jos sen vaikutusta verrataan taimenen ikäluokkien välisen kilpailun vaikutuksiin (Mäki-Petäys ym. 2001).

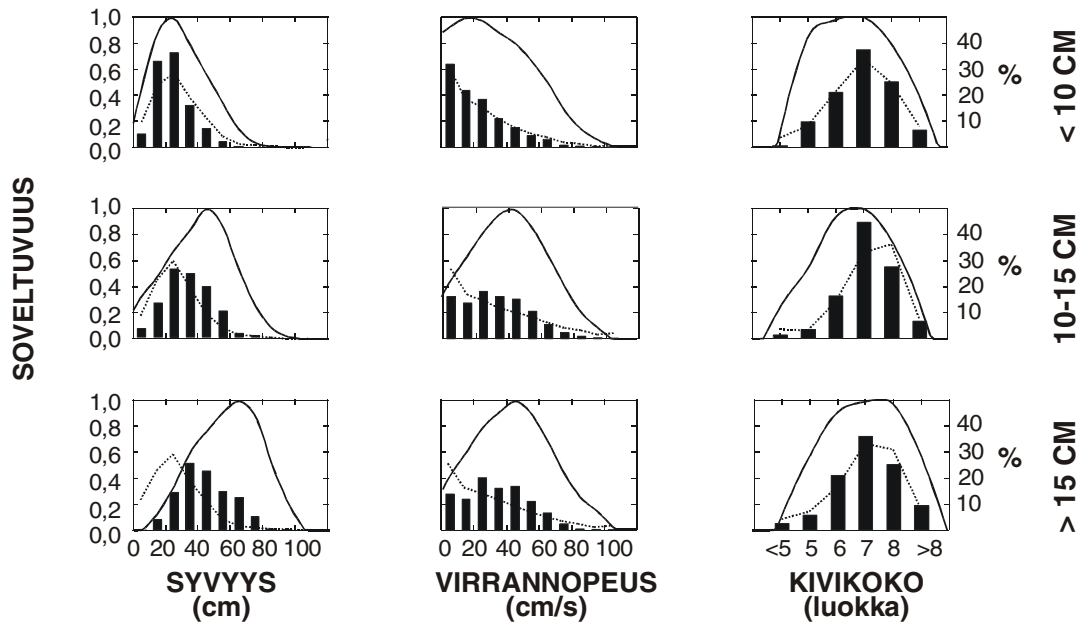
Taulukko 3. Habitaatin saatavillaolevuus ja eri kokoluokkiin kuuluvien lohien ja taimenen poikasten sekä simpun habitaatin käyttö (keskiarvo ja suluissa keskihajonta) eri tutkimusjoissa.

		Syvyys (cm)	Keskivirran- nopeus (cm/s)	Vallitseva kivikoko	N
Tenojoki	Saatavillaolevuus	47 (21,8)	33 (18,2)	6,7 (1,1)	711
	Lohi < 9 cm	52 (19,2)	32 (11,8)	6,6 (0,7)	79
	Lohi ≥ 9 cm	56 (17,4)	34 (15,7)	7,1 (1,1)	59
Pyhäjoki	Saatavillaolevuus	31 (13,3)	30 (16,2)	7,5 (1,2)	648
	Lohi < 9 cm	33 (7,6)	32 (16,1)	7,3 (1,2)	83
	Lohi ≥ 9 cm	34 (10,1)	28 (14,5)	7,7 (1,2)	124
Simojoki	Saatavillaolevuus	37 (20,4)	39 (31,0)	7,4 (2,1)	1313
	Lohi < 9 cm	37 (15,1)	40 (27,9)	6,7 (2,0)	229
	Lohi ≥ 10 cm	38 (15,2)	35 (28,5)	7,9 (1,6)	135
	Kivisimppu	37 (16,1)	43 (30,2)	6,4 (1,5)	73
Koitajoki	Saatavillaolevuus	27 (17,2)	28 (27,5)	7,9 (1,2)	1056
	Järvilohi < 9 cm	29 (10,5)	33 (26,8)	7,8 (0,9)	137
	Järvilohi ≥ 9 cm	33 (13,5)	40 (29,4)	8,0 (0,9)	169
	Taimen <10 cm	23 (12,7)	36 (27,2)	7,5 (0,9)	57
	Taimen 10-15 cm	31 (13,2)	29 (23,9)	8,0 (0,9)	23
	Taimen >15 cm	41 (16,7)	27 (22,6)	8,0 (1,5)	73
Kutinjoki	Saatavillaolevuus	23 (13,2)	22 (20,0)	6,1 (1,9)	346
	Taimen <10 cm	23 (7,7)	20 (17,4)	7,2 (1,9)	32
Varisjoki	Saatavillaolevuus	24 (13,3)	18 (14,9)	6,2 (1,0)	277
	Taimen <10 cm	22 (10,3)	12 (14,3)	5,8 (1,0)	42
	Taimen >15 cm	34 (9,9)	28 (10,8)	6,5 (1,3)	13
Rutajoki	Saatavillaolevuus	25 (13,9)	42 (29,7)	7,0 (1,5)	789
	Taimen 10-15 cm	36 (12,8)	43 (27,2)	6,5 (0,9)	91
	Taimen >15 cm	47 (18,0)	31 (23,7)	6,0 (1,6)	18
Kuusinkijoki	Saatavillaolevuus	29 (12,2)	36 (22,2)	7,0 (0,7)	1490
	Taimen <10 cm	27 (9,4)	30 (21,6)	6,9 (0,7)	261
	Taimen 10-15 cm	36 (13,5)	37 (20,9)	7,0 (1,0)	110
	Taimen >15 cm	54 (13,5)	48 (21,8)	6,5 (0,9)	42
	Kirjoeväsimppu	25 (8,2)	29 (17,3)	7,1 (0,6)	195
Loukusajoki	Saatavillaolevuus	34 (16,8)	24 (24,0)	6,2 (1,4)	351
	Taimen <10 cm	27 (13,6)	22 (17,1)	6,1 (1,2)	28
	Taimen 10-15 cm	40 (13,2)	27 (22,7)	6,2 (1,8)	32
	Kirjoeväsimppu	34 (14,3)	25 (21,6)	6,2 (1,2)	79
Astervajoki	Saatavillaolevuus	21 (10,8)	23 (19,7)	7,7 (0,8)	474
	Taimen <10 cm	18 (9,4)	18 (19,7)	7,7 (0,9)	52
	Taimen 10-15 cm	19 (9,4)	32 (15,5)	7,4 (0,9)	11
	Kirjoeväsimppu	19 (7,8)	23 (18,2)	7,7 (0,8)	50
Selkäjoki	Saatavillaolevuus	20 (10,3)	36 (30,5)	8,4 (0,8)	122
	Kirjoeväsimppu	22 (7,0)	29 (21,9)	8,0 (1,0)	21
Mäntyjoki	Saatavillaolevuus	13 (7,7)	27 (24,8)	6,8 (0,8)	112
	Kirjoeväsimppu	14 (6,5)	34 (24,5)	6,6 (0,7)	28

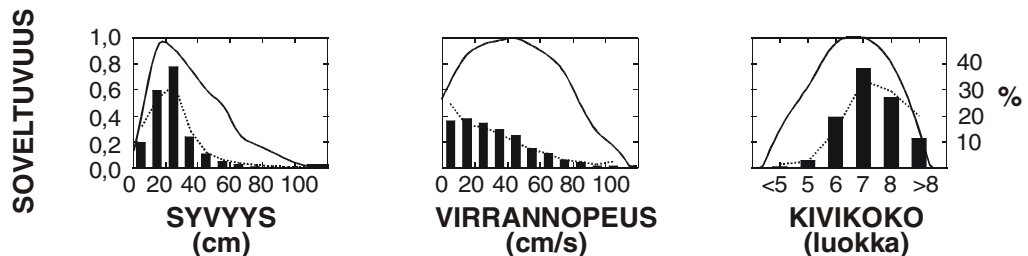
A) LOHI



B) TAIMEN



C) SIMPPU



Kuva 1. Lohen (A) ja taimenen (B) poikasen sekä simpun (C) habitaatin saatavillaolevuus (katkoviiva), käyttö (pylväät) ja preferenssi (yhtenäinen viiva) syvyydelle, virrannopeudelle ja kivikoolle tutkimusjokien keskiarvona lasketuna (katso menetelmät).

3.7. Harjuksen poikasten mikrohabitaatin käyttö ja preferenssi

Kuusinkijoella tutkittiin harjuksen 0+-ikäisten poikasten habitaatinvalintaa kolmessa kokoluokassa. Poikasten nopean kasvun vuoksi eri kokoluokkia ei ollut samanaikaisesti joessa, joten tutkimukset tehtiin eri aikoina ja hieman eri laajuisilla alueilla, mutta aina samalla noin kilometrin pituisella niva-koskijaksolla. Lisäksi harjuksen habitaatinvalintaa koskevaa aineistoa kerättiin Simojoelta sähkökalastamalla.

3.7.1. Vastakuoriutuneet (1,5-2,5 cm)

Viikon-kahden ikäiset harjuksen poikaset (ruskuaispussi kokonaan imeytynyt lähes kaikilla kaloilla) olivat 4 ± 8 (keskisarvo \pm keskihajonta) yksilön parvissa keskimäärin metrin etäisyydellä rantaviivasta (vaihteluväli 12-280 cm), ja ne käyttivät koko vesipatsasta ollen keskimäärin 37 % kokonaissyvyydestä veden pinnan alapuolella (4-78 %). Kalat olivat lähes aina suojattomassa avovedessä hitaassa virrassa, jossa ne pyydystivät ohi liikkuvia ravintopartikkeleita (pääasiassa surviaissääsken toukkia; Nykänen ja Korhonen 2001). Lähes kaikki poikaset (kalapisteet: n=126; habitaatin saatavillaolevuus: n=425) olivat 20-60 cm syvyydessä vedessä (optimisyvyys 20-30 cm) hyvin hitaassa virrassa (nopeus alle 10 cm s^{-1}) (kuva 2). Yhtään kalaa ei havaittu yli 40 cm s^{-1} virrannopeudessa. Pohjan laatu kalapaikoilla oli pääasiallisesti orgaanista ainesta tai hiekkaa (yleisiä joen reunaosissa), mutta myös suurempia kiviä.

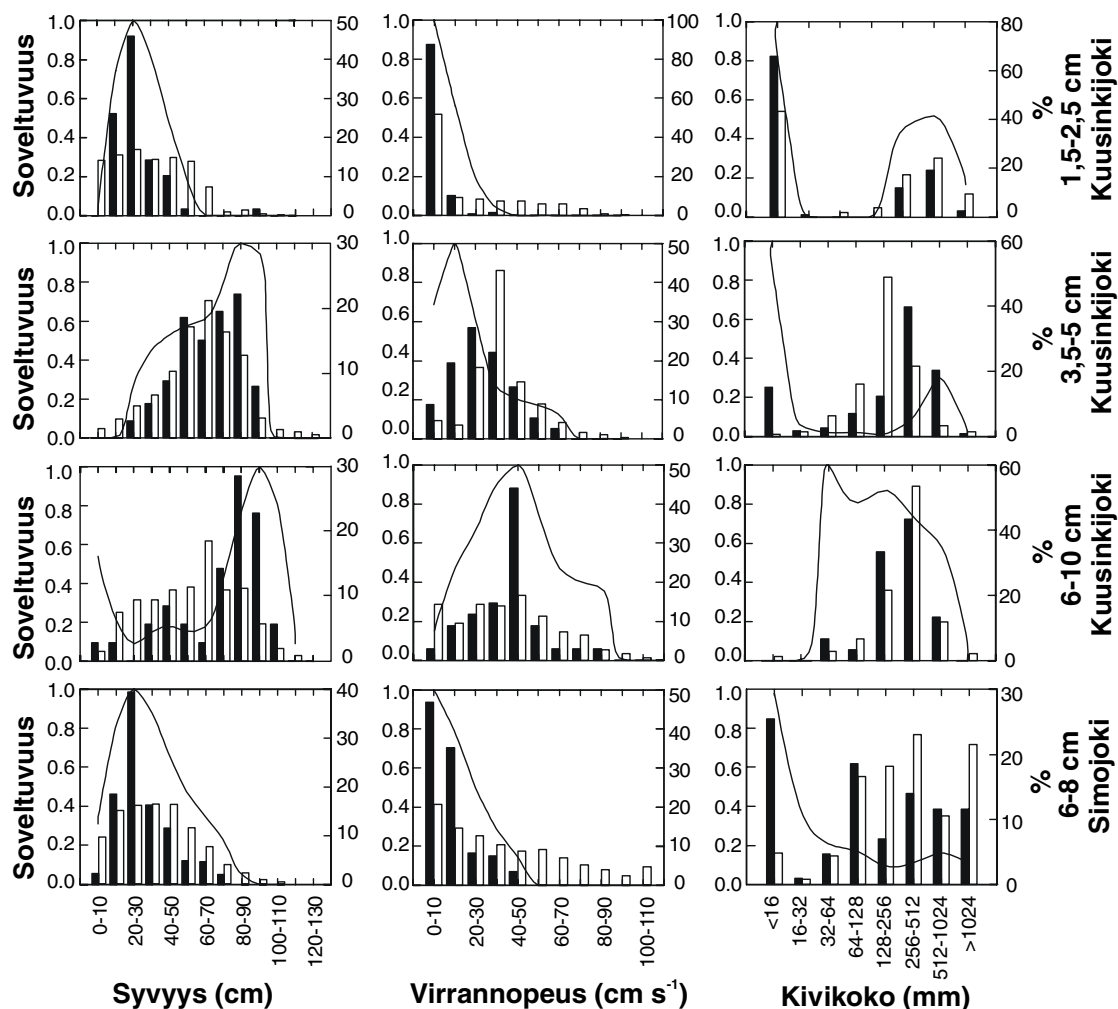
3.7.2. Esikesäiset (3,5-5,0 cm)

Heinäkuussa, jolloin poikasten kaikki evät olivat kehittyneet, suomuete oli alkanut kasvaa ja ruumiin muoto muistutti jo aikuista kalaa, harjuksen poikaset käyttivät Kuusinkijoella huomattavasti syvempiä ja nopeampivirtaisia alueita kuin heti kuoriuduttuaan. Veden syvyys kalapaikoilla (n=113; virrannopeuden ja syvyyden saatavillaolevuus virtaamamallista, n=4680; pohjan laadun saatavillaolevuusmittauksia 268 kpl) vaihteli välillä 20-100 cm ja keskivirrannopeus $0-70 \text{ cm s}^{-1}$, optimiarvojen ollessa 80-90 cm ja $10-20 \text{ cm s}^{-1}$ (kuva 2). Pohjan laatu kalapaikoilla koostui useimmiten 12-100 cm läpimittaisista kivistä, mutta kalat selvästi suosivat edelleen hienojakoista pohjaainesta ($<16 \text{ mm}$). Tulos voi johtua siitä, että kalat olivat usein kivien välisen 'poteron' kohdalla; poterossa oli usein ympäristöä hienojakoisempaa kiviainesta. Kalat olivat keskimäärin 6 ± 9 yksilön parvissa $74 \pm 13 \%$ kokonaissyvyydestä pinnan alla, eli lähellä pohjaa, jossa virrannopeus on jonkin verran keskivirrannopeutta alhaisempi (kalojen kuonovirrannopeus mitattiin myös ja se oli keskimäärin $18 \pm 12 \text{ cm s}^{-1}$; keskivirrannopeus $28 \pm 14 \text{ cm s}^{-1}$).

3.7.3. Kesänvanhat (6-10 cm)

Elokuussa sukeltamalla paikannetut harjukset olivat Kuusinkijoella 6-10 cm pituisia, ja ne olivat syvemmissä ja nopeammassa vedessä sekä karkeammilla pohjilla kuin heinäkuussa paikannetut 3,5-5,0 cm pituiset poikaset. Kalapisteissä (n=35; saatavillaolevuus n=453) syvyys vaihteli välillä 0-110 cm, eli kalat käyttivät kaikkia saatavilla olevia syvyyksiä aivan syvimpiä paikkoja lukuun ottamatta. Myös virrannopeuden käyttö oli joustavaa, $0-90 \text{ cm s}^{-1}$. Optimisyvyys oli 90-100 cm ja keskivirrannopeus $40-50 \text{ cm s}^{-1}$. Parvikoko oli keskimäärin 4 ± 6 yksilöä, ja kalojen sijainti vesipatsaassa oli keskimäärin $73 \pm 15 \%$ pinnan alla. Näin ollen keskivirrannopeudet ovat keskimäärin hieman kalojen kuononopeuksia korkeampia (virrannopeudet kalapisteissä 80 % syvyydessä pinnasta lukien olivat keskimäärin $19 \pm 14 \text{ cm s}^{-1}$; keskivirrannopeus $42 \pm 17 \text{ cm s}^{-1}$). Pohjan laatu oli kalapaikoissa tyypillisesti 12-100 cm kiviä mutta optimi kivikokoluokka oli 3-6 cm (kuva 2).

Simojoella sähkökalastamalla saadut harjukset (6-8 cm) olivat paikoissa, joiden syvyydet, virranopeudet ja kivikoot olivat melko samanlaisia kuin Kuusinkijoella vastakuoriutuneiden käyttämissä paikoissa. Optimisyvyys oli 20-30 cm, optimivirranopeus 0-10 cm s⁻¹ ja optimi pohjan raekoko <16 mm (kuva 2).



Kuva 2. Harjuksen 0+-ikäisten poikasten habitaatin käyttö (mustat palkit) ja habitaatin saatavillaolevuus (valkoiset palkit) veden syvyyden, keskivirranopeuden ja yleisimmän kivikoon eri luokissa (% kaikista havainnoista) erikokoisille poikasille (cm) eri tutkimusalueilla. Käyrät kuvaavat käytön ja saatavillaolevuuden suhteesta laskettua habitaatin soveltuvuutta (optimi 1,0).

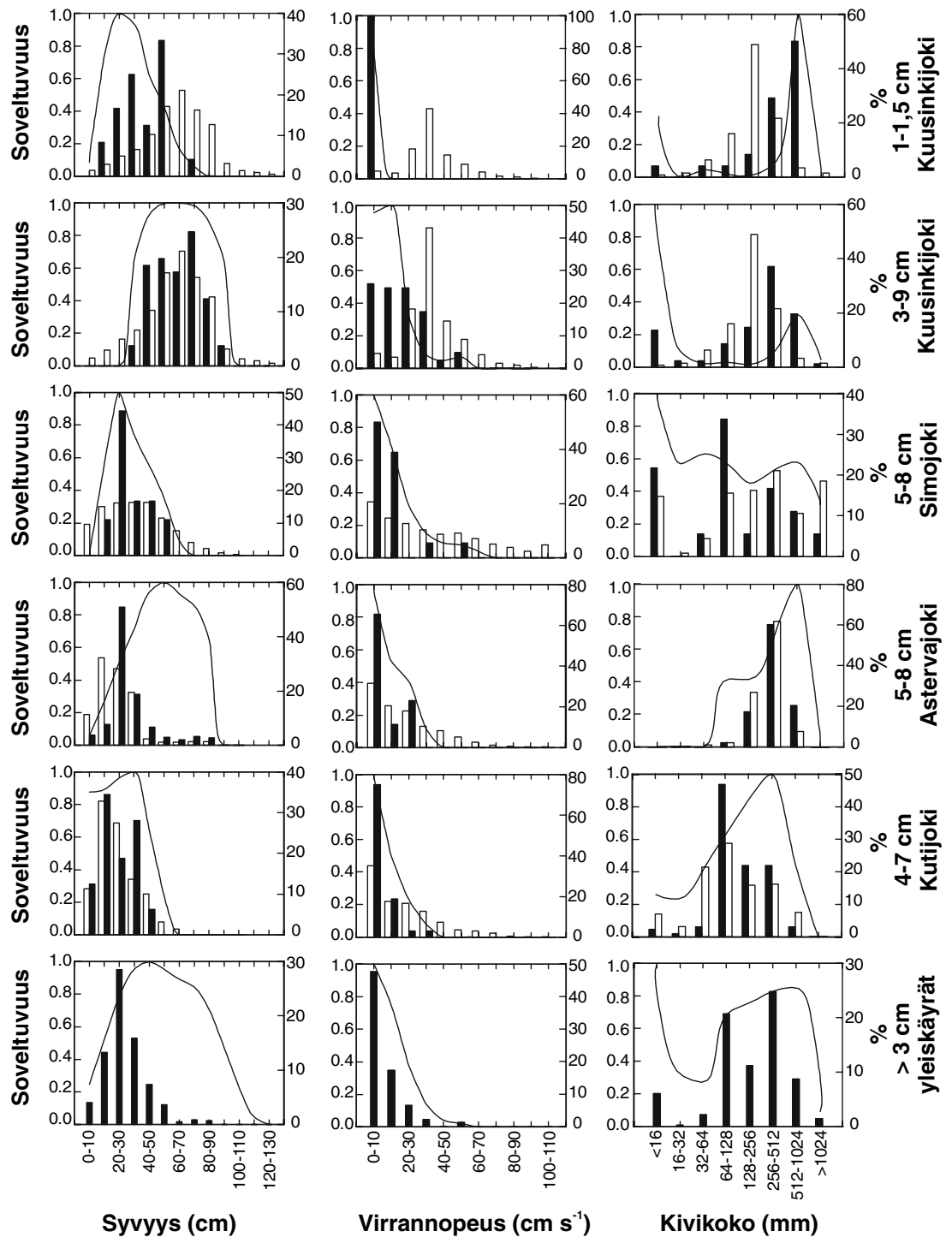
3.8. Mudun mikrohabitaatin käyttö ja preferenssi

3.8.1. Vastakuoriutuneet (1,0-1,5 cm)

Sukeltamalla paikannetut vastakuoriutuneet mudut (n=24; saatavillaolevuus n=4680/268, katso 3.7.1. -kappale) käyttivät heinäkuussa Kuusinkijoella ainoastaan lähes seisovaa, alle 10 cm s⁻¹ virtaavaa vettä. Poikaset olivat suurissa parvissa (75 ± 69 yksilöä) vesipatsaan puolivälissä usein vesikasvien seassa olevassa paljaammassa laikussa. Kalojen käyttämä syvyys vaihteli 10-80 cm välillä, optimisyvyuden ollessa 20-30 cm (kuva 3).

3.8.2. Yksivuotiaat ja sitä vanhemmat (>3 cm)

Kuusinkijoella sukeltamalla paikannetut yksivuotiaat ja sitä vanhemmat 3-9 cm pituiset mudut käyttivät elinympäristöään samankaltaisesti kuin sähkökalastamalla paikannetut mudut Simo-, Asterva- ja Kutinjoessa (kuva 3). Kalat käyttivät lähes kaikkia saatavillaolevia syvyyksiä ja virrannopeuksia. Jokien välillä oli eroja, mutta nämä johtuivat osin saatavillaolevuksissa olleista eroista (kuva 3). Optimivirrannopeus oli kaikissa joissa 0-20 cm s⁻¹ ja jokikohtainen maksimi korkeintaan 60 cm s⁻¹. Yhdistämällä eri jokien tulokset (kullekin muuttujan luokalle laskettu keskiarvo habitaatin käyttöprosentteista ja preferenssiarvoista) yleiskäyriksi saatiin mutujen optimisyvyydeksi 40-50 cm ja optimivirrannopeudeksi 0-10 cm s⁻¹. Kivikoolla ei näyttäisi olevan yhdistetyn aineiston perusteella mudulle suurta merkitystä, vaan kaikki kivikoot kelpaavat yhtä lailla.



Kuva 3. Mutujen habitaatin käyttö (mustat palkit) ja habitaatin saatavillaolevuus (valkoiset palkit) syvyyden, keskivirrannopeuden ja yleisimmän kivi-koon eri luokissa (% kaikista havainnoista) eri kokoisille kaloille (cm) eri tutkimusalueilla. Käyrät kuvaavat käytön ja saatavillaolevuuden suhteesta laskettua habitaatin soveltuvuutta (optimi 1,0). Yleiskäyrät (ja yleinen habitaatin käyttö) on laskettu jokikohtaisten tietojen keskiarvona.

3.9. Harjuksen poikasilla ja muduilla osin samankaltaiset elinympäristövaatimukset

Kuusinkijoelta saadut harjuksen vastakuoriutuneita poikasista koskevat tulokset ovat yhdenmukaisia aiemmin muualla Euroopassa tehtyjen havaintojen kanssa. Uintikyvyllään heikot poikaset parveilevat lähellä joen rantoja hyvin hitaassa virrassa (alle 10 cm s⁻¹) ja lähellä pintaa. Poikasten käyttämä syvyys vaihtelee, mutta on tavallisesti alle yhden metrin. Pohja on usein hienojakoista materiaalia, mutta kaloja tavataan myös kivikkopohjilla (Scott 1985, Bardonnet ym. 1991, Sempeski ja Gaudin 1995a,b,c, Sagnes ym. 1997, Nykänen ja Huusko 2003). Virrannopeus on ilmeisesti syvyyttä ja pohjan laatua tärkeämpi tekijä (Scott 1985, Bardonnet ym. 1991) vastakuoriutuneiden harjusten habitaatinvalinnassa (Nykänen ja Huusko, käsikirjoitus).

Harjuksen poikasten kasvettua noin 3-5 cm pituisiksi niiden syvyyden ja virrannopeuden sietoisuusalue on laajempi kuin aivan vastakuoriutuneilla poikasilla. Matalia syvyksiä ja virrannopeuksia käytetään edelleen, mutta ilmeisesti parantuneen uintikyvyn (Scott 1985) ansiosta poikasilla on mahdollisuus käyttää myös vaativampia ympäristöjä. Aiemmin tämän kokoisista poikasista ovat tehneet havaintoja vain Bardonnet ym. (1991) ja Greenberg ym. (1996). Bardonnet ym. (1991) tulokset kahdelta joelta perustuvat sähkökalastamalla pyydettyjen yhteensä 20 kalapisteen tietoihin, mutta havainnot ovat samansuuntaiset Kuusinkijoella saatujen kanssa. Greenbergin ym. (1996) tiedot on kerätty sukeltamalla samoin kuin Kusinkijoella, mutta Ruotsin Vojmån-joella 3-4 cm (mukana joitakin 2,5 cm pituisia kaloja) pituiset harjukset suosivat huomattavasti syvempää vettä (optimi 135-150 cm; keskimääräinen käytetty syvyys 125 cm) ja hitaampaa virtaa (optimi <10 cm s⁻¹; keskimääräinen käytetty keskivirrannopeus 3 cm s⁻¹) kuin Kuusinkijoella. Tähän voi olla syynä esimerkiksi erilaiset habitaatin ja ravinnon saatavillaolevuudet, saalistajien ja kilpailijoiden vaikutus tai harjuskantojen väliset erot.

Kesänvanhojen, noin 6-10 cm pituisten, poikasten habitaatinkäyttö ja preferenssi poikkeaa Kuusinkijoella tätä pienempien kokoluokkien vaatimuksista. Suuret poikaset olivat syvemmissä ja nopeammassa vedessä kuin pienemmät kokoluokat. Bardonnet ym. (1991) havainnot Ranskan Ain-joelta ovat samankaltaisia kuin Kuusinkijoella saadut, tosin Ain-joen harjukset käyttivät nopeampivirtaisia habitaatteja (60-80 cm s⁻¹) ja hieman matalampia syvyksiä (65-70 cm) kuin Kuusinkijoella. Erot voivat osin selittyä käytetyillä menetelmillä, sillä Ain-joella kalat paikannettiin sähkökalastamalla. Sähkökalastuksen on todettu olevan huono menetelmä harjuksen poikasten pyyntiin, sillä kalat pakenevat sähkökalastajia nopeasti uimalla välttämättä kiinnijoutumisen ja luotettavan paikantamisen (Persat 1991, Thorfve 2000, omat havainnot). Sähkökalastus on myös jokseenkin tehontonta syvissä vesissä. Mallet ym. (2000) tulokset myös Ain-joelta poikkeavat Kuusinkijoella saaduista siittäkin huolimatta, että aineisto oli kerätty sukeltamalla: harjukset käyttivät suurempia virrannopeuksia (optimi preferenssi jopa 80-110 cm/s vs. Kuusinkiojen 40-50 cm/s), mutta matalampia veden syvyksiä (optimi 50-60 cm Ain-joella vs. 90-100 cm Kuusinkijoella). Myös pohjan laatu oli Ain-joella hienojakoisempaa kuin Kuusinkijoella, sekä käyttö että saatavillaolevuus (Mallet ym. 2000).

Simojoen 6-8 cm poikasten habitaattipreferenssit eroavat Kuusinkiojen sukeltamalla paikannettujen vastaavankokoisten harjusten habitaattivaatimuksista. Erot voivat johtua osin paikannusmenetelmistä, tai sitten erot ovat todellisia. Tässä esitettyjen ja kirjallisuudesta saatujen tietojen valossa näyttäisi siltä, että vastakuoriutuneita lukuun ottamatta harjuksen poikasilla ei ole kovin tiukkoja vaatimuksia itse fyysisen elinympäristön suhteen, eli ne pystyvät elämään erilaisilla pohjilla, syvyyksissä ja virrannopeuksissa. Tiedot harjuksen elinympäristövaatimuksista ovat kuitenkin toistaiseksi niukat, joten luotettavan yleiskuvan saamiseksi lisätutkimuksia eri kokoisissa ja tyyppisissä joissa tarvitaan yhä. Biologisten tekijöiden, kuten kilpailijoiden ja saalistajien vaikutus harjuksen habitaatin käyttöön tunnetaan myös puutteellisesti. Toistaiseksi on

tarkasteltu lähinnä harjuksen ja taimenen vuorovaikutusta. Taimenen läsnäollessa harjuksen poikaset näyttäisivät käyttävän matalampia syvyyksiä kuin ilman taimenta (Greenberg 1999, Degerman ym. 2000).

Kuten harjuksen poikasista, myös mutujen habitaatin valinnasta on saatavilla vain vähän julkaistua tietoa. Koeoloissa mudun on todettu suosivan 0-20 cm virrannopeutta (Garner 1997), mikä vastaa Kuusinkijoella tehtyjä havaintoja (kuva 3). Jacobsen (1979) tutki mudun pohjan laadun valintaa ja totesi kalojen suosivan koeoloissa kivikoisia alustoja (5-50 mm) hiekaisten asemesta (<1 mm) mahdollisesti kivien tarjoaman suojan vuoksi. Suojan käyttö vähentää mutujen joutumista saaliiksi. Eklöv ym. (1994) havaitsi sekä pienten (noin 2 cm) että suurten (noin 6 cm) mutujen käyttävän matalaa vettä suojapaikkanaan ahvenen läsnäollessa. Pienet mudut siirtyivät muuten käyttämästään syvästä vedestä matalaan veteen myös pelkästään suurten mutujen vaikutuksesta, eli lajin sisäisellä kilpailulla on ilmeisesti vaikutusta mutujen habitaatin käyttöön. Mudun ja taimenen välisen kilpailun puolestaan epäillään olevan syynä taimenkantojen heikkenemiseen eräissä vesistöissä Norjassa (Hesthagen ym. 1992, Borgström ym. 1996). Mutujen parveutumiskäyttäytymistä ja reagointia oman lajin yksilöiden erittämään varoitushajuun (Schreckstoff) sekä petojen läsnäoloon on tutkittu paljon. Krause ym. (2000) totesivat, että mutujen suojapaikkojen käyttö lisääntyi pedon aiheuttaman uhan kasvaessa. Mutujen reagointi pedon läsnäoloon on ilmeisesti osin vaaratilanteiden kautta opittua käyttäytymistä: haukipitoisista vesistä peräisin olevat kalat reagoivat haukeen kokemattomampia lajikumppaneitaan voimakkaammin (Levesley ja Magurran 1988, Magurran 1989).

Mutuja on luonnehdittu habitaatin käytön suhteen generalisteiksi, kun taas harjus on selvemmin koski- ja nivapaikoissa elävä laji (Prenda ym. 1997). Roussel ja Bardonnnet (1997) tosin totesivat mutujen valitsevan suvantoja läpi vuoden muita habitaatteja enemmän. Simonović ym. (1999) mukaan aikuiset kalat käyttivät matalia ja nopeita koskihabitaatteja poikasia enemmän. Koon kasvaessa mudut siirtyivät muta-hiesu-pohjaisilta alueilta sora-kivi-pohjille. Aikuisten kalojen (>57 mm) optimisyvyys oli 25-50 cm, poikasten (27-57 mm) 50-100 cm ja vastakuoriutuneiden <50 cm. Aikuisten suosimat virrannopeudet olivat lähinnä 50-60 cm s⁻¹, poikasten 0-60 cm s⁻¹ ja vastakuoriutuneiden <5 cm s⁻¹. Watkins ym. (1997) mukaan 0+ -mutu käyttää lähinnä 26-45 cm syvyyttä, hienoa kivikokoa ja <5 cm s⁻¹ virrannopeutta. Tätä vanhemmat kalat suosivat samoja syvyyksiä, mutta suurempaa kivikokoa ja nopeampia virrannopeuksia.

Prendan ym. (1997) generalistiluonnehdinta mudusta on linjassa myös tässä esitettyjen suomalaisten maastotutkimusten tulosten kanssa: 1+-ikäisten ja sitä vanhempien kalojen käyttämät syvyydet ja pohjan laatu vaihtelivat jokien välillä, jonkin verran myös virrannopeus. Vastakuoriutuneet poikaset poikkesivat vanhemmista kaloista lähinnä käyttämänsä hyvin alhaisen virrannopeuden suhteen (sama tulos Simonović ym. 1999).

Kuusinkijoessa heinäkuussa 3,5-5 cm pituisten harjusten ja 3-9 cm pituisten mutujen habitaattivaatimukset olivat lähes identtisiä. Vaatimusten päällekkäisyys saattaa aiheuttaa lajien välillä kilpailua harjuksen tässä elinvaiheessa. Sukellushavaintojen perusteella lajit olivat kuitenkin näennäisen sopuisia muodostaen jopa sekaparvia. Tämän parvikäyttäytymisen merkitystä ja dynamiikkaa ei ole kuitenkaan tarkemmin tutkittu. Myös Simojoessa harjukset (6-8 cm) ja mudut (5-8 cm) käyttivät hyvin samanlaisia habitaatteja. Lisäksi Kuusinkijoen vastakuoriutuneiden harjusten ja vastakuoriutuneiden mutujen preferenssit olivat yhtäläiset lukuun ottamatta pohjan laatua, joka oli muodolla karkeampi. Näiden kalaryhmien välillä kilpailua ei kuitenkaan esiintyne, koska mutujen kuoriutuessa harjukset ovat jo siirtyneet joen reunoilta keskiuomaan.

4. Elinympäristömallintaminen virtavesissä

4.1. Elinympäristövaatimukset elinympäristömallien raaka-aineena

Elinympäristömallit ottavat huomioon tarkasteltavan lajin elinympäristövaatimusten osalta vain fyysisen rakenteen muuttujia. Tavallisesti elinympäristöä kuvaavina avainmuuttujina käytetään veden syvyyttä ja virtausnopeutta sekä pohjan raekokoa (karkeutta) (esimerkiksi Heggenes 1990). Perusoletus siis on, että kaloille soveltuvan ympäristön kuvaamiseen riittää tieto fyysisestä ympäristöstä muutamien avainmuuttujien avulla kuvattuna. Lisäksi usein tulkitaan, että kalalajin elinympäristönvalinta avainmuuttujien suhteen on laaja-alaisesti yleistettävissä, toisin sanoen erilaisissa virtavesissä laji suosii samankaltaisia mikrohabitaatteja (Bovee 1982). Koska kalat elävät luonnossa lähes aina monilajisessa ympäristössä, jossa on läsnä sekä potentiaalisia kilpailijoita että saalistajia, on selvää, että biotittiset tekijät ja ainakin osittain myös ympäristön rakenteellinen tila vaikuttavat elinympäristön valintaan erilailla eri joissa kuten ekolokerokäsitekin ilmentää. Elinympäristövaatimuksia määrittävään kenttäaineistoon heijastuvat taustamuuttujina aina tutkimusalueen kalayhteisön koostumus ja siinä vallitsevat vuorovaikutukset sekä ympäristön ominaisuudet (esimerkiksi joen kokoluokka) ja vuodenaika, jotka aiheuttavat tutkimusalue- tai jokikohtaisia eroja habitaatin valinnassa avainmuuttujien suhteen. Tosin tuoreiden tutkimustulosten mukaan ajallisesti suppealla jaksolla suhteellisen tasaisten jokikohtaisten virtaamaolojen vallitessa (esimerkiksi loppukesän alivirtaamakausi) muun muassa lohen ja taimenen poikasten mikrohabitaattivaatimuksissa on havaittu samankaltaisuutta maantieteellisesti laajalla alueella (Heggenes 2002, Mäki-Petäys ym. 2002).

Kalalajikohtaisten elinympäristövaatimusten sovellettavuuden ja siirrettävyyden kannalta on ensiarvoisen tärkeää, että lähdealueen taustamuuttujat (esimerkiksi makrotason ominaisuudet kuten esimerkiksi joen kokoluokka, virtaama, vedenlaatu, kalayhteisö) on kuvattu tarkasti. On todennäköistä, että puroista peräisin oleva tieto taimenen poikasen mikrohabitaattivaatimuksia ei sovellu suurjoen koskialueelle. Muualla tehtyjen ympäristövaatimusten testaaminen kohdealueella on tärkeää ennen niiden käyttämistä ja lopullisten elinympäristön laatua koskevien johtopäätösten tekoa. Tähän liittyviä menettelyjä ovat esittäneet muun muassa Thomas ja Bovee (1993), Jager ja Pert (1997), Freeman ym. (1997) ja Guay ym. 2000.

Maastohavaintoihin perustuvien kalojen elinpaikkavaatimusten puuttuessa korvaava tieto voidaan saada kirjallisuudesta tai asiantuntijoilta. Virtavesien käyttöön ja hoitoon liittyvässä päätöksenteossa joudutaan usein tekemään nopeita ratkaisuja, ja monissa tapauksissa voi olla epätarkoituksenmukaista tai taloudellisesti mahdotonta selvittää tietyn kohteen kalojen elinympäristövaatimuksia. Lisäksi yleiskriteerien käyttö voi olla jopa suositeltavampi vaihtoehto ellei paikkasidonnaisten habitaattikriteerien siirrettävyyttä ole millään lailla testattu tarkasteltavassa kohteessa. Jos tarkastelukohteesta nopeasti kerätty ja pieni tutkimusaineisto kattaa vain osan kalan todellisuudessa suosimista elinpaikoista, habitaattimallin tulokset voivat johtaa hyvinkin virheelliseen tulkintaan erilaisissa päätöksentekotilanteissa. Kalan elinympäristövaatimusten yleiskriteerejä sovellettaessa on huomioitava niiden tarkkuuden asteittainen heikkeneminen samalla kun niiden lähdeaineistoa laajennetaan (esimerkiksi Fausch ym. 1988, Mäki-Petäys ym. 2002). Tarvittavan tiedon tarkkuus määrää viime kädessä kalan elinympäristövaatimukseen liittyvän kriteeristön laadun päätöksenteon apuvälineenä, josta seuraa, että elinympäristömallien soveltaminen ja niiden tulosten tulkinta vaativat tuekseen vankkaa kalabiologista osaamista.

4.2. Elinympäristömallin rakenne

Elinympäristömallien periaate on, että kohdealuetta kartoitetaan erilaisten elinympäristöä kuvaavien muuttujien avulla, jonka jälkeen kutakin muuttujaa tai niiden yhdistelmää arvioidaan suhteessa tutkittavien lajien tai niiden elinvaiheiden elinympäristövaatimuksiin. Physical Habitat Simulation (PHABSIM) –malli (Bovee 1982) on ollut esikuvana useimmille käytössä oleville jokien arviointiin käytetyille elinympäristömalleille (kuva 4). PHABSIM on jokijaksotason malli, jossa tietyn jakson ominaisuuksia simuloidaan mikrohabitaateista muodostuvien laikkujen avulla. Viime vuosikymmenen aikana elinympäristömallien kehitystyötä on tehty vilkkaasti muun muassa useissa Euroopan maissa ja tarjolla on jo lähes 30 erilaista malliversiota (katso www.eamn.org). Fortum, Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitos ja Kemijoki Oy ovat yhdessä kehittäneet Suomen olosuhteisiin soveltuvan virtavesien FISU-elinympäristömallin (Lahti 1999).

Käytännössä PHABSIM-sovelluksessa joki jaetaan ominaisuuksiltaan yhtenäisiin jokijaksoihin, joiden sisältä valitaan kyseessä olevaa jokijaksoa edustava kohdealue. Kohdealueelta mitataan jokiuoman korkokuva esimerkiksi vaa'ituksen tai GPS-mittauksen avulla, jolloin samalla koealue sidotaan paikkatietojärjestelmään. Samassa mittausyhteydessä määritetään uoman pohjanlaatu (karkeus). Maastomittauksiin perustuen kohdealueelle interpoloidaan maastomalli, jonka pohjana on kenttämittaustarkkuuteen perustuva hilarakennelma. Hilan solu muodostaa yhden perustarkasteluyksikön. Joen virtaamatietojen ja maastomallin perusteella kohdealueelle sovitetaan veden virtausmalli, joka kalibroidaan useille eri virtaamatasoille. Virtausmallin avulla lasketaan veden syvyyden ja keskivirrannopeuden suuruudet eri virtaamatilanteissa soluittain. Varsinainen kalan näkökulma kohdealueeseen saadaan muuttamalla simuloidut syvyys-, virrannopeus- ja pohjanlaatuarvot soluittain tarkasteltavan kalalajin tai sen elämänvaiheen elinympäristövaatimusten mukaan seuraavasti

$$WUA = \sum_{i=1}^n C_i A_i$$

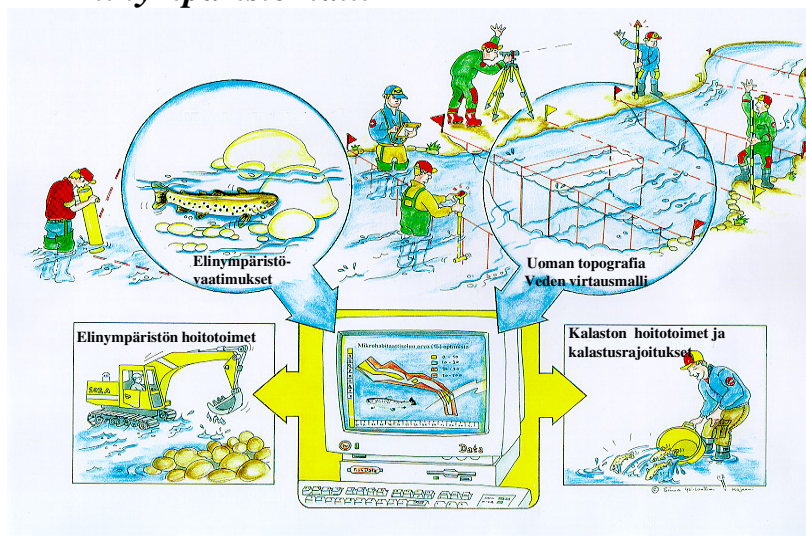
C_i = tarkasteltavan lajin habitaattipreferenssi tutkittavan muuttujan/muuttujayhdistelmän suhteen

n = solujen määrä

A_i = solun i pinta-ala.

Toistamalla menettely eri virtaamilla saadaan lopputuloksena arvio kohdelajille soveltuvan elinympäristön määrästä (WUA) tarkasteltavalla kohdealueella eri virtaamatasoilla. Menetelmä perustuu siis sekä tarkkaan virtaavan veden hydraulikan mallintamiseen että perusteelliseen biologiseen tietoon kalalajin elinympäristövaatimuksista.

Elinympäristömalli



Kuva 4. Elinympäristömallin periaatteellinen rakenne

Elinympäristömallit soveltuvat arviointityökaluiksi monenlaisiin virtavesien tilaa muuttaviin hankkeisiin, kuten esimerkiksi joen virtaaman säännöstelyn, joen perkausten tai järvisäännöstelyn vaikutusten arvioimiseen ja vaihtoehtojen analysoimiseen. Elinympäristömallit mahdollistavat kyseisten toimenpiteiden vaikutusten arvioimisen suhteessa eliöiden elinpaikkavaatimuksiin, jolloin voidaan päätellä, millaisia muutoksia tarkasteltavan eliölajin elinpaikkojen laadussa tapahtuu toimenpiteen seurauksena, ja mitä ne mahdollisesti vaikuttavat eliön menestymismahdollisuuksiin tarkasteltavalla alueella.

4.3. Esimerkkejä elinympäristömallisovelluksista

4.3.1. Taivalkosken Kutinjoen kunnostuksen arviointi

Pääasiassa uittotoimintaa varten tehdyt perkaukset ovat olleet merkittävin pienten ja keskisuurten jokien tilaa muuttanut tekijä Suomessa 1900-luvulla. Jokivesistöjä perattiin intensiivisimmin 1940- ja 1950-luvulla. Enimmillään perattuja uomia oli noin 13000 km (Yrjänä 1998). Puunkuljetusten siirryttyä maanteille tukinuitto virtavesissä loppui 1970-luvulle tultaessa käytännössä kokonaan. Eri puolilla Suomea on toteutettu 1970-luvun lopulta alkaen laajoja kunnostushankkeita, joiden päämääränä on ollut perattujen koskien luonnontilan palauttaminen. Kunnostukset on toteutettu pääasiassa kalataloudellisesta näkökulmasta, jossa päämääränä on ollut erityisesti taimenen poikasten elinolosuhteiden parantaminen.

Oulun vesistötutkimuspäivillä vuonna 1985, noin vuosikymmen koskikunnostusten aloittamisesta ja ensimmäisten kunnostuskokeilujen valmistuttua, Porttikivi (1985) totesi muun muassa kunnostusten teknisestä toteutuksesta

”kunnostusten onnistumiseksi tarvitaan riittävän perusteellinen joen pohjan tutkimus samoin kuin virtausolojen selvittely ennen ja jälkeen kunnostuksen. Muuten ei kyetä rakentamaan sellaisia kutu- ja poikastuontoalueita, jotka kalat hyväksyisivät”

ja edelleen kunnostusten jälkeen

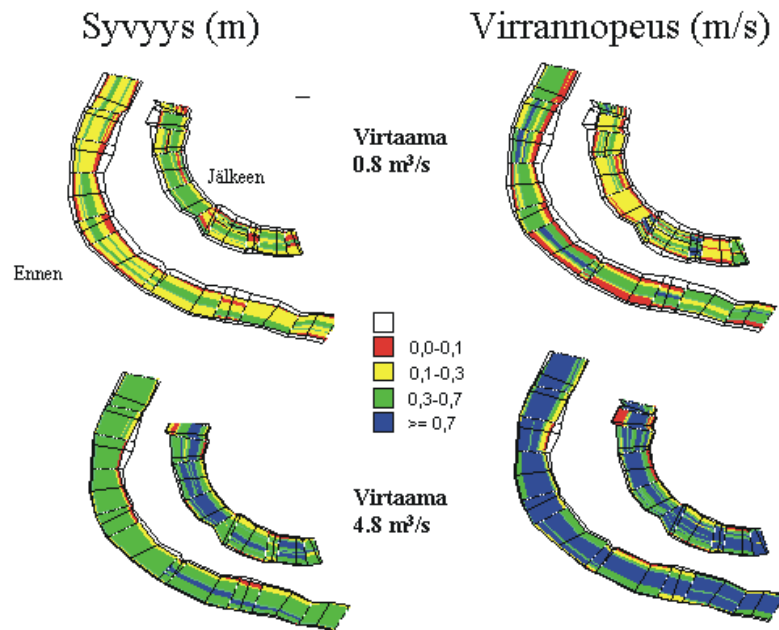
”seurantavaiheessa selvitetään, miten tavoitteisiin on päästy. Vaihe edellyttää jälleen tutkimusta, minkä perusteella päästään uusien ratkaisujen avulla korjaustoimenpiteisiin. Korjaustoimenpiteiden ilmeneminen on luonnollista”.

Edellä mainitun linjauksen mukaisesti kunnostuksiin liittyvän tutkimuksen ja seurannan tulisi siis kulkea askel, tai mieluummin useampi, varsinaisen kunnostustyön edellä. Vaikka elinympäristön eri komponenttien tunnistaminen ja mittaaminen on yleisesti tunnustettu keskeiseksi osaksi kunnostushanketta, vain hyvin harvassa koskikunnostushankkeessa Porttikiven (1985) esittämää menettelyä on sovellettu, eikä koskien rakenteellista tilaa kuvaavien ympäristömuuttujien arvoja ole mitattu ennen eikä jälkeen kunnostuksien. Tätä puutetta voidaan korjata viime vuosikymmeninä kehitettyjen erilaisten elinympäristömallien ja niiden sovelluksien avulla.

Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitos yhdessä Pohjois-Pohjanmaan ja Lapin ympäristökeskusten kanssa on tehnyt 1990-luvulla pääasiassa Iijoen vesistöalueella mittauksia koskikunnostusten yhteydessä kosken rakenteellisessa tilassa tapahtuvista muutoksista soveltaen elinympäristömallitarkastelua (Huusko ja Yrjänä 1995, 1997, Korhonen ym. 1999). Yhtenä kohteena on ollut Taivalkoskella sijaitseva Kutinjoki. Kutinjoki on 26 km pitkä Kostonjoen sivuhaara, jonka keskivirtaama on 1,4 m³ ja keskikaltevuus 0,3 %. Keskiylivirtaama joessa on noin 17 m³ ja keskialivirtaama 0,5 m³. Kutinjoen alaosa perattiin noin 6,6 km:n matkalta 1950-luvulla tukinuittoa varten. Pohjois-Pohjanmaan ympäristökeskus kunnosti joen vuosina 1993-1994 kaivinkonetyönä. Keskeisimpinä kunnostusmenetelmänä olivat kynnysten ja kiviryhmien rakentaminen käyttäen hyväksi joen rannalla olleita perkauksen yhteydessä syntyneitä kivipenkereitä. Kynnysten avulla palautettiin koski-suvanto –vuorottelua ja lisättiin veden virrannopeusvaihtelun lisäksi uoman syvyys- ja leveysvaihtelua. Kaikkiaan toimenpiteitä tehtiin noin 7,5 koskihehtaarin alueella.

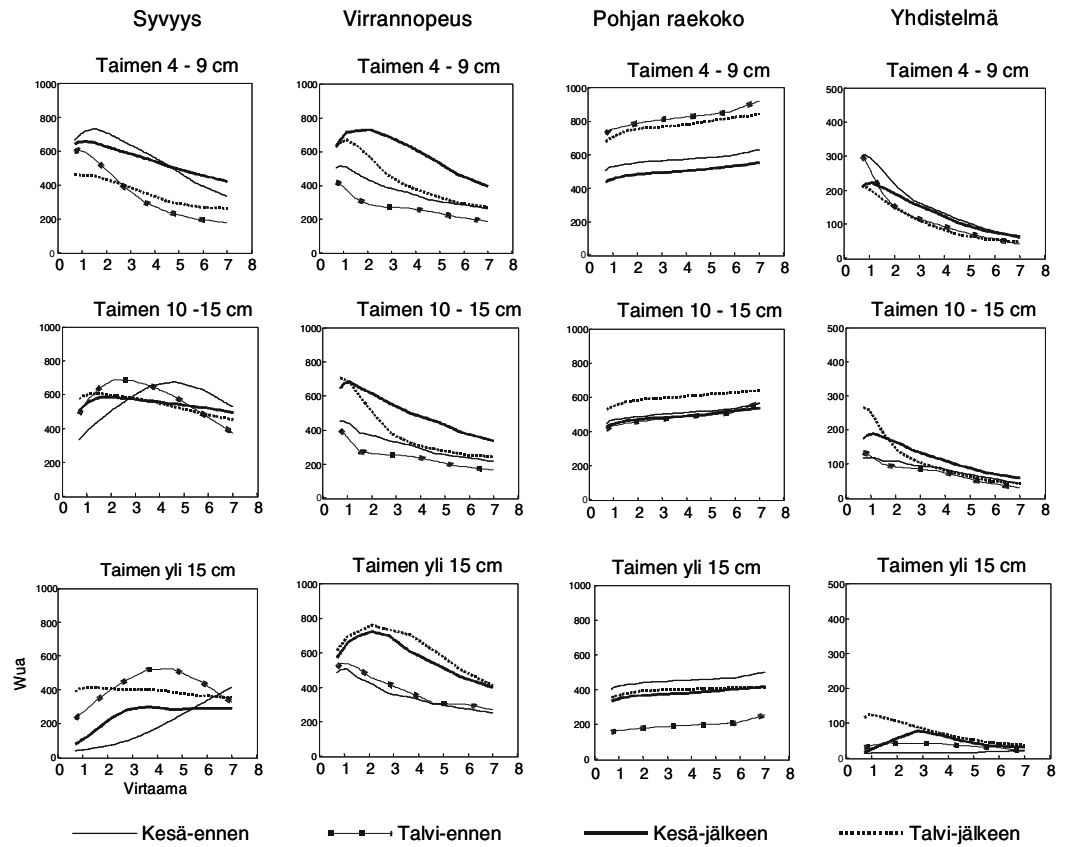
Kutinjoelta valittiin kolme edustavaa koskijaksoa, joiden topografia ja virtausolosuhteet (syvyys, virrannopeus, pohjanlaatu) mitattiin sekä ennen että jälkeen kunnostuksen. Mittaustiedon perusteella kohdealueille sovitettiin yksidimensionaalinen virtausmalli, jonka avulla kohdealueiden ominaisuuksia voitiin tarkastella eri virtaamilla. Useimmissa uiton jäljiltä tehdyissä koskikunnostuksissa on tavoitteena ollut taimenen poikasten elinolosuhteiden parantaminen. Niinpä Kutinjoella kohdealueita tutkittiin arvioimalla eri ikäisille taimenen poikasille tarjolla olevan potentiaalisen elinympäristön määrää soveltamalla Kuusamon Kuusinkijolta peräisin olleita taimenen poikasten elinympäristövaatimustietoja (Mäki-Petäys ym. 1997). Mallintaminen tehtiin ranskalaisella EVHA-mallilla (Ginot ja Trocherie 1995, Ginot ja Souchon 1995), joka on sovellus alkuperäisestä PHABSIM-mallista (Bovee 1982).

Elinympäristömallin tuloksien mukaan Kutinjoen koskikunnostukset muuttivat merkittävästi tutkittujen koskien rakennetta (Huusko ja Yrjänä 1995, 1997). Koskien rakenteellinen tilajärjestys vaihtui perattujen uomien pituussuunnassa pohjaprofiililtaan tasisesti laskevasta ja poikkileikkauksen suuntaisesta, syvyyden ja virrannopeuden suhteen vyöhykkeisestä rakenteesta joen pituussuunnassa eteneväksi kynnys-suvanne vuorottelua noudattavaksi, syvyyden ja virrannopeuden suhteen mosaiikkimaisemmaksi rakenteeksi (kuva 5). Avovesikauden aikaisissa keskiyli- ja keskialivirtaamatilanteissa sekä matalien että syvien habitaattilaikkujen määrä lasvoi, voimakkaan virrannopeuden alueet vähenivät ja hitaan virrannopeuden laikkujen määrä runsastui. Pohjan raekoossa ei kuitenkaan tapahtunut suuria muutoksia lohkaraitten oltua vallitsevin kivikoko sekä ennen että jälkeen kunnostuksen (Huusko ja Yrjänä 1995, 1997). Kokonaisuutena Kutinjoen kolmen koskialueen mallinnustulosten perusteella on pääteltävissä, että jokseenkin samaa kunnostusmenettelyä käyttäen saatiin aikaiseksi rakenteellisesti samantapaisia kunnostettuja koskia. Kunnostustapoja pitäisi siis vaihdella runsaasti kunkin joen/kosken hydrologisten ja geomorfologisten piirteiden mukaan.



Kuva 5 Kutinjoen keskiosan koskialueen syvyyden ja virrannopeuden alueellinen jakauma pienellä (0,8 m³/s) ja suurella (4,8 m³/s) virtaamalla ennen ja jälkeen kunnostuksen. Peratun uoman tasainen syvyys-virrannopeusjakauma ilmenee kuvista selkeästi.

Kutinjoen kunnostukset eivät vaikuttaneet paljoakaan kesänvanhojen taimenen poikasten potentiaalisen elinympäristön määrään koskissa, mutta lisäsivät ali- ja keskivirtaamatilanteissa yli vuoden vanhojen taimenpoikasten potentiaalista elinaluetta (kuva 6). Sekä kesänvanhoille että yksivuotiaille poikasille soveliaan elinympäristön määrää rajoitti kunnostetuissa koskissa pääasiassa raekooltaan soveliaiden pohjalaikkujen puute, kookkaammilla taimenilla veden syvyydeltään soveliaiden laikkujen vähäisyys. Vastaavasti peratuissa uomissa elinympäristön sopivuutta rajoittivat alueellisesti liian suuret virrannopeudet ja suuremmille poikasille osittain veden mataluus (Husko ja Yrjänä 1995, 1997). Kunnostuksilla onnistuttiin parantamaan taimenen poikasten kannalta ongelmallisia virtausolosuhteita, mutta pohjan raekoon ja osittain syvyyskirjon suhteen päästiin vain keskinkertaisiin tuloksiin. Koneellisessa kunnostuksessa käytetään helposti liian paljon ja liian isoja lohkareita, jolloin taimenen pienpoikasille suotuisien, raekooltaan pienempikivisten laikkujen ja usein samalla myös kutualueiksi soveltuvien soraikkoalueiden määrä jää helposti vähäiseksi.



Kuva 6. Taimenen eri ikäryhmille soveltuvan elinalueen määrä (Wua, m²/100 jokimetriä) kussakin virtaamatilanteessa eri ympäristömuuttujien ja näiden yhdistelmän (syvyys*virrannopeus*pohjanlaatu) suhteen ennen ja jälkeen kunnostuksen ja eri vuodenaikoina Kutinjoen keskiosan koskialueella.

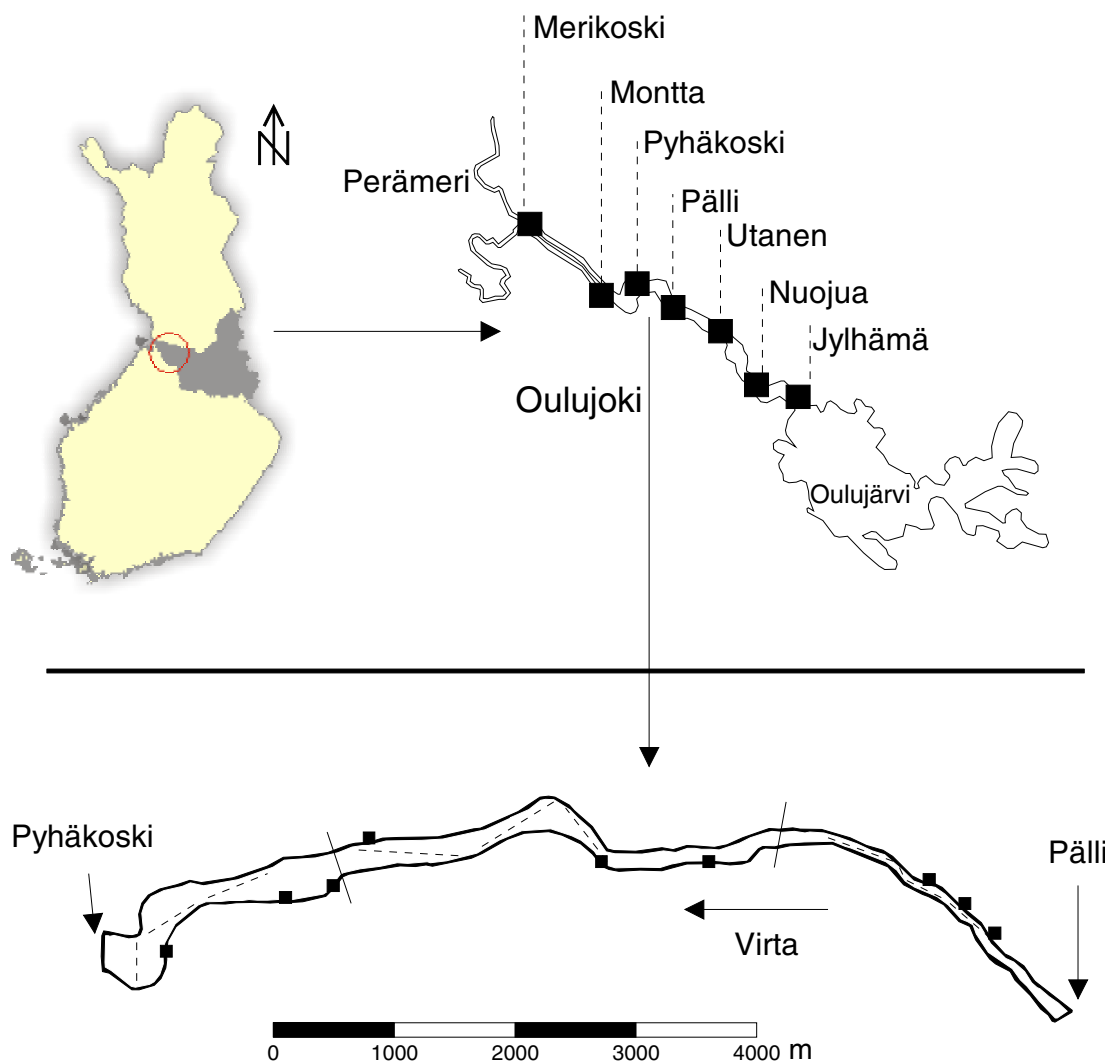
4.3.2. Kalojen elinympäristön käyttö Pyhäkosken patoaltaassa

Vesivoimantuotantoon padotussa lyhytaikaissäädelyssä joessa, kuten Kemi-, Ii-, tai Oulujoella, joen virtaama voi vuorokauden aikana vaihdella huomattavasti voimakkaammin kuin luonnontilaisessa joessa. Yksittäisissä patoaltaissa virtaaman ja virrannopeuksien muutokset vaikuttavat erityisesti altaan yläosassa, jossa uoma voimalaitoksen alla on kapea ja jokimainen. Altaan alaosassa, jossa jokiuoma on yleensä syvä ja leveä, virtausolosuhteet ovat huomattavasti vakaammat ja voivat ajoittain jopa järvimäiset.

Pohjois-Suomen suurten rakennettujen jokien patoaltaiden kalaston koostumuksessa on runsaasti yhtäläisyyksiä, vaikkakin altaiden erilainen geomorfologia ja hydrologia aiheuttavat myös eroavaisuuksia kalastossa (Vehanen 1997, Vehanen ja Riihimäki 1999). Patoaltaiden kalastossa valtalajeina ovat järville tyypilliset lajit kuten särki- ja ahvenkalat, mutta kalastossa on myös tyypillisiä virtaavissakin vesissä viihtyviä lajeja kuten kivisimppu. Patoaltaiden kalaston elinympäristövaatimuksista vaihtelevissa virtausolosuhteissa ei ole olemassa kattavaa perustietoa. Mahdollisten kunnostushankkeiden ja kalakantojen hoitotoimien tuloksellinen toteuttaminen edellyttäisi kuitenkin perustietämystä patoaltaiden tarjoamista elinympäristöistä sekä eri kohdelajien sopeutumisesta niihin. Muun muassa nykyisissä elinympäristömalleissa sovellettava mittaus- ja mallinnustekniikka mahdollistaa fyysisen ympäristön (syvyys, virrannopeus) mittaamisen ja mallintamisen patoaltaissa niiden eri virtaamatilanteissa (esimerkiksi Lahti 1999, Kylmänen ym. 2001). Elinympäristömallien sovellusten avulla on siten saatavissa perustietoa patoaltaan eri osien elinympäristön rakenteellisesta laadusta, jonka perusteella voidaan tarkastella mahdollisia kalojen habitaatin käytön säännönmukaisuuksia ja tehdä johtopäätöksiä hoitotöiden pohjaksi.

Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitos on tutkinut yhdessä Fortumin ja Kemijoki Oy:n kanssa Oulujoen Pyhäkosken patoaltaan kalalajistoa ja eri lajien käyttämää elinympäristöä altaan eri osissa eri vuorokauden- ja vuodenaikoina soveltaen FISU-elinympäristömallia, tarkoituksena selvittää kalalajien elinympäristön käytön säännönmukaisuuksia (Vehanen ym. 2002). Pyhäkosken patoaltaan pituus on 8680 m. Allas on yläosastaan Pällin voimalaitoksen alapuolelta suhteellisen kapea (50-60 m) jokimainen allas leventyen vähitellen alavirtaan Pyhäkosken voimalaitoksen yläpuoleliseksi järvimäiseksi laajentumaksi (leveys 300-400 m) (kuva 7). Keskimääräinen vesisyvyys on altaan yläosan jokimaisessa osassa 6,3 metriä (keskihajonta $\pm 2,6$) ja allas syvenee alavirtaan Pyhäkosken voimalaitokselle päin (keskisyvyys $15,1 \pm 9,3$ m). Pyhäkosken patoaltaan virtaamaa säädellään vesivoimantuotantoa varten. Vuorokauden virtaamat tuntikeskiarvoina vaihtelivat Pyhäkosken voimalaitoksella tutkimusjaksolla (5.5.-31.10.2000) välillä $27-508 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ (keskiarvo $208 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$).

Elinympäristömallinnusta käytettiin simuloimaan altaan ympäristöolosuhteita. Pyhäkosken altaan topografia, vesisyvyudet ja virrannopeudet kartoitettiin Kemijoki Oy:n toimesta kaikuluotaamalla ja GPS-mittauksella (Kylmänen ym. 2001). Virtauslaskenta sekä mallintaminen tehtiin Fortumissa FISU-elinympäristömallin kaksidimensionaalisella RMA2 (US Army Corps of Engineers) virtausmallilla. (Lahti 2000). Mallilla laskettiin virtaustilanteet 30, 70, 120, 200, 300, 400, 500 ja $700 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ virtaamilla. Tulosten tarkastelussa allas jaettiin yläosan jokimaiseen osaan (kapein, matalin ja suurimmat virrannopeudet), keskiosan vaihettumisvyöhykkeeseen ja alaosan järvimäiseen osaan (levein, syvin ja hitaimmat virrannopeudet). Kalojen paikantamiseen käytettiin avovedessä kaikuluotausta ja kalalajien tunnistamiseen kurenuottausta (nuotan korkeus 5 m, pituus 92 m, solmuväli 5-40 mm) ja koeverkkosarjapyyntiä (verkon pituus 40 m, korkeus 1,8 m, 12-75 mm solmuväli). Rantavyöhykkeen kalastoa tutkittiin sähkökalastuksen avulla (kuva 7). Koekalastukset ja kaikuluotaukset tehtiin samoina ajan-kohtina touko-, elo- ja lokakuussa sekä päivä- että yöaikaan (Vehanen ym. 2002).



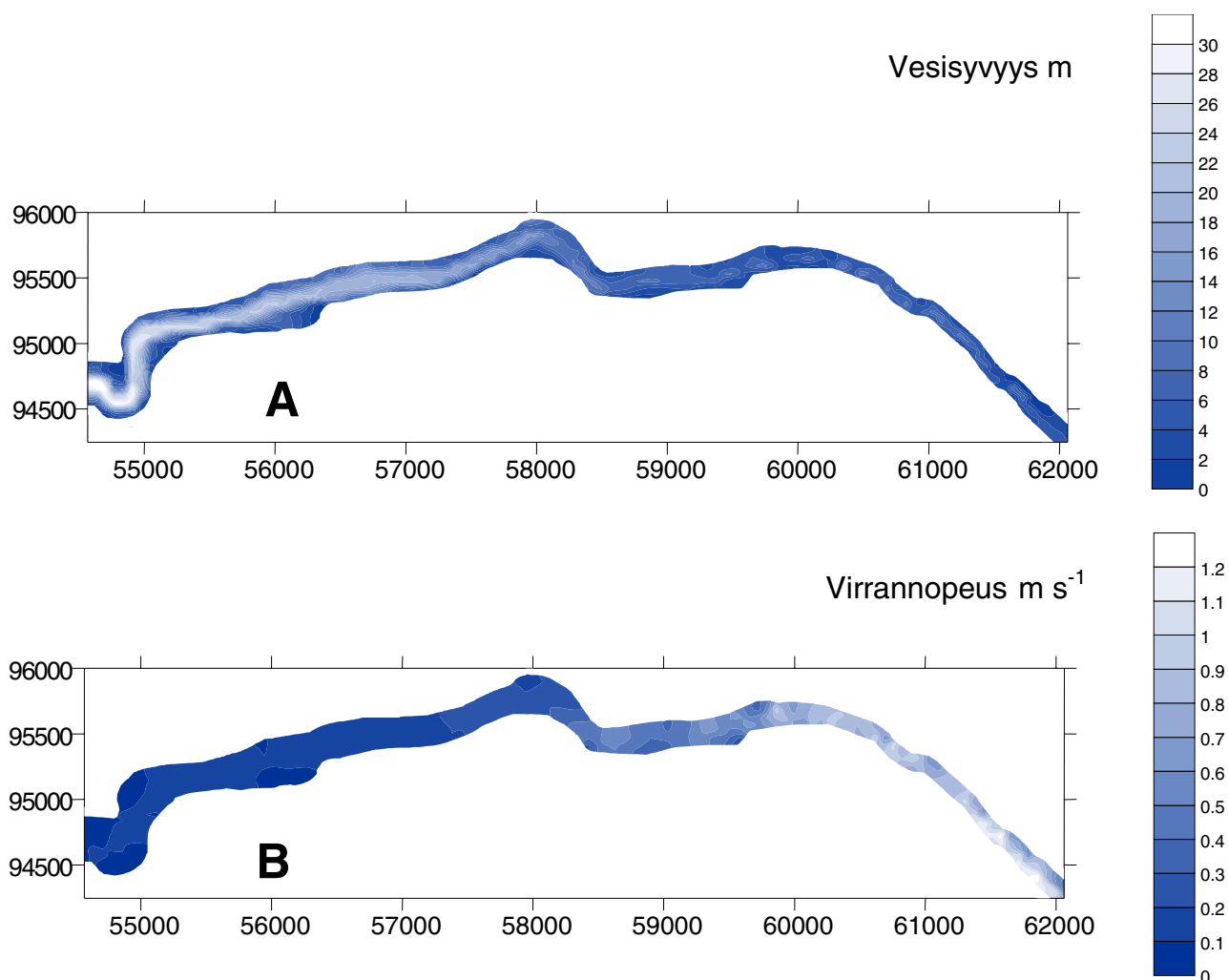
**Kuva 7. Pyhäkosken patoallas Pyhäkosken ja Pällin voimalaitosten välillä. Mustat neliöt kuvaavat sähkökalastusalueiden sijaintia ja katkoviivat kaiku-
luotauslinjoja. Poikkiviivat jakavat alueen altaan ylimpään jokimaiseen
osaan, keskiosan vaihtumisvyöhykkeeseen ja alaosan järvimäiseen osaan.**

Ympäristömuuttujien ja eri kalalajien lukumäärien (kappaletta näytteessä) välisiä yhteyksiä analysoitiin kanonisen korrespondenssianalyysin avulla (CCA) (McCune ja Meford 1999). Harvinaiset lajit (n=1) poistettiin analyysistä. Lajilukumäärää sähkökalastuksissa käytettiin kuvaamaan rannan lajistoa ja koekalastuksen lajilukumääriä avove-

dessä. Ympäristömuuttujina käytettiin kunkin näytteenottoaikan keskiyvyvyyttä ja keskimääräistä virrannopeutta sekä rantakalaston analyysissä myös kasvillisuuden varjostusta (Vehanen ym. 2002).

4.3.2.1. Kalayhteisö ja ympäristömuuttujat

Altaan yläosassa virrannopeudet olivat kaikissa tarkastelluissa virtaamatilanteissa suurempia kuin altaan muissa osissa (kuva 8). Virtaaman muuttuessa välillä $70 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ - $500 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ keskimääräinen virrannopeus kasvaa $1,05 \text{ m s}^{-1}$ altaan yläosassa, $0,44 \text{ m s}^{-1}$ altaan keskiosassa ja vain $0,13 \text{ m s}^{-1}$ altaan alimmassa järvimäisessä osassa. Vastaavasti myös vedenkorkeuksissa tapahtuvat muutokset ovat suurimpia altaan yläosassa ja pienimpiä altaan alaosassa. Kalojen kannalta altaan yläosaa voidaan siis sanoa erityisen muutosalttiiksi elinympäristöksi, kun taas alin osa on vakain ja vähiten muutosherkkä ympäristö.



Kuva 8. Vesisyvyydet (A) ja virrannopeudet (B) Pyhäkosken patoaltaassa $300 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ virtaamalla.

Kalatiheydet altaan eri osien välillä erosivat merkitsevästi toisistaan (ANOVA, $F=17,2$, $df=2$, $p<0,001$). Altaan ylimmässä osassa kalatiheydet olivat avovedessä erittäin alhaisia (keskiarvo \pm SE, 9 ± 8 kalaa ha^{-1}), mutta kasvoivat merkitsevästi altaan keski- (38 ± 16 kalaa ha^{-1}) ja erityisesti alaosassa (181 ± 72 kalaa ha^{-1}) (Vehanen ym. 2002).

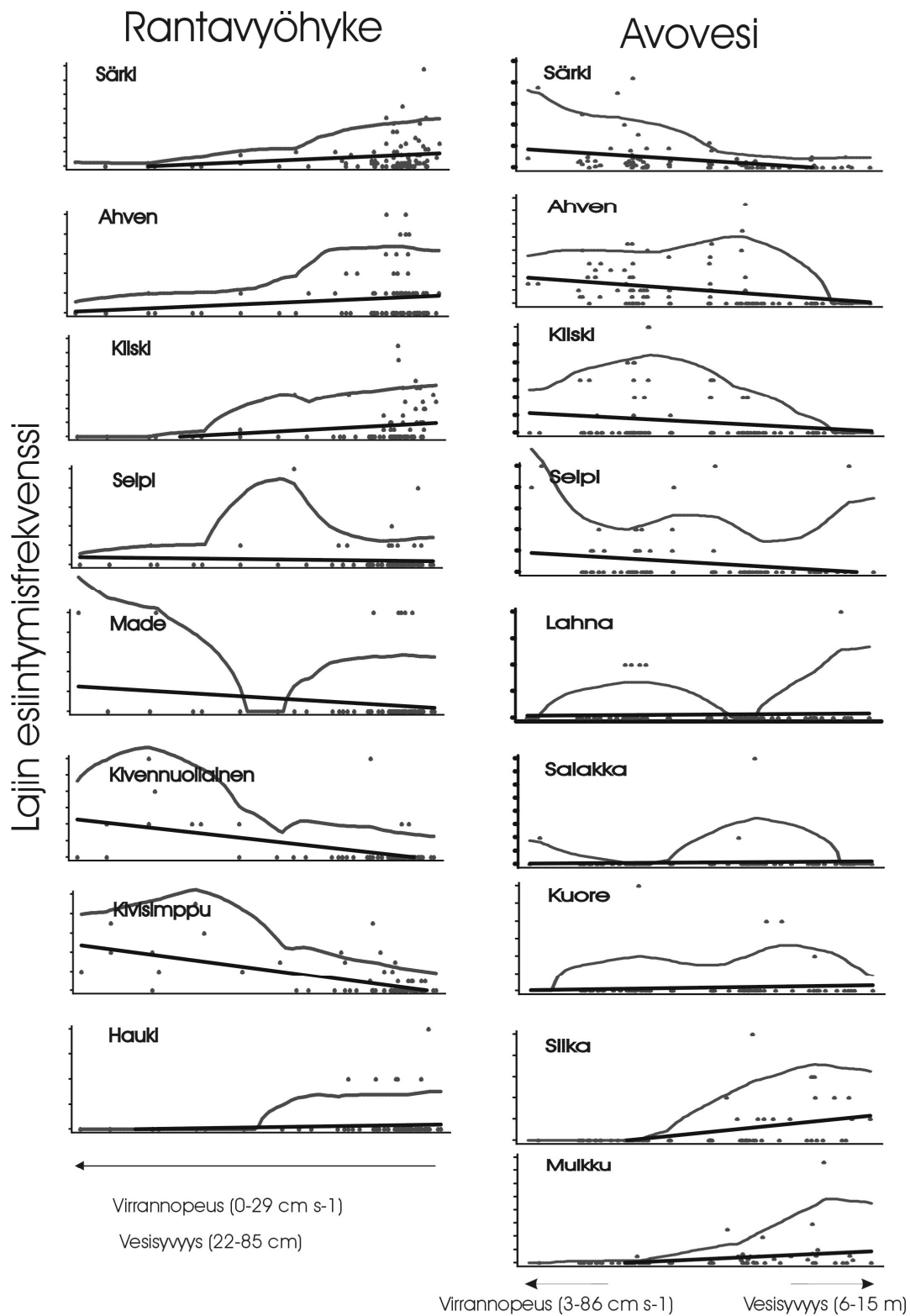
Sähkökalastuksissa altaan yläosasta tavattiin kymmenen lajia, keskiosasta kahdeksan ja alaosasta kuusi (Vehanen ym. 2002). Alaosankuusi lajia, särki, kivisimppu, kiiski, hauki, ahven ja made esiintyivät altaan kaikissa kolmessa osassa. Seipiä ja kivenuoliaista tavattiin ainoastaan keskiosassa ja yläosassa, kuoretta ja kymmenpiikkiä vain yläosasta. Kuoreesta ja kymmenpiikistä tavattiin vain yksi yksilö ylimmältä sähkökalastusalueelta.

Verkkosarja- ja kurenuottasaaliin lajeista seitsemän oli samoja kuin sähkökalastuksen saaliissa altaan rantavyöhykkeessä (ahven, hauki, kiiski, kuore, made, särki ja seipi). Pelkästään avovedestä tavattiin muikku, siika, taimen (vain yksi yksilö), salakka ja lahna. Lisäksi saatiin myös pyyntikokoisina istutettuja kirjolohia.

Rantakalastoaineiston CCA-analyysin kaksi ensimmäistä akselia selittivät 19,1 % lajilukumäärämatriisin vaihtelusta. Ensimmäinen CCA-akseli korreloi negatiivisesti virranopeuden ja vesisyvyyden kanssa, eli akseli on lähinnä gradientti jyrkistä ja nopeavirtaisista rannoista altaan yläosassa loiviin ja hidasvirtaisiin rantoihin altaan alaosassa. Pohjakaloihin lukeutuvien kivisimpun, kivenuoliaisen ja osin myös mateen esiintymisen optimi keskittyi altaan ylimpään osaan (suuret virranopeudet ja syvyydet, kuva 9). Tosin mateen esiintyminen oli kaksijakoista: madetta saatiin sekä altaan virtaavasta yläosasta että järvimäisestä alaosasta (kuva 9). Hauen, särjen, ahvenen ja kiiskan esiintyminen painottui altaan alaosiin. Seipiä ja haukea esiintyi kasvillisuuspeitteisillä alueilla muita lajeja useammin (Vehanen ym. 2002).

Avoveden kalastolle tehdyssä CCA-analyysissä kaksi ensimmäistä akselia selittivät 21,0 % lajilukumäärien vaihtelusta. (Vehanen ym. 2002). Ensimmäinen CCA- akseli korreloi positiivisesti vesisyvyyden kanssa ja negatiivisesti virranopeuden kanssa. Akseli ilmentääkin lisääntyvää vesisyvyyttä ja myös pienentyvää virranopeutta altaan avovedessä siirryttäessä altaan yläosasta alavirtaan. Siian ja muikun esiintymisen optimi painottui vahvasti syvään ja hitaasti virtaavaan avoveteen altaan alaosassa (kuva 9). Salakka, lahna ja kuore sijoittuvat akselin keskivälille kun taas kiiskan, ahvenen, säyneen ja särjen esiintymisen optimi oli suhteellisen matalassa ja nopeavirtaisessa avovedessä. Kaikista virtaavin osa altaan yläosassa oli käytännössä tyhjä kaloista avoveden osalta.

Työn tulosten mukaan voimakkaasti vaihtelevat ja korkeat virranopeudet altaan yläosassa olivat epäedullinen elinympäristö kaloille. Kalatiheydet kasvoivat alavirtaan mentäessä, samalla kun lyhytaikaissäädöstä johtuvien virtaamamuutosten vaikutus laimeni ja altaan geomorfologia muuttui. Kalayhteisön rakenne heijasti altaan muuttuvia fyysisiä olosuhteita vaihtuen pääosin pohjakaloja sisältävästä rantavesiyhteisöstä generalisteihin ja pelagisiin lajeihin altaan alaosassa. Kalojen elinympäristönkäyttöön vaikutti myös vuorokaudenajankohta ja vuodenaika: mitatut kalatiheydet olivat korkeimmat yöllä kuin päivällä ja kasvoivat syksyä kohti.



CCA- akseli 1

Kuva 9. Eri kalalajien esiintymisfrekvenssi Pyhäkosken patoaltaan rantavyöhykkeen sähkökalastuksissa ja avoveden koekalastuksissa suhteessa kanonisen korrespondenssianalyysin (CCA) ensimmäiseen akseliin (virranopeus, vesisyvyys). Suora jana on regressiosuora ja käyrä kattaa 95 % havainnoista.

5. Kiitokset

Tätä yhteenvetokirjoitusta varten Jukka Syrjänen antoi käyttöön Rutajoen habitaattitutkimusaineiston. Vastaavan aineiston Loukusajoelta toimitti käyttöömmme Pekka Laasonen. Molemmille heille lämmin kiitos.

6. Kirjallisuus

- Armour, C.L. ja Taylor, J.G. 1991. Evaluation of the Instream Flow Incremental Methodology among U.S. Fish and Wildlife Service field users. *Fisheries* 16 (5), s. 36-43.
- Bain, M.B., Finn, J.T. ja Booke, H.E. 1985. A quantitative method for sampling riverine microhabitats by electrofishing. *N. Am. J. Fisheries Management* 5, s. 489-493.
- Bain, M. ja Stevenson, N.J. 1999. Aquatic habitat assessment: common methods. American Fisheries Society. Bethesda, Maryland, USA. 216 s.
- Baltz, D. M. 1990. Autecology. Teoksessa Schreck, C.B. ja Moyle, P.B. Methods for fish biology, s. 585-607. American Fisheries Society, Bethesda, Maryland, USA.
- Baran, P., Delacoste, M., ja Lascaux, J.M. 1997. Variability of mesohabitat used by brown trout populations in The French Central Pyrenees. *Trans. Am. Fish. Soc.* 126, s. 747-757.
- Baras, E., Nindaba, J. ja Philippart, J.C. 1995. Microhabitat used in a 0+ rheophilous cyprinid assemblage: quantitative assessment of community structure and fish density. *Bull. Fr. Peche Piscic.* 337/338/339, s. 214-247.
- Baras, E. ja Philippart, J-L. 1996. Underwater biotelemetry. Proceedings. 1st conference on fish telemetry in Europe, University of Liege, Belgium.
- Bardonnnet, A., Gaudin, P. ja Persat, H. 1991. Microhabitats and diel downstream migration of young grayling (*Thymallus thymallus* L.). *Freshwat. Biol.* 26, s. 365-376.
- Bischoff, A. ja Freyhof, J. 1999. Seasonal shifts in day-time resource use of 0+ barbel, *Barbus barbus*. *Env. Biol. Fish.* 56, s. 199-212.
- Bless, R. 1982. Untersuchungen zur Substratpräferenz der Groppe, *Cottus gobio* Linneaus 1758. *Senckenbergiana biol.* 63, s. 161-165.
- Borgström, R., Brittain, J.E., Hasle, K., Skjølås, S. ja Dokk, J.G. 1996. Reduced recruitment in brown trout *Salmo trutta*, the role of interactions with the minnow *Phoxinus phoxinus*. *Nord. J. Freshw. Res.* 72, s. 30-38.
- Bovee, K. 1982. A guide to stream habitat analysis using the instream incremental flow methodology. Instream Flow Information Paper. 12, U. S. Wildlife Service.
- Bovee, K. 1986. Development and evaluation of habitat suitability criteria for use in the instream flow incremental methodology. Instream Flow Information Paper no. 21. U.S. Fish and Wildlife Service.
- Bremset, G. 1999. Young Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) and brown trout (*Salmo trutta* L.) inhabiting the deep pool habitat, with special reference to their habitat use, habitat preferences and competitive interactions. Dr. scient. thesis. Norwegian University of Science and Technology. Trondheim. 40 s.
- Bremset, G. ja Berg, O.K. 1997. Density, size-at-age, and distribution of young Atlantic salmon (*Salmo salar*) and brown trout (*Salmo trutta*) in deep river pools. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 54, s. 2827-2836.
- Capra, H. 1995. Amerioration des modeles predictifs d'habitat de la truite fario: echelles d'enhantillonage et integration des chroniques hydrologiques. These de Doctorat, Universite Lyon 1, Cemagref BEA-LHQ, 281 s.
- Casselman, J.M., Penczak, T., Leon, C., Mann, R.H.K., Holcik, J. ja Woitowich, W.A. 1990. An evaluation of fish sampling methodologies for large rivers. *Polskie Archiwum Hydrobiologii* 37, s. 521-551.

- Clough, S., Garner, P., Deans, D. ja Ladle, M. 1998. Postspawning movements and habitat selection of dace in the River Frome, Dorset, southern England. *J. Fish Biol.* 53, s. 1060-1070.
- Copp, G.H. ja Garner, P. 1995. Evaluating the microhabitat use of freshwater fish larvae and juveniles with point abundance sampling by electrofishing. *Folia Zoologica* 44, s. 145-158.
- Cowx, I. ja Welcomme, R. 1998. Rehabilitation of rivers for fish. Fishing News Books. Blackwell Science Division. Alden Press, Oxford. 260 s.
- Degerman, E., Näslund, I. ja Sers, B. 2000. Stream habitat use and diet of juvenile (0+) brown trout and grayling in sympatry. *Ecol. Freshwat. Fish* 9, s. 191-201.
- Eklöv, A.G., Greenberg, L.A. ja Kristiansen, H. 1994. The effect of depth on the interaction between perch (*Perca fluviatilis*) and minnow (*Phoxinus phoxinus*). *Ecol. Freshwat. Fish* 3, s. 1-8.
- Erkinaro, H. ja Erkinaro, J. 1998. Feeding of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., parr in the subarctic River Teno and three tributaries in northernmost Finland. *Ecol. Freshwat. Fish* 7, s. 13-24.
- Fausch, K., Hawkes, C.L., ja Parsons, M.G. 1988. Models that predict standing crop of stream fish from habitat variables: 1950-1985. U.S. Forest Service, General Technical Report PNW-213.
- Freeman, M.C., Zachary, H.B. ja Crance, J.H. 1997. Transferability of habitat suitability criteria for fishes in warwater streams. *N. Am. J. Fish. Management* 17, s. 20-31.
- Gabler, H.-M., Amundsen, P.-A. ja Herfindal, T. 2001. Diet segregation between introduced bullhead (*Cottus gobio* L.) and atlantic salmon parr (*Salmo salar* L.) in a sub-Arctic river. *Arch Hydrobiol.* 151(4), s. 609-625.
- Gardiner, W.R. 1984. Estimating population densities of salmonids in deep water in streams. *J. Fish Biol.* 24, s. 41-49.
- Garner, P. 1997. Effects of variable discharge on the velocity use and shoaling behaviour of *Phoxinus phoxinus*. *J. Fish Biol.* 50, s. 1214-1220.
- Garner, P., Glough, S., Griffiths, S.W., Deans, D. ja Ibbotson, A. 1998. Use of shallow marginal habitat by *Phoxinus phoxinus*: a trade-off between temperature and food? *J. Fish Biol.* 52, s. 600-609.
- Gaudin, P. ja Gaillere, L. 1990. Microdistribution of *Cottus gobio* L. and fry of *Salmo trutta* L. in a first order stream. *Polskie Archiwum Hydrobiologii* 37, s. 81-93.
- Ginot V. ja Souchon Y. 1995. EVHA, version 1.0. Un logiciel d'évaluation de l'habitat physique du poisson en riviere. Guide de methodologique. CEMAGREF-LYON, 3 bis quai Chauveau, 69336 Lyon Cedex 09, France
- Ginot V. ja Trocherie F. 1995. EVHA, version 1.0. Un logiciel d'évaluation de l'habitat physique du poisson en riviere. Guide de l'utilisateur. CEMAGREF-LYON, 3 bis quai Chauveau, 69336 Lyon Cedex 09, France.
- Greenberg, L., Svendsen, P. ja Harby, A. 1996. Availability of microhabitats and their use by brown trout (*Salmo trutta*) and grayling (*Thymallus thymallus*) in the River Vojmån, Sweden. *Regul. Rivers Res. Manage.* 12, s. 287-303.
- Greenberg, L. 1999. Effects of predation and discharge on habitat use by brown trout, *Salmo trutta*, and grayling, *Thymallus thymallus*, in artificial streams. *Arch. Hydrobiol.* 145, s. 433-446.
- Greenberg, L.A. ja Giller, P.S. 2000. The potential of flat-bed passive intergrated transponder antennae for studying habitat use by stream fishes. *Ecol. Freshwat. Fish* 9, s. 74-80.

- Guay, J.C., Boisclair, D., Rioux, D., Leclerc, M., Lapointe, M. ja Legendre, P. 2000. Development and validation of numerical habitat models for juveniles of Atlantic salmon (*Salmo salar*). Can. J. Fish. Aquat. Sci. 57, s. 2065–2075.
- Haapala, A. Mäki-Petäys, A. ja Huusko, A. 1998. Lohen jokipoikaselle soveltuva elinympäristö ja sen käyttö – kirjallisuusselvitys. Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitos. Kalatutkimuksia – Fiskundersökningar 146, 21 s.
- Haapala, A. ja Muotka, T. 1998. Seasonal dynamics of detritus and associated macro-invertebrates in a channelized boreal stream. Arch. Hydrobiol. 142, s. 171-189.
- Heggenes, J. 1989. Physical habitat selection by brown trout (*Salmo trutta*) in riverine systems. Nord. J. Freshw. Res. 64, s. 74-90.
- Heggenes, J. 1990. Habitat utilization and preferences in juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) in streams. Regul. Rivers Res. Manage. 5, s. 341-354.
- Heggenes, J. 1994. Physical habitat selection by brown trout (*Salmo trutta*) and young Atlantic salmon (*Salmo salar*) in spatially and temporally heterogenous streams: implications on habitat hydraulics. Proceedings of the 1st International Symposium on Habitat Hydraulics. Trondheim. The Norwegian Institute of Technology. s. 12-30.
- Heggenes, J. 2002. Flexible summer habitat selection by wild, allopatric brown trout in lotic environments. Trans. Am. Fish. Soc. 131, s. 287-298.
- Heggenes, J. ja Saltveit, S.J. 1990. Seasonal and spatial microhabitat selection and segregation in young Atlantic salmon, *Salmo salar* L, and brown trout, *Salmo trutta* L, in a Norwegian river. J. Fish Biol. 36, s. 707-720.
- Heggenes, J., Brabrand, Å. ja Salveit, J.S. 1990. Comparison of three methods for studies of stream habitat use by brown trout and Atlantic salmon. Trans. Am. Fish. Soc. 199, s. 101-111.
- Heggenes, J., Bagliniere, J.L. ja Cunjak, R. A. 1999. Spatial niche variability for young Atlantic salmon (*Salmo salar*) and brown trout (*Salmo trutta*) in heterogenous streams. Ecol. Freshwat. Fish. 8, s. 1-21.
- Hesthagen, T., Hegge, O. ja Skurdal, J. 1992. Food choice and vertical distribution of European minnow, *Phoxinus phoxinus*, and young native and stocked brown trout, *Salmo trutta*, in the littoral zone of a subalpine lake. Nord. J. Freshw. Res. 67, s. 72-76.
- Huusko, A. 1990. Kuusinkijoen vesistöalueen kalatalousselvitys. Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitos, Kalatutkimuksia – Fiskundersökningar 14, 235 s.
- Huusko, A. ja Yrjänä, T. 1995. Evaluation de la restauration des rivières chenalises pour le flottage du bois: étude du cas de la rivière Kutinjoki, Finlande du nord. Bull. Fr. Peche Piscic. 337/338/339, s. 407-413.
- Huusko, A. ja Yrjänä, T. 1997. Effects of instream enhancement structures on brown trout habitat availability in a channelized boreal river: a PHABSIM approach. Fisheries Management and Ecology 4, s. 101-114.
- Jager, H. I. ja Pert, E. J. 1997. Testing the independence of microhabitat preferences and flow. Trans. Am. Fish. Soc. 126, s. 537-540.
- Jacobsen, O.J. 1979. Substrate preference in the minnow (*Phoxinus phoxinus* L.). Polskie Archiwum Hydrobiologii 26(3), s. 371-378.
- Jutila, E. ja Pruuki, V. 1988. The enhancement of the salmon stocks in the Simojoki and Tornionjoki rivers by stocking parr in the rapids. Aqua Fennica 18(1), s. 93-99.
- Jørgensen, L., Amundsen, P.-A., Gabler, H.-M., Halvorsen, M., Erkinaro, J. ja Niemelä, E. 1999. Spatial distribution of Atlantic salmon parr (*Salmo salar* L.) and bull-

- head (*Cottus gobio* L.) in lotic and lentic habitats of a diversified watercourse in northern Fennoscandia. Fisheries Research 41, s. 201-211.
- Karlström, Ö. 1977. Habitat selection of 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 s.
- Korhonen, P., Huusko, A. ja Mäki-Petäys, A. 1998. Koskikunnostuksen aiheuttamat muutokset taimenen elinympäristössä Hossanjoella. Kainuun ympäristökeskuksen moniste nro 1, 37 s.
- Koutaniemi, L. ja Kuusela, K. 1993. Paanajärvi basin and basic features of its hydro-geography, NE Finland/NW Karelia. Oulanka Reports 12, s. 71-85.
- Krause, J., Cheng, D.J.-S., Kirkman, E., ja Ruxton, G.D. 2000. Species-specific patterns of refuge use in fish: the role of metabolic expenditure and body length. Behaviour 137, s. 1113-1127.
- Kylmänen, I., Huusko, A., Vehanen, T. ja Sirniö, V-P. 2001. Aquatic habitat mapping by the ground-penetrating radar. Teoksessa Nishida, T., Kailola, P.J. ja Hollingworth, C.E. (toim.) Proceedings of the first Symposium on Geographic Information Systems (GIS) in fishery science, s. 186-194. Seattle, Washington, U.S.A. 2-4 March 1999.
- Lahti, M. 1999. Elinympäristömalli vesistöjen kunnostusten suunnittelussa. Tutkimusraportteja – Fortum 02/99. 153 s.
- Lahti, M. 2000. Pälli-Pyhäkoski virtauslaskennat. Fortum, Ympäristö ja kemia. Moniste. Helsinki.
- Levesley, P.B. ja Magurran, A.E. 1988. Population differences in the reaction of minnows to alarm substance. J. Fish Biol. 32, s. 699-706.
- Magurran, A.E. 1989. Acquired recognition of predator odour in the European minnow (*Phoxinus phoxinus*). Ethology 82, s. 216-223.
- Malavoi, J. R. ja Souchon, Y. 1989. Methodologie de description et quantification des variables morphodynamiques d'un cours d'eau a fond caillouteux. Exemple d'une station sur la Filiere (Haute Savoie). Revue de geographie de Lyon 64, s. 252-259.
- Mallet, J.P., Lamouroux, N., Sagnes, P. ja Persat, H. 2000. Habitat preferences of European grayling in a medium size stream, the Ain river, France. J. Fish Biol. 56, s. 1312-1326.
- Matthews, K. 1996. Habitat selection and movement patterns of California golden trout in degraded and recovering stream sections in the golden trout wilderness, California. N. Am. J. Fisheries Management. 16, s. 579-590.
- McCune, B. ja Mefford, M.J. 1999. PC-ORD. Multivariate analysis of ecological data, version 4. MjM Software Design, Gleneden Beach, Oregon, USA.
- Muotka, T., Mäki-Petäys, A., Kreivi, P. ja Högmänder, H. 1999. Spatial associations between lotic fish, macroinvertebrate prey and the stream habitat: a multi-scale approach. Boreal Environment Research 3, s. 371-380.
- Mäki-Petäys, A., Muotka, T., Huusko, A., Tikkanen, P. ja Kreivi, P. 1997. Seasonal changes in habitat use and preferences by juvenile brown trout, *Salmo trutta*, in a northern boreal river. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 54, s. 520-530.
- Mäki-Petäys, A., Huusko, A., Kreivi, P. ja Muotka, T. 2001. Comparative habitat use of juvenile brown trout (*Salmo trutta* L.) and sculpin (*Cottus poecilopus* Heckel). Oulanka Reports 25, s. 27.
- Mäki-Petäys, A., Muotka, T., Huusko, A ja Erkinaro, J. 2002. Transferability of habitat preference criteria of juvenile Atlantic salmon. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 59, s. 218-228.

- Nykänen, M. ja Korhonen, P. 2001. Diet and growth of post-emergent grayling (*Thymallus thymallus* L.) in three boreal rivers. Oulanka Reports 25, s. 29-31.
- Nykänen, M., Huusko, A. ja Mäki-Petäys, A. 2001. Seasonal changes in the habitat use and movements of adult European grayling in a large subarctic river. J. Fish Biol. 58, s. 506-519.
- Nykänen, M. ja Huusko, A. 2002. Utility of habitat preference criteria for predicting microdistributions of larval European grayling. Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitos. Julkaisematon käsikirjoitus. Paltamo.
- Nykänen, M. ja Huusko, A. 2003. Size-related changes in habitat selection by larval grayling (*Thymallus thymallus*). Ecol. Freshwat. Fish 12, s. 127-133.
- Ovidio, M., Philippart, C-L. ja Baras, E. 2000. Methodological bias in home range and mobility estimates when locating radio-tagged trout, *Salmo trutta*, at different time intervals. Aquatic Living Resources 13, s. 449-454.
- Persat, H. 1991. The efficiency of electric fishing in fish population studies: an experiment on grayling (*Thymallus thymallus*). Verh. Internat. Verein. Limnol. 24, s. 2432-2436.
- Porttikivi, R. 1985. Kunnostuksen tekninen toteutus. Vesihallituksen monistesarja 342, s. 31-40.
- Prenda, J. Armitage, P.D. ja Grayston, A. 1997. Habitat use by the fish assemblages of two chalk streams. J. Fish Biol. 51, s. 64-79.
- Rabeni, C.F. ja Sova, S.P. 1996. Integrating biological realism into habitat restoration and conservation strategies for small streams. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 53, s. 252-259.
- Rakowitz, G. ja Zweimuller, I. 2000. Influence of diurnal behaviour rhythms and water-level fluctuations on the migratory activities of fish in a backwater of the River Danube: a hydroacoustic study. Aquatic Living Resources 13, s. 319-326.
- Roussel, J.M. ja A. Bardonnnet. 1997. Diel and seasonal patterns of habitat use by fish in a natural salmonid brook: an approach to the functional role of the riffle-pool sequence. Bull. Fr. Pêche Piscic. 346, s. 573-588.
- Roussel, J.-M., Haro, A. ja Cunjak, R.A. 2000. Field test of a new method for tracking small fishes in shallow rivers using passive intergrated transponder (PIT) technology. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 57, s. 1326-1329.
- Sagnes, P., Gaudin, P. ja Statzner, B. 1997. Shifts in morphometrics and their relation to hydrodynamic potential and habitat use during grayling ontogenesis. J. Fish Biol. 50, s. 846-858.
- Scott, A. 1985. Distribution, growth, and feeding of postemergent grayling *Thymallus thymallus* in an English river. Trans. Am. Fish. Soc. 114, s. 525-531.
- Sempeski, P. ja Gaudin, P. 1995a. Habitat selection by grayling-II. Preliminary results on larval and juvenile daytime habitats. J. Fish Biol. 47, s. 345-349.
- Sempeski, P. ja Gaudin, P. 1995b. Size-related changes in the diel distribution of young grayling (*Thymallus thymallus*). Can. J. Fish. Aquat. Sci. 52, s. 1842-1848.
- Sempeski, P. ja Gaudin, P. 1995c. Construction of habitat preference curves for spawning sites and young stages of grayling (*Thymallus thymallus*, L.). Bull. Fr. Peche Piscic. 337/338/339, s. 277-282.
- Simonovic, P.D., Garner, P., Eastwood, E.A., Kováč, V. ja Copp, G.H. 1999. Correspondence between ontogenetic shifts in morphology and habitat use in minnow *Phoxinus phoxinus*. Env. Biol. Fish. 56, s. 117-128.

- Souchon, T., Trochiere, F., Fragnoud, E. ja Lacombe, C. 1989. Les modeles numeriques des microhabitats des poissons: application et nouveaux developpements. *Revue des Sciences de l'Eau* 2 (4), s. 807-830.
- Stalnaker, C., Lamb, B. L., Henriksen, J., Bovee, K. ja Bartholow, J. 1995. The in-stream flow incremental methodology. A primer for IFIM. U.S. Department of the Interior, National Biological Service. Washington D.C. Biological Report 29. 46 s.
- Stanley, J.G. ja Trial, J.G. 1995. Habitat suitability index models: nonmigratory freshwater stages of Atlantic salmon. U.S. Dep. Interior, Nat. Biol. Serv., Biological Science Report 3, 17 s.
- Thevenet, A. ja Statzner, B. 1999. Linking fluvial fish community to physical habitat in large woody debris: sampling effort, accuracy and precision. *Arch. Hydrobiol.* 145, s. 57-77.
- Thomas, J. A. ja Bovee, K. D. 1993. Application and testing of a procedure to evaluate transferability of habitat suitability criteria. *Regul. Rivers Res. Manage.* 8, s. 285-294.
- Thorfve, S. 2000. Comparison of capture efficiency between different electrofishing methods on European grayling *Thymallus thymallus* (L.) and brown trout *Salmo trutta* (L.). *Polskie Archiwum Hydrobiologii* 47, s. 143-151.
- Törmälä, S. 1983. Vesiasetuksen 53§:n mukainen avustavan virkamiehen lausunto katselmustoimitukseen, joka koskee Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitoksen hakemusta veden johtamiseksi Kivesjärvestä Hakasuon kalanviljelylaitokselle sekä jätevesien johtamiseksi Varisjokeen ym. Paltamon kunnassa. Moniste, Kainuun ympäristökeskus. 9.9.1983. Kajaani. 28s.
- Underwood, A. 1986. The analysis of competition by field experiments. Teoksessa Kikkawa, J. ja Anderson, D. J. (toim.) *Community ecology: pattern and process*. Melbourne: Blackwell. s. 240-268.
- Vadas, R. L. Jr. 1992. Seasonal habitat use, species associations, and assemblage structure of forage fishes in Goose Creek, Northern Virginia. 2. Mesohabitat patterns. *J. Freshwater Ecol.* 7, s. 149-164.
- Vehanen, T. 1997. Fish and fisheries in large regulated peaking-power river reservoirs in northern Finland, with special reference to the efficiency of brown trout and rainbow trout stocking. *Regul. Rivers Res. Manage.* 13, s. 1-11.
- Vehanen, T. ja Riihimäki, J. 1999. Integrating environmental characteristics and fisheries management in northern Finland river impoundments. *Environmental Management* 23, s. 551-558.
- Vehanen, T., Bjerke, P.L., Heggenes, J. Huusko, A. ja Mäki-Petäys, A. 2000. Effect of fluctuating flow and temperature on cover type selection and behaviour by juvenile brown trout in artificial flumes. *J. Fish Biol.* 56, s. 923-937.
- Vehanen, T., Jurvelius, J. ja Lahti, M. 2002. Spatial and temporal patterns in the fish assemblage of a short-term regulated river reservoir. Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitos. Julkaisematon käsikirjoitus. Oulu.
- Vismara, R., Azzellino, A., Bosi, R., Crosa, G. ja Gentili, G. 2001. Habitat suitability curves for brown trout (*Salmo trutta fario* L.) in the River Adda, Northern Italy: Comparing univariate and multivariate approaches. *Regul. Rivers Res. Manage.* 17, s. 37-50.
- Watkins, M.S., Doherty, S. ja G.H. Copp. 1997. Microhabitat use by 0+ and older fishes in a small English chalk stream. *J. Fish Biol.* 50, s. 1010-1024.
- Welton, J. S., Mills, C. A. ja Rendle, E. L. 1983. Food and habitat partitioning in two small benthic fishes, *Noemacheilus barbatulus* and *Gottus gobio* L. *Arch. Hydrobiol.* 97, s. 434-454.

Wilkinson, L., Hill, M., Miceli, S., Birkenbeuel ja Vang, E. 1992. SYSTAT for Windows: Graphics, Version 5 Edition. Evanston, IL: Systat, Inc.

Yrjänä, T. 1998. Virtavesikalojen elinympäristön parantaminen. Lisensiaattitutkielma. Oulun yliopisto, Biologian laitos. 27 s.

LIITE: Suomessa tehtyjä virtavesikalojen elinympäristönvalintaa käsitteleviä julkaisuja.

- Erkinaro, J. 1997. Habitat shifts of juvenile Atlantic salmon in northern rivers. Migration patterns, juvenile production and life histories. Acta Universitatis Ouluensis A 293, 32 s.
- Haapala, A., Mäki-Petäys, A. ja Huusko, A. 1998. Lohen jokipoikasille soveltuva elinympäristö ja sen käyttö. Kalatutkimuksia - Fiskundersökningar 146. 21 s. Helsinki.
- Huusko, A. 1990. Kuusinkijoen vesistöalueen kalatalousselvitys. Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitos. Kalatutkimuksia-Fiskundersökningar 14. 238 s. Helsinki.
- Huusko, A. ja Yrjänä, T. 1997. Effects of instream enhancement structures on brown trout, *Salmo trutta*, habitat availability in a channelized boreal river: a PHABSIM approach. Fisheries Management and Ecology 4, s. 453-466.
- Huusko, A., Korhonen, P., Riihimäki, J. 1999. Elinympäristöjen arviointi. Teoksessa: Böhling, P., Rahikainen, M. (toim.) Kalataloustarkkailu: Periaatteet ja menetelmät. Helsinki: Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitos. s. 41-49.
- Järvisalo, O., Heikkilä, T. ja Kärkkäinen, P. 1984. Järvi- ja koskivesien kutuympäristö kunnostetussa Äyskoskessa. Vesihallituksen monisteita 255, 18.
- Kenttämies, K., Ekholm, P., Huusko, A., Koskenniemi, E., Lepistö, L., Mannio, J., Nakari, T., Ollila, M., Rask, M., Toivonen, H. ja Vuoristo, H. 1997. Country paper of Finland. Teoksessa van der Kraats, J. A. (toim.). Let the fish speak. The quality of aquatic ecosystems as an indicator for sustainable water management. Fourth EurAqua Technical Review, s. 47-61.
- Korhonen, P., Huusko, A. ja Mäki-Petäys, A. 1998. Koskikunnostuksen aiheuttamat muutokset taimenen elinympäristössä Hossanjoella. Kainuun ympäristökeskuksen moniste 1. 39 s. Kajaani.
- Kreivi, P., Muotka, T., Tikkanen, P., Huusko, A., Mäki-Petäys, A ja Kuusela, K. 1995. Taimenen poikasten ravinnonkäyttö Kuusamon Kuusinkijossa. Kalatutkimuksia - Fiskundersökningar 97. 32 s. Helsinki.
- Kylmänen, I., Huusko, A., Vehanen, T. ja Sirniö, V-P. 2001. Aquatic habitat mapping by the ground-penetrating radar. Teoksessa Nishida, T., Kailola, P.J. ja Hollingworth, C. E. (toim.) Proceedings of the first international symposium on geographic information system (GIS) in fishery sciences. s. 186-194. Fishery GIS research group. Saitama. Japan.
- Muotka, T. 1993. Microhabitat use by predaceous stream insects in relation to seasonal changes in prey availability. Annales Zool. Fennici 30, s. 287-297.
- Mäki-Petäys, A., Muotka, T., Tikkanen, P., Huusko, A., Kreivi, P. ja Kuusela, K. 1994. Kokoluokkien väliset erot taimenen poikasten mikrohabitaatin valinnassa. Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitos. Kalatutkimuksia-Fiskundersökningar 80, 38 s. Helsinki.
- Mäki-Petäys A., Muotka T., Huusko A., Tikkanen P. ja Kreivi P. 1997. Seasonal changes in microhabitat use and preference by juvenile brown trout *Salmo trutta* in a northern boreal river. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 54, s. 520-530.
- Mäki-Petäys, A., Muotka T., Huusko A. 1999. Densities of juvenile brown trout, *Salmo trutta*, in two subarctic rivers: assessing the predictive capability of habitat preference indices. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 56, s. 1420-1427.

- Mäki-Petäys, A. 1999. Habitat requirements of juvenile salmonids: towards ecologically-based fisheries management in boreal streams. *Acta Universitatis Ouluensis A* 322, 29 s.
- Mäki-Petäys, A., Vehanen, T ja Muotka, T. 2000. Microhabitat use by age-0 brown trout and grayling: seasonal responses to streambed restoration under different flows. *Trans. Am. Fish. Soc.* 129, s. 771-781.
- Mäki-Petäys, A., Huusko, A. ja Kreivi, P. 2000. Järvilohen poikasten elinympäristövaatimukset kesällä ja syksyllä. *Kalatutkimuksia Fiskundersökningar* 166. 15 s. Helsinki.
- Mäki-Petäys, A., Huusko, A., Hyvärinen, P. 2000. Tutkimuslaitos panostaa kokeelliseen virtaavien vesien tutkimukseen. *Apaja* 2/2000, s. 3-4.
- Mäki-Petäys, A., Huusko, A., Kreivi, P. ja Muotka, T. 2001. Comparative habitat use by juvenile brown trout (*Salmo trutta* L.) and sculpin (*Cottus poecilopus* Heckel). *Oulanka Reports* 25, s. 27.
- Mäki-Petäys, A., Huusko, A., Erkinaro, J. ja Muotka, T. 2002. Transferability of habitat suitability criteria of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 59, s. 218-228.
- Nykänen, M. ja Huusko, A. 1999. Harjuksen elinympäristövaatimukset virtavesissä. *Kirjallisuusselvitys. Kalatutkimuksia - Fiskundersökningar* 156. 23 s. Helsinki.
- Nykänen, M. 2000. Suomen harjuskantojen tila, hoitotoimet ja viljely. Selvitys erityisesti istutuksin tehtävien hoitotoimenpiteiden kehittämisen taustaksi. Kala- ja riistaportteja nro 206. 39 ss. Paltamo.
- Nykänen, M., Huusko, A. ja Mäki-Petäys, A. 2001. Seasonal changes in the habitat use and movements of adult European grayling in a large subarctic river. *J. Fish. Biol.* 58, s. 506-519.
- Nykänen, M. ja Huusko, A. 2001. Harjuskantojen hoito myötätuulessa. *Erä* 3, s. 10-11.
- Nykänen, M. ja A. Huusko 2001. Suomalainen harjus kutee yleiseurooppalaiseen tyyliin. *Suomen Kalastuslehti* 105 (6), s.14-17.
- Nykänen, M. ja Huusko, A. 2002. Suitability criteria for spawning habitat of riverine European grayling. *J. Fish Biol.* 60, s. 1351-1354.
- Nykänen, M. ja Huusko, A. 2003. Size-related changes in habitat selection by larval grayling (*Thymallus thymallus*). *Ecol. Freshwat. Fish.* 12, s. 127-133.
- Piironen, J., Makkonen, J. ja van der Meer, O. 1999. Järvilohelle ja -taimenelle soveltuvan elinympäristön määrä Ala-Koitaajoella mikrohabitaattimallin perusteella. Teoksessa: J. Makkonen (toim.) Saimaan järvilohen elinolosuhteiden parantaminen. s. 3-41. Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitos. *Kalatutkimuksia – Fiskundersökningar* 155. 97 s.
- Vehanen, T. ja Huusko, A. 2002. Behaviour and habitat use of young-of-the-year Atlantic salmon (*Salmo salar*) in decreasing water temperatures in artificial streams. *Archi Hydrobiol.* 154, s. 133-150.
- Vehanen, T., Mäki-Petäys, A., Aspi, J. ja Muotka, T. 1999. Intercohort competition causes spatial segregation in brown trout in artificial streams. *J. Fish. Biol.* 55, s. 35-46.
- Vehanen, T., Huusko, A., Yrjänä, T., Kylmänen, I., Sirniö, V-P ja Lahti, M. 2000. Habitat restoration in large hydropeaking impoundments in Finland: Problems and solutions. *Proceedings of an International conference: Protection and restoration of the environment V. Thassos, Greece. Volume II*, s. 683-690.

Vehanen, T., Bjerke, P-L., Heggenes, J., Huusko, A. ja Mäki-Petäys, A. 2000. Effect of fluctuating flow and temperature on cover type selection and behaviour by juvenile brown trout in artificial flumes. J. Fish Biol. 56, s. 923-937.

Vehanen, T, Huusko, A., Yrjänä, T, Lahti, M ja Mäki-Petäys, A. 2003. Habitat preference of grayling (*Thymallus thymallus*) in an artificially modified, hydropeaking riverbed: a contribution to understand the effectiveness of habitat enhancement measures. J Appl. Ichtyol. 19, s. 15-20.