

KALA- JA RIISTARAPORTTEJA nro 316

Ari Huusko
Petri Kreivi

Virtavesikalojen talvi - elämää muuttuvissa jääoloissa

Helsinki 2004

Ari Huusko ja Petri Kreivi

Virtavesikalojen talvi – elämää muuttuvissa jääoloissa

Tutkimusraportti

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

Talvella on keskeinen asema pohjoisten alueiden luonnonolosuhteiden kierrossa. Talven merkittävästä asemasta huolimatta kvantitatiiviset perustiedot virtavesikalojen käyttäytymisestä, elinympäristönvalinnasta, erilaisten jokielinympäristöjen soveltuvuudesta jokikalojen talvehtimiseen ja talviaikaisesta eloonjäännistä niissä ovat sangen puutteellisia. Vasta viime vuosikymmenen aikana virinnyt kiinnostus vesiluonnon talvitutkimukseen ja osittain myös tutkimusvälineistön kehitys talviolosuhteisiin soveltuvaksi on tuonut uutta tietoa kalojen talviekologiasta virtavesissä. Tässä artikkelissa luodaan kirjallisuuden perusteella katsaus virtavesikalojen, lähinnä lohikalojen, käyttäytymiseen, elinympäristönvalintaan ja eloonjäämiseen talvisessa joessa. Jokien talvisiin olosuhteisiin vaikuttaa voimakkaasti jäätyminen, jonka dynamiikasta tuodaan esille keskeisiä elementtejä. Kirjoituksessa pohditaan myös virtavesikalojen talviekologian ja jokielinympäristöjen arviointiin liittyviä tutkimustarpeita.

Lohikalat, talvi, jääolot, elinympäristö

Kala- ja riistaraportteja 316

951-776-449-9

1238-3325

14 s.

Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitos
Kainuun kalantutkimus ja vesiviljely
Manamansalontie 90
88300 PALTAMO
Puh. 020 575 640 Faksi 020 575 649

Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitos
Pukinmäen aukio 4, PL 6
00721 HELSINKI
Puh. 020 575 11 Faksi 020 575 201

Sisällys

1. JOHDANTO.....	1
2. JÄITÄ JOKA LÄHTÖÖN – JOKIEN JÄÄTYMINEN JA JÄÄILMIÖT.....	2
3. ELÄMÄÄ MUUTTUVISSA JÄÄOLOISSA.....	5
3.1. Sopeutuminen talveen – kylmä kangistaa ja käyttäytyminen muuttuu	5
3.2. Olinpaikanvalintaa määrää suojaisuus	6
3.3. Kuoleeko talveen vai ei.....	7
4. IHMISTOIMINTA ÄÄREVÖITTÄÄ ENTISESTÄÄN ANKARIA TALVIOLOSUHTEITA	9
5. TALVEEN LIITTYVÄ TIEDONTARVE ON SUURI.....	10
6. KIRJALLISUUS.....	11

1. Johdanto

Talvella on keskeinen asema pohjoisten alueiden luonnonolosuhteiden kierrossa. Maantieteellisestä sijainnista riippuen talvi kestää 4–10 kk lauhkean ja arktisen vyöhykkeen eri osissa. Ajatus talvesta rauhallisena ja 'uinuvana' ajanjaksona ei päde pohjoisiin jokiin, sillä talvikausi näissä on usein verraten dynaaminen jakso, jota luonnehtivat matalat lämpötilat, jäätyminen ja erilaiset jääilmiöt, pienet virtaamat ja vähentynyt auringon lämpösäteily ja valon määrä. Selviytyäkseen ankarista olosuhteista kalat ottavat talven haasteet vastaan monenlaisin keinoin, kuten esimerkiksi muuttamalla vuorokausirytmιάän, vaihtamalla olinpaikkaansa joko paikallisesti tai vaeltamalla suotuisemmille alueille ja sopeutumalla fysiologisesti matalaan lämpötilaan vähentämällä energian kulutusta (Cunjak 1996).

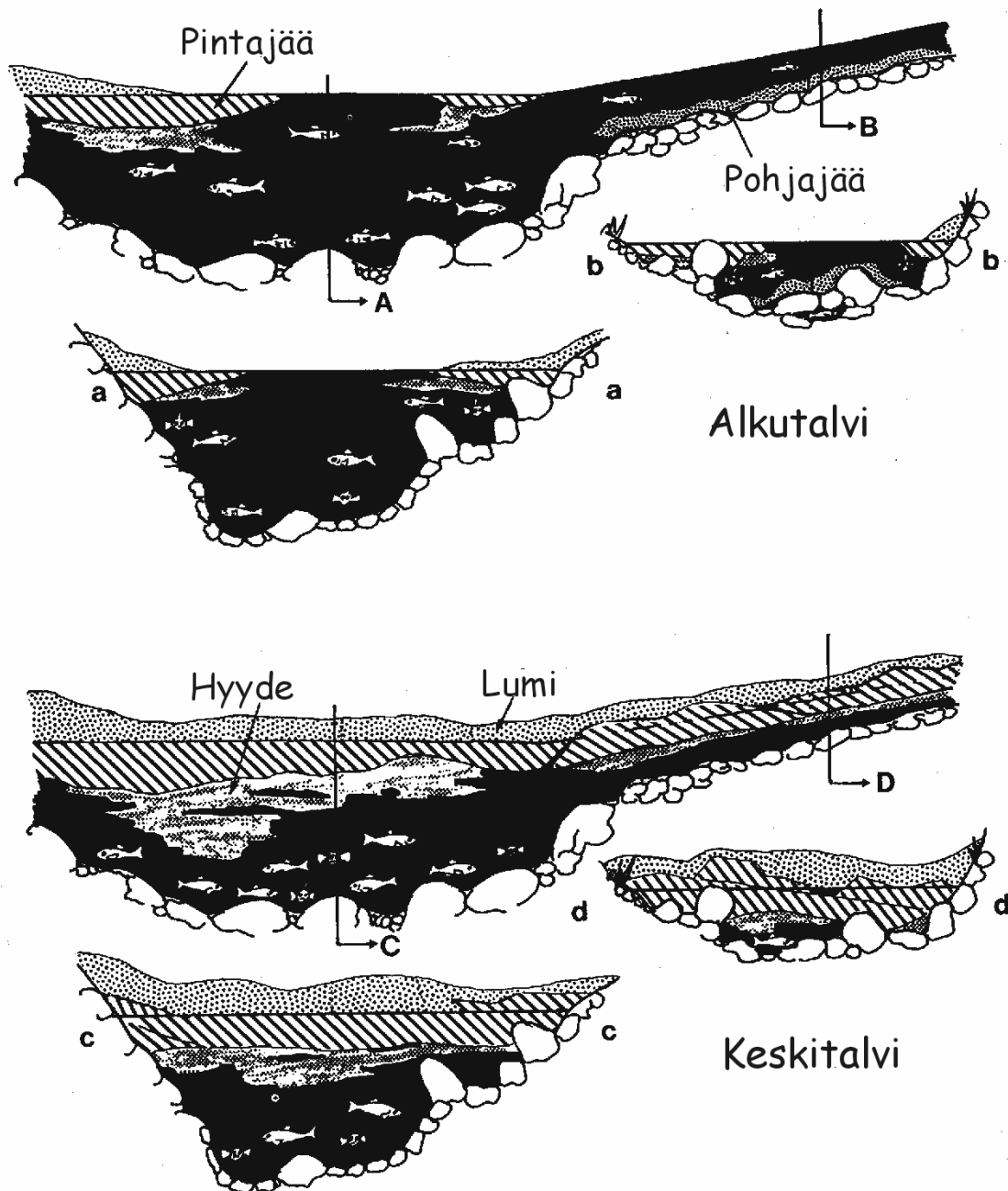
Viimeisen kahden vuosikymmenen aikana virtavesien eläinten talviekologiaa käsittelevien tutkimusten ja julkaisujen määrä on kasvanut voimakkaasti. Vaikka tutkimukset ovatkin tuoneet paljon uutta tietoa kalojen käyttäytymisestä, elinympäristöistä ja vaeluksista talvella, paljon on vielä opittavaa. Kalavesien hoidon ja kalastuksen järjestämisen ja mitoittamisen kannalta on erittäin tärkeää tuntea talven vaikutukset kalojen käyttäytymiseen, eloonjäämiseen ja tuotantoon (Huusko ym 2003). Erityisen tärkeäksi tämän tekee ihmistoiminnan lisääntyvä vaikutus valuma-alueilla ja jokiuomissa – oli pa sitten kyse kunnostustoimista tai haittaa aiheuttavasta rakentamisesta.

Tässä artikkelissa luodaan kirjallisuuden perusteella katsaus virtavesikalojen, lähinnä lohikalojen, käyttäytymiseen, elinympäristönvalintaan ja eloonjäämiseen talvisessa joessa. Kirjoitus on perusluonteeltaan virtavesikalojen talviekologiassa havaittuja säännönmukaisuuksia yleistävä. Jokien talvisiin olosuhteisiin vaikuttaa voimakkaasti jäätyminen, jonka dynamiikasta tuomme esille keskeisiä elementtejä. Lopuksi pohdimme virtavesikalojen talviekologian ja jokielinympäristöjen arviointiin liittyviä tutkimustarpeita.

2. Jäitä joka lähtöön – jokien jäätyminen ja jääilmiöt

Talviaikaisen pysyvän jääpeitteen syntyminen on hyödyllinen, koska se pitää veden lämpötilan nollan yläpuolella ja estää pinnan alapuolisen jään muodostumisen (Power ym. 1993). Olosuhteet jään alla tasaantuvat avovesipaikkoihin verrattuna. Välittömästi järvien luusuoiden alapuolella sijaitsevat jokiosuudet jäävät yleensä suliksi järvestä purkautuvan lämpimän veden takia. Samoin kaikkein vuolaimmat koskipaikat, joissa veden virtausnopeus estää jäätymistä, säilyvät avoimina. Jääpeitteen muodostuminen pienentää kuitenkin virtaamia, sillä osa vedestä muuttuu jääksi ja toisaalta uoman vedenjohtokyky pienenee jääkannen aiheuttaman lisäkitkan johdosta. Talven myötä paksuntuva jää ja luontaisestikin pienenevä valunta ja virtaama voivat poistaa joesta veden peittämää pinta-alaa jopa kaksikolmasosaa (Power ym. 1993).

Veden virtausnopeus vaikuttaa oleellisesti joen jääkannen muodostumiseen. Joen jäätyminen alkaa hitaan, alle 20 cm/s virtauksen alueilla jokien reunoilla ja suvannoissa, jossa yhtenäinen pintajääkansi muodostuu samaan tapaan kuin pienissä järvissä (ns. staattinen jääkannen muodostus) (Reiter ja Huokuna 1990). Kohtalaisen virtausnopeuden alueilla, alle 60 cm/s, jää muodostuu ohuista erillisistä jäälevyistä, jotka kiinnittyessään toisiinsa aikaansaavat jääkannen muodostumista. Suvannoissa, nivoissa ja koskien hidavirtaisilla ranta-alueilla jääkannen eteneminen pysähtyy jään reunan kohdassa voimakkaan virrannopeuden alueen. Jos pintavirtausnopeus on edellä mainittua 60 cm/s suurempi, jokeen ei helposti muodostu lämpöenergian poistumista estävää jääkantta. Pakkasella tämä johtaa aluksi veden pintakerroksen ja myöhemmin mahdollisesti koko vesimassan alijäähtymiseen. Alijäähtyneessä turbulentsisessa vedessä alkaa syntyä neulasmaisia tai levymäisiä jääkiteitä, jotka eivät virtauksesta johtuen pysty kiinnittymään toisiinsa. Näin syntynyt hyyde eli suppo kulkeutuu virtauksen mukana. Virtausnopeuden hidastuessa suppokiteet pyrkivät pintautumaan, ja kasautuessaan alapuoliseen suvanton jääkannen reunaan ne edistävät jääkannen muodostumista (ns. dynaaminen jäänmuodostus) (Reiter ja Huokuna 1990). Jääkannen dynaamisella muodostumisella tarkoitetaan jääkannen muodostumista virtauksen mukana kulkevasta jäästä. Suppokiteitä voi olla vedessä erittäin runsaasti, jolloin virtauksen mukana kulkeutuva suppo muistuttaa vedenalaista lumimyrskyä. Lumisade ja tuuli luovat erityisen otolliset olosuhteet suppon muodostumiselle, koska jääkiteitä syntyy hyvin helposti veteen pudonneiden lumihuutaleiden ympärille. Suppo voi myös kulkeutua suvannon jääkannen alle, jossa se muodostaa suppopatoja kiinnittyessään jääkannen alapintaan. Tällaiset 'riippuvat jääpadot' voivat yltää jopa jään alapinnasta pohjaan saakka (kuva 1). Kerran vesistöön syntynyt suppopato säilyy usein sinnikkäästi kevääseen asti (Kylmänen ym. 2001). Suppopadon seurauksena vesi voi nousta suvannossa jääkannen päälle lisäten jään paksuuden kasvua. Kohvajäätä puolestaan muodostuu jään päälle sataneesta lumesta lumen sulaessa ja jäätyessä leutojen sääjaksojen aikaan tai esimerkiksi lumikuorman vaikutuksesta jään päälle nousseen veden jäätyessä (Reiter ja Huokuna 1990).



Kuva 1. Yleistetty esitys joen jäämisestä alkutalvella ja jääolojen 'vakiintumisesta' talvella (muokattu Power ym. 1993 esityksestä). Alkutalvella avonaisissa koskipaikoissa syntyy usein pohjajäää ja hyydettä (suppoo), jotka kulkeutuessaan alavirtaan voivat muodostaa hyydepatoja ja siten rajoittaa kalojen elintilaa.

Koska suppokiteet ovat jonkin verran alijäähtyneitä, ne kiinnittyvät hanakasti vedenalaisiin esineisiin. Kaikkein vuolaimmissa ja turbulenttisissa koskipaikoissa suppokiteet sekoittuvat koko vesimassaan ja tarttuvat helposti esimerkiksi pohjakivien, ruohojen, sedimenttihiukkasten ja muiden erilaisten rakenteiden ympärille. Tätä pohjajäää eli ankkurijäää muodostuu nopeasti virtaavissa turbulenttisissa paikoissa kuten koskissa tai joenmutkissa. Pohjajää on tyypillisesti höytyistä, pintajäää huokoisempaa jääkidemassaa, joka voi mattomaisesti peittää laajojakin avonaisia koskialueita (Reiter

ja Huokuna 1990, Power ym.1993). Laajat pohjajääalueet padottavat vettä ylävirtaan. Benson (1955) havaitsi michiganilaisella taimenjoella jopa 30 cm paksuja pohjajää-alueita keskimääräisen paksuuden ollessa 8 cm:ä. Pohjajäätä muodostuu tavallisesti kovalla pakkasella yöaikaan, jolloin haihtuminen vedestä on suurimmillaan. Päivisin pohjajää usein irtoaa johtuen lämpösäteilyn lisääntymisestä (auringon paiste) ja veden lämpötilan aavistuksen omaisesta kasvusta. Pohjajään esiintymiselle onkin tunnus-omaista vuorokausirytmikka jään muodostuessa yöllä ja irtaantuessa/sulaessa päiväl-lä, joskin pohjoisilla alueilla jäänmuodostusta voi tapahtua kaikkina vuorokauden ai-koina. Pohjajäätä ei yleensä synny jääkannen peittämällä alueilla eikä myöskään pai-koissa, joissa pohjan raekoko on pientä (hiekkaa, mutaa) tai pohja on tasainen (kallio-pinta). Hienorakeisilla pohjilla ei ole suppokiteille kiinnittymiskohtia kuten isokivi-
semmillä koskialueilla (Power ym. 1993).

Veden pinnan alapuolinen jäänmuodostus muuttaa usein pintajäätä voimakkaammin vallitsevia olosuhteita talvisessa joessa ja vaikeuttaa siten eliöiden elinolosuhteita (ku-va 1, Power ym. 1993, Alfredsen & Tesaker 2002). Supon kasaantuminen hidasvirtai-silla jokijaksoilla jääkannen alle suppopadoksi pienentää suvannon tilavuutta ja kaven-taa joen poikkileikkausta, jolloin veden virtausnopeudet kasvavat paikallisesti hyvin-kin suuriksi. Kasvaneet virtausnopeudet aiheuttavat pohjaeroosiota. Suppopadon ylä-puolisilla alueilla tapahtuu vedenpinnan nousua ja paikallisesti virtausnopeuksien alentumista.

Kosken pohjarakenteesta riippuen pohjajään muodostus voi täyttää pohjakivien välit, ja jää voi työntyä kivien välisiin onkaloihin. Jos kivikerroksia on useita päällekkäin, ankkurijää ei välttämättä ulotu pohjakivikon alimpiin osiin, jolloin sen alle jää vapaata tilaa toisin kuin alueilla, joissa koskikivikko on pohjaan iskostunut. Pohjajäätä muo-dostuu usein matalille, nopeavirtaisille koskialueille, jotka ovat tyypillisiä lohikalojen kutupaikkoja. Jos pohjajäätä ulottuu tällaisilla alueilla sorakerrokseen, happipitoisen veden virtaus soran sisässä ehtyy (Calkins 1990). Sekä runsas pohjajäämuodostus että suurten pohjajääalueiden irtaantuminen ja kasaantuminen aiheuttavat jääpatoja, jolloin osalla jokialuetta esiintyy tulvimista osan jäädessä kuiville. Irtaantuessaan pohjajää vie mennessään usein myös pohjamateriaalia kuten kiviä, soraa, puun palasia yms. or-gaanista materiaalia. Lisäksi jääpatojen murtuminen saa aikaan paikallisesti voimak-kaita virtauksia.

3. Elämää muuttuvissa jääoloissa

3.1. Sopeutuminen talveen – kylmä kangistaa ja käyttäytyminen muuttuu

Alkupalvi on kalojen kannalta kriittisintä aikaa. Vaihtolämpöisinä eläiminä kalojen elintoiminnot hidastuvat ja yksilöiden väliset vuorovaikutukset ja reviirien puolustaminen vähenevät syksyllä lämpötilan laskiessa. Sopeutuminen kylmään kuluttaa kalojen energiavarastoja runsaasti (Cunjak ja Power 1987). Veden lämpötilan jäähtyessä ruoansulatus ja sen seurauksena myös energiavarastojen täydentäminen hidastuvat. Talvilämpötiloissa ruoan sulaminen ja suolen tyhjeneminen kestävät useita päiviä, joten ruokailun ei toisaalta tarvitse olla jokapäiväistä. Alkupalvella hankittu ravinnonmäärä ei kykene peittämään perusaineenvaihduntaan käytettyä energiamäärää. Runsaas ravinnon tarjollaolevuuskaan ei juuri kompensoi tilannetta ja kalojen kuntokerroin putoaa alkupalvella ja nousee vasta keväällä (Cunjak ja Power 1987). Lämpötilan aleneminen vähentää selvästi myös uintikykyä ja veden virtauksen vastustuskykyä. Esimerkiksi lohikalojen poikasten uintikyky alenee jo veden lämpötilan laskiessa alle 10 °C:n ja on enää alle puolet kesäaikaisesta veden lämpötilan laskiessa alle 4 °C:n (Shustov ym. 1989, Veselov ja Shustov 1991). Hidastunut reaktioherkkyys puolestaan heikentää erityisesti kykyä paeta tasalämpöisiä saalistajia, esimerkiksi koskeloita, minkkejä ja saukkoja (Riehle ja Griffith 1993, Fraser ym. 1993, Heggenes ym. 1993). Vaihtolämpöisten kalapetojen elintoiminnot ovat hidastuneet yhtälailla, joten saalistusuhka niiden taholta on verrannollinen lämpimän veden tilanteeseen.

Bioottisten tekijöiden merkityksen vähentyessä kylmässä vedessä abioottisten tekijöiden merkitys tulee keskeiseksi (Heggenes ym. 1993). Suojautumisesta erilaisia jääilmiöitä ja muita fysikaalis-kemiallisia tekijöitä (alhainen happipitoisuus ja veden lämpötila, virtaamavaihtelut jne.) sekä saalistajia vastaan ja sopeutumisesta kylmyyteen ja ravinnonhankintaan tulee elämän ehto (Cunjak 1996). Kesällä (lämpimän veden aikaan) joessa elävien ja ajeesta ruokailevien lohikalojen peruskäyttäytymismalli on ”sit-and-wait” -saalistus, mikä maksimoi nettoenergian saannin suhteessa energian kulutukseen. Kalat ovat myös valohakuisia ollen aktiivisia pääasiassa vuorokauden valoisaan ja hämäränä aikana. Lämpötilan laskiessa alle 10 °C:een monien virtavesikaloiden elinympäristön valinta ja käyttäytyminen muuttuvat. Vuorokauden valoisan ajan aktiivisuus vähenee ja kalat oleskelevat päivällä suojapaikoissa pohjakivikon sisässä tai hakopuiden ja kasvillisuuden katveessa näkymättömissä. Hämärän ja pimeän aikana kalat tulevat esille suojapaikoistaan ja oleskelevat joen hidasvirtaisilla alueilla. Kuitenkaan kaikki yksilöt eivät tule joka yö esille vaan ilmeisesti pysyttelevät pohjakivikon sisässä jopa päiväkausia. Useimmat lohikalojen poikaset toimivat tällaisen ”shelter-and-move”-käyttäytymismallin mukaisesti, jolloin sekä riski jäädä jään saartamaksi tai ”supposateeseen” vähenee että energian kulutus ja syödyksi tulemisen riski pienenevät (Heggenes ym. 1993).

Talvella ja yleensäkin matalissa veden lämpötiloissa valon määrä on ilmeisesti tärkein virike poikasten piiloutumiselle pohjan rakenteisiin (Fraser ym. 1995, Valdimarsson ym. 1997). Toki myös valojaksoisuudella voi olla merkitystä vuorokausirytmien säätelyssä, sillä esimerkiksi keväällä lohikalojen poikasten valoisanajan ruokailu ja uintiaktiivisuus lisääntyvät huolimatta matalista lämpötiloista (Cunjak 1996). Talven tulon myötä tapahtuva muutos valohakuisuudesta (päiväaktiivisuudesta) valopakaisuudeksi (yöaktiivisuudeksi) on havaittu kaikkein selvimmän jääkannettomissa avouomissa alueilla, joissa päivän ja yön (valoisuuden) vaihtelu on selvää (Valdimarsson ym. 1997, Whalen ja Parrish 1999). Kalat piiloutuvat valoisaan aikana, tulevat esille iltahämärässä, oleskelevat yön pohjalla ja palaavat suojakoloihin auringon noustessa. Liikkumista tapahtuu kylläkin vuorokauden kaikkina aikoina, mutta se on vilkkainta hämäränhetkinä auringonlaskun ja nousun molemmin puolin ja on vähäisintä päivän valossa (Elso

ja Greenberg 2001, Hiscock ym. 2002). Joen jääkansi ja veden sameus pienentävät valon määrää vedessä ja pohjalla, ja usein tällaisessa tilanteessa kalat ovat myös päivällä enemmän esillä kuin 'valoisissa' joissa (Gregory ja Griffith 1996). Jääkannen peittämissä joissa pohjoisilla alueilla, joissa talvella päivänpituus on lyhyt ja valoisuus vähäisempää, suurin kalojen liikkuvuus keskittyy keskipäivään, jolloin jääkannen alla vallitsee yö-päivä vaihdokseen verrannollinen hämäryys. Vastaavasti sameissa vesissä vuorokausiaktiivisuuden vaihtelussa ei ole havaittu yhtä tiukkaa säännönmukaisuutta kuin olosuhteissa, jossa vuorokaudenaikainen valojaksoisuus on selväpiirteinen (Gregory ja Griffith 1996). Myös kalayksilöiden välillä on suurta vaihtelua vuorokausiaktiivisuudessa (Elsö ja Greenberg 2001).

Vaikka energiantarve laskee alhaisissa lämpötiloissa, lohikalojen poikaset hankkivat ravintoa läpi talven (Cunjak ja Power 1987, Riehle ja Griffith 1993). Hankittu ravinto riittää ainoastaan minimimetabolian ylläpitämiseen ilman kasvua (Cunjak 1996). Lohikaloiden suoraan pohjalta syötävän ravinnon osuus kasvaa suhteessa ajeluokailuun (virran mukana kulkevat ravintopartikkelit) veden lämpötilan laskiessa (Cunjak ja Power 1987, Kreivi ym. 1999, Lehane ym. 2001).

Lohikalat ovat kesällä territoriaalisia ja suurimmat kalat valtaavat parhaimmat reviirit. Talvella havainnot territoriaalisen käyttäytymisen merkityksestä ovat ristiriitaisia. Toisissa tutkimuksissa aggressioiden on havaittu vähentyvän talvella (Heggenes ym. 1993, Vehanen ym. 2000), jolloin voi esiintyä aggregoitumista etenkin, jos soveliaista talvihabitaateista on puutetta. Toiset tutkimukset indikoivat territoriaalisuuden esiintymistä myös talvella, koska usein on havaittu ainoastaan yksittäisiä kaloja suojapaikka kohden (Cunjak 1988, Armstrong ja Griffiths 2001). Lajinsisäistä kilpailua parhaista reviireistä voi esiintyä, koska esimerkiksi taimenella eri ikäluokkien habitaattipreferenssit menevät enemmän päällekkäin talvella kuin kesällä (Mäki-Petäys ym. 1997).

3.2. Olinpaikanvalintaa määrää suojaisuus

Kesällä koski- ja virtapaikoilla oleskelevat kookkaat (yleensä yli 20–25 cm pituiset, mm. Heggenes ym. 1993) kalat eivät voi suojautua pohjarakenteisiin talvella, koska pohjan tarjoamat suojapaikat ovat yleensä pienikokoisia verrattuna kalojen kokoon. Veden viileessä kookkaat kalat hakeutuvat syviin ja hidasvirtaisiin joen osiin kuten suvantoihin, nivoihin, majavalampiin ja joen poukamiin tai järviin/mereen saakka (mm. Quinn ja Peterson 1996). Luonnollisesti jos talvehtimisalueita on lähellä kalojen kesäajan elinympäristöä, ei kalojen tarvitse liikkua pitkiä matkoja, mutta talvihabitaatit voivat vaatia pitkienkin etäisyyksien kulkemista. Aikuisten taimenten syysvaellus talvehtimisalueelle vaihtelee alle yhdestä aina yli 60 km:iin riippuen sekä joen että koko vesistöalueen rakenteesta (esimerkiksi Brown 1994, Brown ja MacKay 1995, Cunjak 1996, Jakober ym. 1998, 2000). Vastaavanlaisia vaelluksia on todettu myös harjuksella (Zakharchenko 1973, Nykänen ym. 2001, 2004) ja lohella (Komadina-Doutwright ym. 1997, Cunjak 1996, Cunjak ym. 1998). Vaellus alkaa yleensä veden lämpötilan ollessa kymmenen asteen tienoilla tai alhaisempi. Kun kala on saapunut talvehtimisalueelle, se pyrkii pysymään samalla alueella ja tekee harvoin pitkiä siirtymisiä (Chisholm ym. 1987, Heggenes ym. 1991, Brown ja McKay 1995, Jakober ym. 1998, Whalen ym. 1999, Brown ym. 2000, Nykänen ym. 2001, 2004). Talven kuluessa alati muuttuvat jääolot voivat kuitenkin pakottaa kalat uudelleen liikkeelle etsimään uusia suotuisia elinympäristöjä (Brown ja Mackay 1995, Nykänen ym. 2004). Cunjak ja Randall (1993) havaitsivat vähäistä paikkauskollisuutta (2–30 %) ja merkittävää lohien liikkumista talvella, mutta paikkauskollisuus oli suurinta alueilla, joissa oli eniten soveliaita talvihabitaatteja.

Lohikalojen poikaset ja pienikokoiset pohjakalat (esimerkiksi simppu ja made) jäävät usein talveksi jokien koskialueiden habitaateille (Needham ym. 1959, Heggenes ym. 1993, Cunjak 1996). Kesällä lohikalojen olinpaikanvalinta koskissa on voimakkaasti

kalojen koon (ja iän) mukaan ohjautuvaa. Suurempikokoiset ja vanhemmat poikaset asuttavat syvempiä ja virrannopeudeltaan halutuimpia suhteellisen vuolaita paikkoja, nuorempien ja pienempien poikasten joutuessa väistymään matalimpiin ja usein hidasvirtaisempiin joen osiin, tavallisesti rannan tuntumaan. Talvella tämä koon mukaan järjestäytynyt yhteisörakenne purkautuu ja kaikki kokoluokat miehittävät jokseenkin samanlaisia olinpaikkoja, joissa veden virtausnopeus on pieni, alle 10 cm/s ja pohjan rakenne on monimuotoinen (esimerkiksi Heggenes ym. 1993, Mäki-Petäys ym. 1997, Armstrong ym. 2003). Veden syvyydellä ei näyttäisi olevan suurta merkitystä vaan valinta kohdistuu nimenomaan virrannopeuksiin ja pohjanlaatuun (Cunjak ja Power 1986). Lohikalojen poikasten talviympäristö voi kuitenkin olla keskivirrannopeuksien osalta suunnilleen kesäympäristön kaltainen, mutta passivoituneet kalat hakeutuvat paikkoihin, joissa kuononopeudet ovat lähellä nolaa. Rimmerin ym. (1984) mukaan lohenpoikasilla kuononopeudet muuttuvat kesän 10–50 cm/s:stä talven alle 10 cm/s kuononopeuksiin. Samansuuntaisia havaintoja ovat taimenen osalta tehneet myös Heggenes ja Dokk (2001) ja Heggenes ym. (1993).

Jokien koskipaikoilla jääolot ovat usein ankarammat kuin muualla joessa. Lohikalojen poikasten talviympäristön pohjamateriaalin on siten oltava tarpeeksi karkeaa, jotta sieltä löytyisi kaloille sopivia suojapaikkoja (Heggenes ym. 1993). Rimmerin ym. (1984) mukaan vähintään 20 cm kiviä tulisi olla runsaasti, jotta habitaatti olisi lohenpoikasille suotuisa myös talviaikana. Cunjakin (1988) kanadalaisessa pienjoessa tekemän lohien talvikäyttäytymistä koskevan tutkimuksen perusteella lohenpoikaset (pituuden vaihteluväli 5–15 cm) kätkeytyivät raekooltaan 11–41 cm kivien alle. Kesänvanhat poikaset esiintyivät hieman pienempien (keskimääräinen halkaisija 16–19 cm) kivien alla vanhempien käyttäessä karkeampia (keskimäärin 21–23 cm) kiviä. Samansuuntaisia tuloksia saivat Rimmer ym. (1984) tutkiessaan poikasvaiheen lohien syksyistä siirtymistä pohjakivien alle. Tässä tutkimuksessa kaikki ikäryhmät esiintyivät hieman suurempien kivien alla: 68–83% suojakivistä ylitti 20 cm. Suojapaikaksi valitun kiven koko kasvoi kalan koon kasvaessa. Rimmerin ym. (1984) mukaan tämä on selvästi yhteydessä suurempikokoisen poikasen vaatimaan isompaan tilaan. Kesällä valittu kivikoko oli huomattavasti syksyistä pienempi kaikilla ikäryhmillä (keskim. 6–7 cm), ja syksyllä "kotikiveksi" valittu kivikoko poikkesi eniten saatavillaolevasta kivikoosta päinvastoin kuin kesällä (Rimmer ym. 1984). Heggenesin ym. (1993) mukaan taimenet poikaset valitsivat päivällä karkeampaa pohjanrakennetta (kivikoko 6–51 cm) verrattuna yöaikaan (hieno hiekka/sora–12 cm), jolloin kalat olivat esillä pienikivisillä pohjilla. Viimeaikaisten selvitysten perusteella (Roussel ym. 2003) lohikalojen poikaset näyttäisivät kykenevän selviytymään myös pohjajään alla, jos pohjan rakenne on riittävän kerroksinen, jonka seurauksena pohjajään alle jää usein liikkumatilaa.

3.3. Kuoleeko talveen vai ei

Kalojen eloonjäännin vuodenaikaisvaihtelun tunteminen on tärkeää, koska siten voidaan osaltaan paikallistaa eloonjäännin kannalta kriittiset ajanjaksot. Pohjoisilla alueilla talvea pidetään virtavesikaloiden, erityisesti lohikalojen, eloonjäännin pullonkaula-ajanjaksona (Cunjak 1996). Alhaiset lämpötilat vaikuttavat kalojen fysiologiaan alentaen mm. ruoansulatus- ja uintikykyä. Myös vähäinen virtaama ja jäänmuodostus vähentävät tarjolla olevien suotuisten elinympäristöjen määrää. Tulvat, kuivuus ja jään lähtö lisäävät entisestään haitallisten tekijöiden määrää. Talviaikaisesta kalojen eloonjäännistä tehdyt monivuotiset tutkimukset osoittavat, että talviaikainen (syksystä kesään) eloonjäänti on hyvin vaihtelevaa, muun muassa ensimmäisen talven yli säilyvyys taimenella on vaihdellut samalla joella 15–84 % välillä (Needham ym. 1945, nelivuotinen tutkimus) ja puronieriällä 35–73 % välillä (Hunt 1969, 11-vuotinen tutkimus). Cunjakin (1996) laatiman yhteenvetokirjoituksen perusteella talviaikainen lohen poikasten eloonjäänti on ollut myös vaihteleva ja alhainen (20–45 %).

Toisaalta verraten vähän on julkaistu tutkimuksia, joissa talviaikaista eloonjääntiä olisi verrattu muiden vuodenaikojen eloonjääntiin. Letcherin ym. (2002) tutkimuksissa yksilöllisiin merkintöihin perustuva lohien poikasten talviaikainen eloonjäänti oli pienempi kuin kesäaikainen, mutta kesälläkin havaittiin huomattavaa kuolleisuutta. Tässä tutkimuksessa lohien 0+ -ikäryhmän eloonjäänti (56 %) oli parempi kuin yksivuotiailla (46 %), joskin on huomattava, että tutkimusjoen alueella talvi ei ollut kovin ankara, vain muutamina päivinä veden lämpötila oli jäätyislämpötilassa, muulloin 2–3 °C astetta (Letcher ym. 2002). Mitron ja Zalen (2002) mukaan kirjolohien 0+ -ikäisten poikasten kuolleisuus oli pienempää kesä-syysy -ajanjaksona verrattuna seuraavan talven kuolleisuuteen. Olsen ja Vollestad (2001) ja Lund ym. (2003) seurasivat yksilöllisesti merkittyjen eri ikäisten taimenten eloonjääntiä kuukausittain etelänorjalaisissa puroissa ja joissa. He eivät havainneet eloonjäännissä vuodenaikojen mukaista vaihtelua vaan eloonjäänti vaihteli satunnaisesti eikä esimerkiksi talvikuukausien kuolleisuus ollut korkeampaa kuin kuolleisuus muina vuodenaikoina. Vain yhdessä purossa 0+ poikasten eloonjäänti oli kuitenkin talvikuukausina merkitsevästi heikompaa kuin kesäkuukausina (65 %/kuukausi talvella, 99 %/kuukausi kesällä). Carlsonin ja Letcherin (2003) puronieriällä ja taimenella tekemien tutkimusten mukaan eloonjäänti oli alhaisinta syksyllä ja alkukesällä. Samankokoisilla puronieriöillä ja taimenilla vuodenaikoinen eloonjäänti noudatti samaa rytmiä. Lisäksi isojen kalojen (vanhempien) eloonjäänti talvella oli heikompaa kuin pienten kalojen, mutta vaihtelu oli aiempien tutkimusten osoittamissa rajoissa (Hunt 1969). Onkin vaikea suoraviivaisesti yleistää, että talvi olisi yksinomaan alhaisimman eloonjäämisen kausi, sillä eloonjääminen voi olla pientä myös muina vuodenaikoina. Esimerkiksi lyhytaikaisten tulva- tai alivirtaamien seurauksena kuolleisuus voi olla suurta kautta vuoden (Nickelson ym. 1986, Eliott ym. 1997, Carlson ja Letcher 2003).

Cunjak ja Power (1987) mukaan lohikalorien kuolleisuus on suurinta alkutalvesta. Tämä johtuu siitä, että kalojen aineenvaihdunta ei kykene tuottamaan riittävästi energiaa kylmässä vedessä huolimatta siitä, että kalat ruokailevat. Assimilaatiotehokkuus ei peitä kylmään sopeutumisesta aiheutuvia kuluja. Smithin ja Griffithin (1994) selvitykset kirjolohella ja puronieriöillä tukevat Cunjakin ja Powerin (1987) hypoteesia, sillä heidän suorittamissa häkkikokeissa valtaosa kuolleisuudesta tapahtui alkutalvella reilun kuukauden kuluessa (68% alkutalvella ja 4% loppupalvella). Myös Olsenin ja Vollestadin (2001) ja Lundin ym. (2003) mukaan taimenen poikasten eloonjäännin kannalta alkutalvi on kriittinen, mutta kylmään sopeutumisen seurauksena alentuneet energiavarastot eivät välttämättä johda kalojen menehtymiseen, vaan eloonjäänti voi pysyä tasaisena koko talven. Tässä suhteessa elinympäristöllä ja sen tarjoamalla runsailla suojapaikoilla, suotuisilla jääoloilla ja petojen vähyydellä voi olla huomattava merkitys. Smith ja Griffith (1994) havaitsivat Idaho-joella, että 0+ -ikäryhmän kirjolohien eloonjäänti oli 11–24% korkeampi häkeissä, joissa oli lohkareita suojapaikkoja varten verrattuna häkkeihin, joissa lohkareita oli vähän. Tämän uskottiin johtuvan lohkareikkojen tarjoamasta suojasta jäätä vastaan, energiankulutuksen vähenemisestä päivällä ja suojapaikkojen tarjoamasta lämpötilaedusta. Whalenin ja Parrishin (1999) mukaan, jos hidasvirtaiset alueet ovat talvehtimisalueella vähissä, lohien poikasten säilyvyys laskee selvästi. Armstrongin ja Griffithsin (2001) tutkimusten mukaan vain yksi tai kaksi lohienpoikasta oli samalla kertaa yhdessä suojassa, joten suojapaikkojen käyttö on tiheydestä riippuvaa ja sopivien suojapaikkojen määrällä on keskeinen merkitys talvehtivien lohien eloonjäämisessä.

4. Ihmistoiminta äärevöittää entisestään ankaria talviolosuhteita

Ihmistoiminta näkyy voimakkaana maamme joissa. Sähköntuotannon, tulvasuojelun, maankuivatukseen, uiton ja metsätaloustoiminnan seurauksena virtavesiä on padottu, pengerrytetty ja perattu ja valuma-alueen ominaisuuksia on muutettu ojitusten, hakkuiden ym. maankäytön seurauksena. Toimenpiteiden vaikutukset ovat heijastuneet jokien virtaamiin, sedimenttikeruun ja jokiuoman ominaisuuksiin usein äärevöittäen niitä verrattuna luonnontilaan. Ihmistoiminnan vaikutukset jokien jääoloihin ja niiden heijasteet kalojen ja muiden vesieläinten talviaikaiseen selviytymiseen tunnetaan kuitenkin verraten huonosti (esimerkiksi Cunjak 1996).

Virtaaman säännöstely muuttaa joen jäätymistä ja jääoloja. Esimerkiksi norjalaisissa säännöstellyissä joissa on havaittu enemmän pohjajäää ja suppoa kuin luonnonjoissa (Alfredsen ja Tesaker 2002). Virtaamavaihtelut myös lisäävät jään määrää ranta-alueilla ja uomassa. Voimakkaasti säännöstellyssä joessa pienen virtaaman aikana kaloille tarjolla olevan elinympäristön määrä vähenee veden peittämän pinta-alan pienessä. Osa kaloista voi jäädä kuiville erityisesti päivällä virtaaman vähetessä, jolloin kalat piileskelevät pohjakivikon sisässä (Saltveit ym. 2001). Jokeen muodostunut jääkansi voi 'pudota' pohjaa vasten toisaalta padoten vettä, toisaalta vähentäen entisestään tarjolla olevaa elintilaa. Virtaaman kasvaessa vesi voi puolestaan nousta jään päälle lisäten jään paksuutta ja vähentäen varsinaisessa uomassa virtaavan veden määrää (Reiter ja Huokuna 1990).

Jokiuomien perkaukset voimistavat veden virtausta, jonka seurauksena jokeen jää talvella avopaikkoja. Jäättömät virtapaikat toimivat supon muodostuskeskuksina aiheuttaen helposti alavirran puolelle suppopatoja. Peratuissa uomissa pohjanrakenne on lisäksi usein tasainen tarjoten kaloille niukasti suojapaikkoja. Perkausten vaikutuksia tehostaa valuma-alueiden voimakas maankäyttö kuten ojitus, joka lisää tuntuvasti jokien sedimenttikeruun. Virtauksen mukana hienoaines kasautuu usein pohjan rakenteisiin tukkien kivien välit, jolloin kaloille jo muutoinkin tarjolla olleet vähäiset suojapaikat häviävät (Cunjak 1996).

5. Talveen liittyvä tiedontarve on suuri

Virtavesitutkimus talvella on usein vaikeaa, epämukavaa ja vähemmän kannustavaa. Viime vuosikymmeninä kiinnostus virtavesien talvitutkimuksiin on kasvanut ja julkaistujen tutkimusten määrä on lisääntynyt. Merkittäviä tutkimustuloksia on odotettavissa kuitenkin vasta sitten, kun tutkijat ottavat talven todelliseksi tutkimusajanjaksoksi sen sijaan, että talvella perinteisesti käsitellään kesällä kerättyä materiaalia. Vaikka tutkimukset ovat tuoneet uutta tietoa kalojen ja pohjaeläinten talvehtimisesta, paljon on vielä tehtävää, jotta jokiympäristön käyttö, hoito tai kunnostus kyettäisiin toteuttamaan mahdollisimman vähin haitallisina seurauksina (Cunjak 1996, Alfredsen ja Tesaker 2002). Esimerkiksi pelkästään kesäolosuhteisiin sovitettujen kunnostustoimenpiteiden voivat osoittautua jopa haitallisiksi talviolosuhteissa.

Pääosa kalojen talviekologiaan liittyvästä tutkimuksesta on tehty joissa, joiden veden lämpötila säilyy muutamia asteita nollan yläpuolella ja missä ei synny ollenkaan jääpeitettä. Lisäksi meikäläisiä jokia vastaavissa talviolosuhteissa (runsas jääpeite ja lähes 0 °C lämpötila) tehdyt tutkimukset on suoritettu jokien jäistä vapaille alueilla. Kalojen käyttäytymisestä jään alla on sen sijaan hyvin vähän julkaistua tietoa. Samoin kokeellinen tutkimus erilaisten jääolosuhteiden ja -prosessien vaikutuksesta kaloihin puuttuu lähes kokonaan.

Kalakantojen hoidon ja tuotannon kannalta on keskeistä määrittää, mikä osuus talvikaudella on kalojen vuotuisessa kuolleisuudessa. Onko talvi todella kriittinen pullonkaula-ajanjakso, joka rajoittaa kalakannan kokoa merkittävästi (Lund ym. 2003, Carlson ja Letcher 2003).

Elinympäristön ominaisuudet ohjaavat kalojen talvehtimisen onnistumista. Jotta kunnostustoimintaa voitaisiin kehittää kattavaksi, on tärkeää tuntea kalojen elinympäristövaatimukset eri mittakaavoilla myös talvella (Mäki-Petäys ym. 1997). Usein kaloilla näyttää olevan toisistaan poikkeavat talvehtimis- ja kesäelinympäristöt, joiden välillä tapahtuu vaellus syksyllä ja keväällä. Aikuisten kalojen vuodenaikaiselinympäristöjen etäisyys toisistaan on usein selvästi suurempi kuin poikasten, jotka pysyttelevät kautta vuoden lähes samoilla paikoilla. Vuodenkierron mukaan käytettyjen elinympäristöjen kokonaisuus muodostaa kalan toiminnallisen elinympäristöyksikön (functional habitat unit, Kocik ja Ferreri 1998), joka tulisi ottaa huomioon niin jokielinympäristön kunnostuksien kuin kalakantojen hoidon pohjana. Eri kalalajien ja lajin ikäryhmien toiminnallisten habitaattiyksikköjen määrittämisen suhteen kalantutkimus ottaa vasta ensiaskeleita (Kocik ja Ferreri 1998, Nykänen ym. 2004).

Talvista jokea hallitsevat erilaiset jäätymisprosessit ja usein pieni virtaama. Virtaamaltaan säännötellyissä ja peratuissa joissa jääolosuhteiden merkitys on usein korostunut. Joen jäätymistä, jääkannen muodostumista ja dynamiikkaa kyetään mallintamaan jokijaksojen tasolla (Reiter ja Huokuna 1990), mutta paikallisesti esimerkiksi tietyssä koskessa tapahtuvia jääilmiöitä ei toistaiseksi ole voitu juurikaan ennustaa. Supon ja pohjajään muodostumisen ja dynamiikan ennustaminen ja vaikutukset kalojen käyttäytymiseen ja elinympäristönvalintaan paikallistasolla ovat paljolti avoimia kysymyksiä, joiden ratkaisemisella voi olla erittäin suuri merkitys jokielinympäristön hoidon ja kunnostuksen tuloksellisuudelle.

6. Kirjallisuus

- Alfredsen, K. ja Tesaker, E. 2002. Winter habitat assessment strategies and incorporation of winter habitat in the Norwegian habitat assessment tools. *Hydrological Processes* 16, p. 927–936.
- Armstrong, J.D. ja Griffiths, S.W. 2001. Density-dependent refuge use among overwintering wild Atlantic salmon juveniles. *Journal of Fish Biology* 58, p. 1524–1530.
- Armstrong, J.D., Kemp, P.S., Kennedy, G.J.A., Ladle, M. ja Milner, N.J. 2003. Habitat requirements of Atlantic salmon and brown trout in rivers and streams. *Fisheries Research* 62, p. 143–170.
- Benson, N.G. 1955. Observations on anchor ice in a Michigan trout stream. *Ecology* 36, p. 529–530.
- Brown, R.S. 1994. Spawning and overwintering movements and habitat use by cutthroat trout (*Oncorhynchus clarki*) in the Ram River, Alberta. M.Sc. –thesis. University of Alberta, Department of Zoology, Edmonton, Alberta. 126 p.
- Brown, R.S. ja Mackay, W.C. 1995. Fall and winter movements of and habitat use by cutthroat trout in the Ram River, Alberta. *Transactions of the American Fisheries Society* 124, p. 873–885.
- Brown, R.S., Power, G., Beltaos, S. ja Beddow, T.A. 2000. Effects of hanging ice dams on winter movements and swimming activity of fish. *Journal of Fish Biology* 57, p. 1150–1159.
- Calkins, D.J. 1990. Winter habitats of Atlantic Salmon and Brook Trout in small ice covered streams. In: *Proceedings from IAHR Ice Symposium*, Espoo, Finland, pp. 113–126.
- Carlson, S.M. ja Letcher, B.H. 2003. Variation in brook and brown trout survival within and among seasons, species, and age classes. *Journal of Fish Biology* 63, p. 780–794.
- Chisholm, I.M., Hubert, W.A. ja Wesche, T.A. 1987. Winter stream conditions and use of habitat by brook trout in high-elevation Wyoming streams. *Transactions of the American Fisheries Society* 116, p. 176–184.
- Cunjak, R.A. 1988. Behaviour and microhabitat of young Atlantic salmon (*Salmo salar*) during winter. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 45, p. 2156–2160.
- Cunjak, R.A. 1996. Winter habitat of selected stream fishes and potential impacts from land-use activity. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 53 (Suppl. 1), p. 267–282.
- Cunjak, R.A. ja Power, G. 1986. Winter habitat utilization by stream resident brook trout (*Salvelinus fontinalis*) and brown trout (*Salmo trutta*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 43, p. 1970–1981.
- Cunjak, R.A. ja Power, G. 1987. The feeding and energetics of stream resident trout in winter. *Journal of Fish Biology* 31, p. 493–511.
- Cunjak, R.A. ja Randall, R.G. 1993. In-stream movements of young Atlantic salmon (*Salmo salar*) during winter and early spring. In: Gibson, R. J. and Cutting, R. E. (eds.). *Production of juvenile Atlantic salmon, Salmo salar, in natural waters*. Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences 118, p. 43–51.
- Cunjak, R.A., Prowse, T.D. ja Parrish, D. L. 1998. Atlantic salmon (*Salmo salar*) in winter: “ the season of parr discontent”. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 55 (Suppl. 1), p. 161–180.

- Elliott, J.M., Hurley, M.A. ja Elliott, J.A. 1997. Variable effects of droughts on the density of sea-trout *Salmo trutta* populations over 30 years. *Journal of Applied Ecology* 34, p. 1229–1238.
- Elsø, J.I. ja Greenberg, L.A. 2001. Habitat use, movements and survival of individual 0+ brown trout (*Salmo trutta*) during winter. *Archiv für Hydrobiologie* 152, p. 279–295.
- Fraser, N.H.C., Metcalfe, N.B. ja Thorpe, J.E. 1993. Temperature-dependent switch between diurnal and nocturnal foraging in salmon. *Proceedings of Royal Society London. B.* 252, p.135–139.
- Fraser, N.H.C., Heggenes, J., Metcalfe, N.B. ja Thorpe, J.E. 1995. Low summer temperature cause juvenile Atlantic salmon to become nocturnal. *Canadian Journal of Zoology* 73, p. 446–451.
- Gregory, J.S. ja Griffith, J.S. 1996. Winter concealment by subyearling rainbow trout: space size selection and reduced concealment under surface ice and in turbid water conditions. *Canadian Journal of Zoology* 74, p. 451–455.
- Heggenes, J. ja Dokk, J.G. 2001. Contrasting temperatures, waterflows, and light: seasonal habitat selection by young Atlantic salmon and brown trout in a boreonemoral river. *Regulated Rivers: Research & Management* 17, p. 623–635.
- Heggenes, J., Krog, O.M.W., Lindås, O.R., Dokk, J.G. ja Bremnes, T. 1993. Homeostatic behaviour responses in a changing environment: brown trout (*Salmo trutta*) becomes nocturnal during winter. *Journal of Animal Ecology* 62, p. 295–308.
- Heggenes, J.T., Nortcote, T.G. ja Peter, A. 1991. Seasonal habitat selection and preferences by cutthroat trout (*Oncorhynchus clarki*) in a small, coastal stream. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 48, p.1364–1370.
- Hiscock, M.J., Scruton, D.A., Brown, J.A. ja Pennell, C.J. 2002. Diel activity pattern of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) in early and late winter. *Hydrobiologia* 483(1–3), p. 161–165.
- Hunt, R.L. 1969. Overwinter survival of wild fingerling brook trout in Lawrence Creek, Wisconsin. *Journal of Fisheries Research Board of Canada* 26, p.1473–1483.
- Huusko, A., Kreivi, P., Mäki-Petäys, A., Nykänen, M. ja Vehanen, T. 2003. Virtavesikalojen elinympäristövaatimukset. Perustietoa elinympäristömallisovelluksiin. Kala- ja riistaraportteja nro 284. Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitos. Paltamo. 39 s.
- Jakober J.M., McMahon E.T., Thurow, R.F. ja Clancy, C.G. 1998. Role of stream ice on fall and winter movements and habitat use by bull trout and cutthroat in Montana headwater streams. *Transactions of the American Fisheries Society* 127, p. 223–235.
- Jakober, M.J., McMahon, E.T. ja Thurow, R.F. 2000. Diel habitat partitioning by bull charr and cutthroat trout during fall and winter in Rocky Mountain streams. *Environmental Biology of Fishes* 59, p. 79–89.
- Kocik, J.F. ja Ferreri, C.P. 1998. Juvenile production variation in salmonids: population dynamics, habitat, and the role of spatial relationships. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 55 (Suppl. 1), p. 191–200.
- Komadina-Douthwright, S.M., Caissie, D. ja Cunjak, R. A. 1997. Winter movement of radio-tagged Atlantic salmon (*Salmo salar*) kelts in relation to frazil ice in pools of the Miramichi River. *Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences* 2161. 66 p.
- Kreivi, P., Muotka, T., Huusko, A., Mäki-Petäys, A., Huhta, A. ja Meissner, M. 1999. Diel feeding periodicity, daily ration and prey selectivity in juvenile brown trout, *Salmo trutta*, in a subarctic river. *Journal of Fish Biology* 55, p. 553–571.

- Kylmänen, I., Huusko, A., Vehanen, T. ja Sirniö, V-P. 2001. Aquatic habitat mapping by the ground-penetrating radar. In: Nishida, T., Kailola, P.J. ja Hollingworth, C. E. Proceedings of the first international symposium on geographic information system (GIS) in fishery sciences. Pp. 186–194. Fishery GIS research group. Saitama. Japan.
- Lehane, B.M., Walsh, B., Giller, P. S. ja O'Halloran, J. 2001. The influence of small-scale variation in habitat on winter trout distribution and diet in an afforested catchment. *Aquatic Ecology* 61, p. 61–71.
- Letcher, B.H., Gries, G. ja Juanes, F. 2002. Survival of stream-dwelling Atlantic salmon: effects of life history variation, season, and age. *Transactions of the American Fisheries Society* 131, p. 838–854.
- Lund, E., Olsen, M. ja Vollestad, L.A. 2003. First-year survival of brown trout in three Norwegian streams. *Journal of Fish Biology* 62, p. 323–340.
- Mitro, M.G. and Zale, A.V. 2002. Seasonal survival, movement, and habitat use of age-0 rainbow trout in the Henrys Fork of the Snake River, Idaho. *Transactions of the American Fisheries Society* 131, p. 271–286.
- Mäki-Petäys, A., Muotka, T., Huusko, A., Tikkanen, P. ja Keivi, P. 1997. Seasonal changes in habitat use and preference by juvenile brown trout, *Salmo trutta*, in a northern boreal river. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 54, p. 520–530.
- Needham, P.R., Moffett, J.W. ja Slater, D.W. 1945. Fluctuations in wild brown trout populations in Convict creek, California. *Journal of Wildlife Management* 9, p. 9–25.
- Needham, P.R. ja Jones, A.C. 1959. Flow, temperature, solar radiation, and ice in relation to activities of fishes in Segenhen creek, California. *Ecology* 40, p. 465–474.
- Nickelson, T.E., Solazzi, M. F. ja Johnson, S. L. 1986. Use of hatchery coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) presmolts to rebuild wild populations in Oregon coastal streams. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 43, p. 2443–2449.
- 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. *Journal of Fish Biology* 58, p. 506–519.
- Nykänen, M., Huusko, A. ja Lahti, M. 2004. Changes in movement, range and habitat preferences of adult grayling from late summer to early winter. *Journal of Fish Biology* 64, p. 1386–1398.
- Olsen, E.M. ja Vollestad, L.A. 2001. Estimates of survival and stream-dwelling brown trout using mark-recaptures. *Journal of Fish Biology* 59, p. 1622–1637.
- Power, G., Cunjak, R., Flannagan, J. ja Katopodis, C. 1993. Biological effects of river ice. In: Prowse, T.D. 2000. River-ice ecology. National Water Research Institute, Environment Canada, Saskatoon, SK, Canada. 64 p.
- Quinn, T.P. ja Peterson, N.P. 1996. The influence of habitat complexity and fish size on over-winter survival and growth of individually marked juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) in Big Beef Creek, Washington. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 53, p. 1555–1564.
- Reiter, P. ja Huokuna, M. 1990. Matemaattinen jokijäämalli. Jokijääprojektin loppuraportti. Kauppa- ja teollisuusministeriö. Energiaosasto. Sarja D: 187. 48s. Helsinki.
- Riehle, M.D. ja Griffith, J.S. 1993. Changes in habitat use and feeding chronology of juvenile rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) in fall and the onset of winter in silver Creek, Idaho. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 50, p. 2119–2128.
- Rimmer, D.M., Saunders, R.L. ja Paim, U. 1984. Changes in the selection of microhabitat by juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) at the summer –autumn

- transition in small river. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 41, p. 469–475.
- Roussel, J.M., Cunjak, R., Newbury, R., Caissie, D. ja Haro, A. 2003. Fine-scale movements and habitat selection by pit-tagged Atlantic salmon parr in Catamaran brook (New Brunswick) at the onset of winter: the influence of anchor ice. Fifth congress on fish telemetry. Programme and book of abstracts. Ustica, Italy. 2003.
- Saltveit, S.J., Halleraker, J.H., Arnekleiv, J.V. ja Harby, A. 2001. Field experiments on stranding in juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) and brown trout (*Salmo trutta*) during rapid flow decreases caused by hydropeaking. *Regulated Rivers: Research and Management* 17, p. 609–622.
- Smith, R.W. ja Griffith, J.S. 1994. Survival of rainbow trout during their first winter in the Henry's Fork of the snake River, Idaho. *Transactions of the American Fisheries Society* 123, p. 747–756.
- Shustov, Y.A., Shchurov, N.L. ja Veselov, A.E. 1989. Effect of temperature on the physical properties of juvenile lake salmon, *Salmo salar sebago*. *Journal of Ichthyology* 29, p. 125–127.
- Valdimarsson, S.K., Metcalfe, N.B., Thorpe, J.E. ja Huntingford, F.A. 1997. Seasonal changes in sheltering: effect of light and temperature on diel activity in juvenile salmon. *Animal Behaviour* 54, p. 1405–1412.
- Vehanen, T., Bjerket, 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. *Journal of Fish Biology* 56, p. 927–937.
- Veselov, A.E. ja Shustov, Y., A. 1991. Seasonal behavioural characteristics and distribution of juvenile lake salmon, *Salmo salar sebago*, in rivers. *Journal of Ichthyology* 31, p. 145–151.
- Whalen, K.G. ja Parrish, D.L. 1999. Nocturnal habitat use of Atlantic salmon parr in winter. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 56, p. 1543–1550.
- Whalen, K.G., Parrish, D.L. ja Mather, M.E. 1999. Effect of ice formation on selection of habitats and winter distribution of post-young-of-the-year Atlantic salmon parr. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 56, p. 87–96.
- Zakharchenko, C.M. 1973. Migrations of grayling (*Thymallus thymallus* L.) in the upper reaches of the pechora. *Journal of Ichthyology* 13, p. 628–229.