

Pro gradu -tutkielma

**Taimenen (*Salmo trutta*) kutusoraikat Keski-Suomen
kunnostetuissa metsäjoissa**

Jouni Kivinen



Jyväskylän yliopisto

Bio- ja ympäristötieteiden laitos

Akvaattiset tieteet

5.5.2016

JYVÄSKYLÄN YLIOPISTO, Matemaattis-luonnontieteellinen tiedekunta

Bio- ja ympäristötieteiden laitos

Akvaattiset tieteet

KIVINEN JOUNI, K.: Taimenen (*Salmo trutta*) kutusoraikot Keski-Suomen kunnostetuissa metsäjoissa

Pro gradu: 46 s.

Työn ohjaajat: FT Jukka Syrjänen, FT Saija Koljonen

Tarkastajat: FT Timo Ruokonen, FT Jukka Syrjänen

Toukokuu 2016

Hakusanat: kelpoisuusindeksi, kutupaikan valinta, virtavesikunnostus, Salmonidae

TIIVISTELMÄ

Virtavedet ovat monimuotoisia elinympäristöjä, joissa esiintyy niihin erikoistuneita lajeja. Nykyään kaikki eri virtavesityypit ovat maailmanlaajuisesti eräitä ihmisen eniten muokkaamista vesiekosysteemeistä. Muokattuja virtavesiä on pyritty ennallistamaan erilaisin elinympäristökunnostuksin. Suomessa tukinuittoon perattuja uomia on pyritty kalataloudellisesti tarkasteltuna kunnostamaan virtakutuihin lohikalajien poikas- ja lisääntymisaluiden parantamisella. Toimenpiteillä ei useinkaan ole saatu merkittävästi nostettua lohikalajien yksilötiheyksiä, ja etenkin pienpoikasalueet ja kutusoraikot ovat usein jääneet heikkolaatuisiksi. Tämä tutkimus tarkasteli taimenen kutusoraikkoja Keski-Suomen kunnostetuissa koskissa, vertaillen eri ympäristömuuttujia luonnon- ja kunnostussoraikkojen, ja kutuun käytettyjen ja käyttämättömien soraikoiden välillä. Neljältä pienehköltä metsäjoelta mitattiin soraikoiden virranopeuksia, tarkasteltiin niiden soran raekokoja ja kiviaineksen rakennetta. Tulosten perusteella kunnostussoraikot sijaitsevat pääosin liian hitaassa virrassa ja niiden soran raekoko on liian tasakokoista. Monipuolinen pohja-aineksen kokojakauma, kohtuullinen virranopeus ja ison kiven sijainti lähetyvillä lisää soraikon käytön todennäköisyyttä kudussa. Kunnostussoraikkoja on saattanut sijaita aiemmin myös nopean virran alueilla, mutta niiden herkän liikkuvuuden vuoksi, johtuen mm. tasakokoisesta raekoosta, ovat ne saattaneet huuhtoutua vuosien myötä pois kutuun sopivilta alueilta. Pienilläkin korjaus- ja investointitoimilla olisi mahdollista parantaa olemassa olevia kunnostussoraikkoja tuottavammiksi.

UNIVERSITY OF JYVÄSKYLÄ, Faculty of Mathematics and Science

Department of Biological and Environmental Science

Fish Biology and Fisheries

KIVINEN JOUNI, K.: Brown trout (*Salmo trutta*) spawning gravels in small restored rivers in Central Finland.

Master of Science Thesis: 46 p.

Supervisors: PhD Jukka Syrjänen, PhD Saija Koljonen

Inspectors: PhD Timo Ruokonen, PhD Jukka Syrjänen

May 2016

Key Words: eligibility index, lotic waters rehabilitation, Salmonidae, spawning site selection

ABSTRACT

Lotic waters are diverse habitats which have a wide variety of species adapted into. Today almost all of the lotic water types are affected by different anthropogenic influences, and they are among the most degraded water systems throughout the world. In Finland many of the smallest rivers and creeks have been modified during the 19th and 20th century to be suitable for log floating. At that time river channels were straightened, larger rocks blasted and smallest islands removed to ease the log flow. Modifications increased the water velocity and decreased particle retention capacity. Spawning gravels of salmonids were flushed gravels to unsuitable conditions for their egg development. Today most of the rivers have been restored. From fisheries perspective the main concept has been increasing the suitable habitat for offspring of salmonids. Creating gravel beds in riffle section as artificial spawning grounds has also been one of the most important actions for the restorations. Results have been more or less erratic. In general, the restorations have not been able to raise salmonid densities. This research concentrates to comparing the different microhabitat factors between the man-made and natural gravel beds and also comparing them by the level of use in spawning. Results show that most man-made gravel beds are located in slower water current compared to the natural gravel areas. The heterogenic composition of different particle sizes, moderate water velocity and large rock positioning nearby increases the probability of usage of the particular gravel bed for spawning. Man-made restoration gravels might have been located in faster flow earlier, but by now they have been flushed to unsuitable habitats, partly because of their solid, unilateral size, which makes them unstable. With rather minor reconstruction of the current gravel beds, it could be possible to make them much more reproductive than they are now.

Sisältö

1. JOHDANTO	5
2. TAUSTA	6
2.1. Lohikalatutkimukset.....	6
2.2. Virtavesikunnostukset Suomessa.....	7
2.3. Tutkimuslaji.....	9
2.3.1. Mäti.....	10
2.3.2. Vastakuoriutuneet poikaset.....	11
2.4. Kutupaikan valinta.....	12
2.5. Kutupesä.....	14
2.6. Kutupesäinventointi.....	15
3. AINEISTO JA MENETELMÄT	16
3.1. Tutkimuskohteet.....	16
3.2. Aineiston kerääminen ja menetelmät.....	17
3.3. Kelpoisuusindeksi ja mallinnus.....	20
3.4. Tilastollinen käsittely.....	23
4. TULOKSET	24
4.1. Kunnostussoraikat.....	24
4.2. Luonnonsoraikat.....	25
4.3. Soraikoiden vertailu soran alkuperän mukaisesti.....	28
4.4. Soraikon käyttöasteen malli.....	30
4.5. Kelpoisuusindeksi.....	31
5. TULOSTEN TARKASTELU	32
5.1. Kunnostussoraikat.....	32
5.2. Luonnonsoraikat.....	33
5.3. Soraikoiden vertailu soran alkuperän mukaisesti.....	33
5.4. Soraikon käyttöasteen malli.....	33
5.5. Kelpoisuusindeksi.....	34
5.6. Päätelmät.....	35
5.7. Jatkotutkimuksia ja toimenpiteitä.....	36
Kiitokset	37
Kirjallisuus	38

1. JOHDANTO

Virtavedet ovat jatkuvassa ja verrattaen nopeassa muutoksessa olevia vesiekosysteemejä (Allan 1995). Niiden lajistossa on runsaasti omia erityispiirteitä ja erikoistumisia, joita ei löydy muualta (Allan 1995). Perinteisen käsityksen mukaan hydrodynaamiset olosuhteet määrittelevät virtavesissä esiintyvän eliöstön diversiteetin ja yksilöiden runsauden (Vannote ym. 1980). Lähes kaikki virtavesityypit ovat merkittävässä määrin ihmisen muokkaamia, ja täysin luonnontilaiset joet ja kosket ovatkin eräitä maailman uhanalaisimmista ekosysteemeistä, joita löytyy enää vain syrjäisistä erämaista (Johnson ym. 1995).

Virtaavalla vedellä on saatu useiden vuosisatojen ajan tuotettua voimaa ihmisen rakentamien koneiden ja laitteiden käyttöön. Historiassa on viitteitä ihmisen rakentamista myllyistä ajanlaskun ensimmäisistä vuosisadoista lähtien, mutta todennäköisesti virtavesiä on osattu hyödyntää jo aiemmin. Suomessa on ollut myllyjä ja pieniä vesivoimaloita jo pitkään, mutta laajemmin jokia ja koskia alettiin muokkata 1800-luvulta alkaen. Ennen maanteitä vesitiet olivat tärkeitä kulku- ja kuljetusreittejä. Pitkät reittivetemme mahdollistivat kulkemisen syvälle sisämaahan, mutta matalat ja kivikkoiset kosket olivat laivoille ja veneille vaikeita tai mahdottomia liikkua lävitse. Tuolloin rakenttiin kanavia koskien ohitukseen ja muokkaamaan uomia liikenteelle paremmin sopiviksi. Noin 1800-luvun puolivälissä alkoi Suomen teollistuminen ja tärkeimmäksi vientituotteeksi muodostui tukkipuu. Sen aikaisilla menetelmillä puun kuljettaminen maateitse olisi ollut vaikeaa ja hidasta. Vesistöt tarjosivat yhteyden syvältä sisämaasta Itämerelle asti, ja niitä alettiin hyödyntää tukinuitossa. Uomien muokkaus lisääntyi merkittävästi, ja entistä pienempiä jokia ja koskia perattiin uittoon sopivaksi. Uomia suoristettiin ja kaivettiin, ja niistä poistettiin uittoa haittaavia esteitä, kuten isoja kiviä ja saaria. Osaan koskia rakennettiin myös erilaisia uittosuisteita ja ohitusrännejä. Vaikutukset hydrologisiin olosuhteisiin olivat huomattavat. Uomista tuli kapeampia ja syvempiä, ja niiden virtausolot muuttuivat yksipuolisemmiksi ja virrannopeus kiihtyi.

Muuttuneet olosuhteet vaikuttivat jokiluontoon monin eri tavoin. Vertailupohjaa jokiluokan virtavesien alkuperäiseen tilaan ei Suomessa ole, koska kaikki isommat vesistöt ovat kokeneet merkittäviä muutoksia. Nykyään voidaankin vain arvella, millainen alkuperäinen lajisto ja ympäristö oli. Yksittäisiä valokuvia ja vanhoja kirjoituksia on säilynyt, ja niiden perusteella tarkasteltuna uomat ovat olleet hyvin erilaisia nykyiseen tilaansa verrattuna (Eloranta 2010). Todennäköisesti muutokset ovat vaikuttaneet myös eliöstöön. Kuitenkaan lajeista, joita ihminen ei ole hyödyntänyt, ei ole paljon tietoa saatavilla. Isommista kalalajeista, joita on käytetty ja arvostettu ravintona, löytyy kirjattuja havaintoja vaihtelevasti. Yksi ihmisen suosimista lajeista on aina ollut lohi (*Salmo salar*), jota on arvostettu niin ravintona kuin sen voiman vuoksi. Kuohuvassa koskessa uiva ja putousten yli hyppäävä virtaviivainen kala on vaikuttava näky, joka on saanut kunnioitusta ja ihailua osakseen. Syytä siihen, miksi lohet aika ajoin nousivat jokia ja koskia ylös, ei vielä muutama vuosisataa sitten käsitetty.

Nykyään tiedetään, että valtaosa lohikaloista kutee virtavesiin, ja siksi ne vaeltavat kutuaikanaan niihin. Vanhoissa kirjoituksissa puhutaan monesti lohista, vaikka ainakin Järvi-Suomen alueella niillä todennäköisesti tarkoitetaan taimenta (*Salmo trutta*) (Järvi 1936). Virtakutuiset lohikalat ovat kärsineet ihmisen tekemistä muutoksista uomissa monin tavoin. Kiihtynyt virrannopeus ja suojapaikkojen puuttuminen on vähentänyt varsinkin poikasten elinalueita, ja myös kalojen kutualueet ovat kokeneet muutoksia. Uoman heikentyneen pidätyskyvyn ja kasvaneen virrannopeuden vuoksi lohikalajien kutuun

käyttämät soraikot ovat monesti huuhtoutuneet pois koskialueilta, joissa kutu tapahtuu (Eloranta 2010). Padot ovat myös katkaissseet vesiyhteyksiä ja estäneet kalojen luontaisen vaelluksen syönnös- ja lisääntymisalueiden välillä. Virtavesikunnostuksilla on pyritty palauttamaan muuttuneita elinympäristöjä takaisin alkuperäiseen tilaansa. 1950-luvulta lähtien Suomessa on alettu kokeilemaan koskikunnostuksia, ja varsinaisia ennallistamiskunnostuksia on tehty 1980-luvulta lähtien (Eloranta 2010). Kunnostusten vaikutukset ovat olleet vaihtelevia, eikä vaikutuksia useinkaan ole seurattu (Eloranta 2010).

Seurantoihin ei useimmiten ole riittänyt varoja. Kuitenkin hyvä tietämys taimenen lisääntymisestä olisi ensiarvoisen tärkeää suojelutoimenpiteiden suunnittelussa (Elliott 1989a). Nykyisellään valtaosassa Keski-Suomen koskikohteista ei ole seurantoja tai ne ovat suppeita. Silti kunnostuksiin on käytetty rahaa tietämättä niiden todellisia vaikutuksia. Ihmistoiminnan mahdollisia vaikutuksia taimenkantoihin on arvioitu jo pitkään (Crisp 1989). Koskialueiden kunnostuksissa olisi tärkeää huomioida erityisesti yksilöiden kehityksen varhaisvaiheet, koska niiden on osoitettu olevan tärkeitä populaation koon säätelyssä (Elliott 1989b, Elliott 1994, Armstrong & Nislow 2006). Samoin vuodenaikojen merkitys ja erilaiset habitaatit ovat tärkeitä kunnostusten suunnittelussa, etenkin talviajan habitaatit jäävät usein ilman huomiota (Koljonen ym. 2012a).

Tällä tutkimuksella tuotetaan lisää tietoa taimenen isoista kutusoraikoista neljällä eri jokikohteella Keski-Suomessa (Arvajan reitti, Könkköjoki, Muuramenjoki, Rutajoki) lajin suojelutoimien kehittämisen perustaksi. Tutkimuskohteet ylläpitävät nykyisellään pieniä paikallisia taimenpopulaatioita, jotka vuosittain käyttävät vain osan saatavilla olevasta kutualueesta (Syrjänen ym. 2014a). Näin ollen soraikoista voidaan löytää selittäviä tekijöitä, miksi tiettyjä alueita suositaan vuodesta toiseen (Syrjänen ym. 2014a). Tutkimuksessa tarkastellaan kohteiden kunnostus- ja luonnonsoraikoita ja vertaillaan niiden eroja. Siten pyritään löytämään selittäviä ympäristötekijöitä ja niiden yhteisvaikutuksia, ja selvittämään miksi taimenet suosivat kudullaan tiettyjä soraikkoja toisia enemmän.

2. TAUSTA

2.1. Lohikalatutkimukset

Lohikalat ovat erittäin suosittuja urheilukalastuskaloja, ja valtaosaa niistä arvostetaan ruokakaloina (Harris & Milner 2004). Useat lajit ovat nopeakasvuisia, ja niitä on mahdollista kasvattaa laitosolosuhteissa, jonka vuoksi ne ovatkin suosittuja vesiviljelylajeja (Austreng ym. 1987). Myös luonnonpopulaatioita on hyödynnetty kaupallisessa kalastuksessa. Esimerkiksi lohenkalastus sen syönnösalueilla Itämeren eteläisillä Gotlannin ja Bornholmin altailla on ollut merkittävä kaupallisen kalastuksen muoto (Voipio 1981). Ihminen on hyödyntänyt lohikalakantoja ravintonaan jo kivikaudesta lähtien (Enghoff 1989).

Lohikaloja pidetään arvokaloina ja hyvän vedenlaadun indikaattorilajeina, ja todennäköisesti tämän sekä niiden mielenkiintoisen elinkierron vuoksi niihin on kohdistunut paljon tutkimusta jo vuosisatojen ajan. Antropogeenisten muutosten myötä useat lohikalakannat ovat vähentyneet merkittävästi ja niihin kohdistuu luonnottomia rasitteita, kuten jokien virtaamien säätelyä ja kantojen ylikalastusta (Crisp 1989, Hendry ym. 2003, Jonsson & Jonsson 2011). Käynnistetyt suojelutoimet ovat synnyttäneet runsain mitoin tutkimuksia, joiden avulla on muun muassa opittu lisää kalojen elinkierrosta, ekologiasta ja elinympäristöstä (Crisp 1989, Elliott 1994, Jonsson & Jonsson 2011).

Globaalisti tarkasteltuna yksi nykypäivän isoimmista uhkista on populaatioiden geneettinen köyhtyminen (Fleming ym. 2000). Geneettisten tekijöiden vaikutus on ymmärretty vasta viime aikoina, ja esimerkiksi aikuisten viljelykalojen vaikutuksen luonnonpopulaation kuntoisuuteen ja lisääntymismenestykseen on osoitettu olevan heikentävä (Crisp 1989, Fleming ym. 2000, Horváth ym. 2014). Luonnonpopulaatiot mukautuvat geneettisesti paikallisiin olosuhteisiin monin eri tavoin (Jonsson & Jonsson 2011). Jokisysteemin sisäisesti osapopulaatiot voivat olla toisistaan eriytyneitä vain 21 km:n etäisyydellä ilman liikkumista rajoittavia esteitä (Lehtonen ym. 2009, Massa-Gallucci ym. 2010).

2.2. Virtavesikunnostukset Suomessa

Kunnostus on toimenpiteenä virtavesilajistolle erittäin äärevä ja aiheuttaa muutoksia esimerkiksi pohjaeläinyhteisöissä, joskin tutkimuksissa pohjaeläimistön palautumisen kunnostusta edeltäneeseen tilaan on todettu olevan melko nopeaa (Louhi ym. 2011, Haase ym. 2013, Januschke ym. 2014, Dolédec ym. 2015, Wohl ym. 2015). Suomessa on kunnostettu mittava määrä perattuja jokia ja koskiosuuksia, kaikki kunnostettavissa olevat isot reittivedet Etelä- ja Keski-Suomen alueella ovat nykyään jo kunnostettuja. Tehdyt virtavesikunnostukset voidaan jakaa karkeasti kolmeen luokkaan, eli velvoitekunnostuksiin, joissa puretaan käyttämättä jääneitä rakenteita, tilauskunnostuksiin, jotka ovat varsinaisia elinympäristökunnostuksia ja talkookunnostuksiin, jotka ovat pienimuotoisia, usein ilman konevoimaa toteutettuja toimenpiteitä kuten sorastuksia (Eloranta 2010). Pääasiallinen kalataloudellinen tavoite Suomessa tehdyissä kunnostuksissa on ollut heikentyneiden lohikalakantojen tukeminen tekemällä kutu- ja poikasalueita niille. Koskien perkausten myötä sopivat kutusoraikat ovat valtaosin huuhtoutuneet uoman heikentyneen pidätyskyvyn vuoksi mädin kehityksen kannalta epäsuotuisiin virtausolosuhteisiin. Suomessa tehdyillä kunnostuksilla ei useinkaan ole ollut taimenen yksilötiheyksiä merkitsevästi kasvattavaa vaikutusta (Vehanen ym. 2010, Louhi ym. 2011). Tosin osassa kunnostuksia vedenlaadulliset tai muut ympäristölliset seikat ovat voineet olla fyysistä elinympäristöä tärkeämpiä kannan kokoa rajoittavia seikkoja (Hesthagen ym. 1999, Vehanen ym. 2010, Turunen ym. 2016).

Monesti tehtyjä koskikunnostuksia on jouduttu toteuttamaan supistetusti erinäisten käytännön rajoitteiden vuoksi. Uomia ei ole voitu kivetä halutulla tavalla, jottei esimerkiksi yläpuolisten vesistöjen vedenpinta nouse kiinteistöjä ja maataloutta haittaavalle tasolle. Uomien leventäminen ei ole ollut kaikissa tapauksissa mahdollista, eikä luonnollisia sivu-uomia ole voitu aina palauttaa takaisin vesitetyiksi. Usein kunnostuksia suunniteltaessa joudutaan huomioimaan esimerkiksi kohteen vesiliikenne. Tämä on osaltaan johtanut siihen, että kunnostukset ovat saattaneet jäädä suppeiksi tai riittämättömiksi, eikä niillä ole kyetty palauttamaan alkuperäistä elinympäristöä. Kunnostusten jälkeenkin uomat ovat monesti liian syviä ja kiivasvirtaisia, ajatellen erityisesti pienpoikasten optimaalista elinympäristöä, jossa on runsaasti erikokoista, huokoista suojakiveystä ja puuainesta (Eloranta 2010). Ennallistamiskunnostukset, joilla uoman leveyttä on saatu kasvatettua, ovat osoittautuneet onnistuneiksi, kun tarkastellaan virtausolojen monipuolisuutta (Korsu ym. 2010) tai veden peittämän pinta-alan lisääntymistä (Koljonen ym. 2012b). Esimerkiksi Hossanjoen keskimääräinen leveys ennen kunnostusta oli 23,6 m, ja kunnostuksen jälkeen 35,7 m ($MQ = 11,6 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$), jolla saatiin tehtyä huomattavasti perattua uomaa monipuolisemmat virtausolosuhteet (Korsu ym. 2010).

Ulkomailla tehdyissä kunnostuksissa Sellheim ym. (2015) osoittivat vuosina 2008–2009 tehtyjen massiivisten soramääränlisäysten (15 885 t, soran halkaisija 6–188 mm,

pinta-ala 2,8 ha) hidastavan virtaa, leventävän uoma, kasvattavan poikastiheyksiä ja lisäävän vesikasvillisuutta. Heidän tutkimuskohteenaan oli iso joki ($MQ = 104 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$), jossa esiintyy tyynenmerenlohia. Pelkästään soralla tehtävien pohjapatojen on osoitettu sopivissa olosuhteissa vaikuttavan positiivisesti jokien elinympäristöihin ja lajistoon lisäten herkkien taksonien lukumäärää ja biomassaa (Goeller & Wolter 2015). Myös pelkillä patojen poistoilla voi ajallisesti tarkasteltuna olla erittäin nopeita positiivisia vaikutuksia uoman lajistoon ja hydro-morfologisiin olosuhteisiin (Magilligan ym. 2016).

Puroja ja noroja on kunnostettu vähän, eikä niiden nykyistä tilaa kohteesta riippuen edes tiedetä (Hämäläinen 2015). Vuonna 2015 käynnistetty ”Pienvesien suojele- ja kunnostusstrategia” pyrkii parantamaan myös pienvesien tilaa (Hämäläinen 2015). Kunnostuksiin on Suomessa käytetty kymmeniä miljoonia euroja viimeisten vuosikymmenten aikana, mutta niiden ekologiset vaikutukset ovat jääneet useimmiten heikoiksi tai seurannan puuttumisen vuoksi vaikutuksia ei voida arvioida (Eloranta 2010, Louhi ym. 2011). Toiminnan mielekkyyden kannalta olisi ensiarvoisen tärkeää sisällyttää toimenpidesuunnitteluun määritelmä siitä, millainen on onnistunut kunnostus (Palmer ym. 2005).

Keski-Suomessa taimen käyttää tehtyjä soraikkoja huomattavan vähän kutualustanaan tai ainakin ensisijaisesti suosii pieniä luonnonsoraikoita (Syrjänen ym. 2013). Uomissa, joissa virtaaman vaihtelu on suurta sekä uoman kaltevuusgradientti on korkea ($\geq 3 \%$), kutusora (7-47 mm) pysyy heikosti paikoillaan sopivassa kutuympäristössä ilman puuainesta tai muita virtaa hidastavia ja maa-ainesta sitovia rakenteita (Buffington ym. 2004). Samansuuntaisia tuloksia soran huuhtoutumisesta esittivät Barlaup ym. (2008). Myös Kondolf ym. (1991) havaitsivat jyrkän kaltevuuden uomissa lisätyn soran kulkeutuvan herkästi virran mukana. Kiviaineksen laadulla ja suhteellisella tiheydellä on myös vaikutusta kutusoran liikkuvuuteen korkean virtaaman aikana (Nicol ym. 2015). Sora esiintyy jyrkän gradientin uomissa laikuittain olosuhteiden mukaisesti (Kondolf ym. 1991, Buffington & Montgomery 1999, Tammela 2009).

Suomessa tehdyissä kunnostuksissa puuaineksen käyttö on ollut vähäistä, eikä virtausta hidastavia porrastuksia ole aina kiveämälläkään kyetty tekemään (Eloranta 2010). Puun on osoitettu olevan tärkeä uoman elementti, joka luo monipuolisia virtausolosuhteita, hidastaa uoman virtausta, lisää pidätyskykyä, luo syvyysvaihtelua, mutta luo myös pieniä kiihtyvän virran alueita, joissa pohjan sora materiaali pysyy karkeana, lohikalojen kutuun sopivana (Abbe & Montgomery 1996, Faustini & Jones 2003). Puuaineksen lisäämisen on havaittu myös lisäävän pohjaeläinten biomassaa (Gustafsson ym. 2014). Taimenenpoikasen ja kirjoeväsimpun (*Cottus poecilopus*) on osoitettu kilpailevan ravinnosta ainakin pohjoisen karuissa virtavesissä (Hesthagen ym. 2004). Vastaavaa kilpailua ei Suomessa ole tutkittu koskissa yleisesti esiintyvän kivisimpun (*Cottus gobio*) osalta, mutta mikäli kilpailua esiintyisi merkittävässä määrin, voitaisiin puuaineksen lisäämistä perustella myös ravintokilpailullisilla seikoilla taimenen suojelussa. Suojaisuuden lisääminen voi myös kasvattaa potentiaalista taimenten maksimitiheyttä alueella, koska useimmiten populaatio koostuu yksilöistä, jotka valtaavat oman reviirinsä (Johnsson & Carlsson 2000). Johnsson & Carlsson (2000) havaitsivat taimenen käyttäytymistutkimuksessaan reviirin puolustusaggressiivisuuden puuttuvan osalta yksilöistä, eivätkä nämä yksilöt myöskään pyrkineet valtaamaan uusia reviireitä. He epäilivät, että reviirittömyys voisi olla fenotyyppinen sopeuma. Mikäli edellä kuvattu käyttäytymismalli on yleinen, kunnostukset voivat myös hyödyttää näitä vapaasti liikkuvia yksilöitä, koska kunnostetuissa ympäristöissä on perattuja uomia enemmän suojapaikkoja, joihin paeta saalistajaa. Saalistajilla voi olla merkittävä vaikutus taimenpopulaation kokoon (Hesthagen ym. 2015).

2.3. Tutkimuslaji

Taimen kuuluu Salmonidae-heimon lohikaloihin. Se on yksi maailman laajimmin levinneistä kalakalajeista (Elliott 1994). Ihmisen tekemien istutusten myötä sitä tavataan nykyisellään Etelämannerta lukuun ottamatta kaikilta mantereilta (Elliott 1994). Se suosii puhtaita, hapekkaita ja viileitä vesiä ja kasvaa noin 4–19,5 °C:n lämpötiloissa (Elliott 1975, McCauley & Casselman 1981, Elliott 1989a). Taimen on erittäin sopeutuva laji. Se pystyy muodostamaan elinkykyisiä populaatioita niin pieniin vuoristopuroihin kuin mereen laskeviin isoihin jokiin. Karkeasti jaoteltuna taimenkannat voidaan erottaa vaeltaviin ja paikallisiin kantoihin. Populaatioiden elinkiertostrategia voi olla vaeltava, eli yksilöt siirtyvät syönnöstämään läheisille altaille kuten merelle tai järville, tai paikallinen, eli kalat viettävät elämänsä purossa tai joessa, jossa ne ovat syntyneet (L'Abée-Lund ym. 1989, Jonsson & Jonsson 1993). Populaatio voi olla myös edellä mainittujen tyyppien jonkinlainen yhdistelmä. Yleisesti ottaen voidaan todeta taimenen elinkierron olevan erittäin moninainen ja olosuhteista, jopa paikallisten olosuhteiden vuosittaisesta vaihtelusta, riippuvainen (Jonsson & L'Abée-Lund 1993, Klemetsen ym. 2003, Gortázar ym. 2007). Taimenen eri muotojen taksonominen jaottelu on vanhanaikaista, ja nykyisellään olisikin suositeltavaa käyttää vain nimeä *Salmo trutta* (Linnæus 1758). On osoitettu, että yksittäisen joen sisäisesti paikalliset yksilöt eivät eroa perimältään vaeltavista tai ero on hyvin pieni (Charles ym. 2006). Tämän tutkimuksen kannalta on oleellista tunnistaa ne taimenen elinkierron vaiheet joihin kutusoraikolla on vaikutusta.

Vaeltavat yksilöt viettävät paikka- ja olosuhdekohtaisesti sorasta noustuaan synnyinjoessaan keskimäärin 2–5 vuotta (Jonsson & L'Abée-Lund 1993), jonka jälkeen ne lähtevät syönnöstämään ala- tai ylävirranpuoleiselle järvaltaalle tai merelle. Merelle vaeltavien taimenten on havaittu liikkuvan noin 100 km:n etäisyydellä synnyinjoestaan, kunnes ne palaavat useimmiten 0,5–3 vuoden kuluttua takaisin kutemaan samaan jokeen (Harris & Milner 2004). Populaatioiden välillä yksilöiden koot voivat poiketa toisistaan huomattavasti riippuen valitusta elinkiertostrategiasta (Jonsson & Jonsson 2015). Yleisesti ottaen voidaan sanoa, että vaelluksella kala kasvaa paikallisia yksilöitä nopeammin, vaikkakin erityisesti vaelluksen alkuvaiheilla kuolleisuus on korkea (Jonsson 1985, Bohlin ym. 2001). Elinympäristö määrittelee yksilön kasvupotentiaalin (Elliott 1994), mutta myös seksuaalivalinnalla voi olla vaikutusta yksilön ihannekokoon (Labonne ym. 2009). Paikalliset taimenkannat voivat olla hyvin paikkauskollisia (Heggenes 1988). Taimen valtaa itselleen reviirin jokien koskiosuuksilla, ja isoimmat ja vanhimmat kalat kykenevät valtaamaan itselleen parhaiten sopivan reviirin (Elliott 1994, Johnsson ym. 1999). Näin ollen yksilöt voivat liikkua pitkiäkin matkoja löytääkseen sopivan kutupaikan, tai valita vain niiden reviirin lähetyvillä olevan soraikon. Kutusoraikkojen sijainnilla ja lukumäärällä voi siis populaatiosta riippuen olla huomattava merkitys kudun onnistumisessa.

Hidaskasvuiset yksilöt saavuttavat yleensä korkeimman iän (Svalastog 1991, Elliott 1994, Jonsson & Jonsson 2011). Toistaiseksi vanhin tavattu taimen on ollut 38-vuotias (Svalastog 1991). Raitaniemen ym. (2000) mukaan jo 10-vuotiaat taimenet ovat Suomessa harvinaisia. Elliott (1994) ilmoitti tutkimuksensa populaatioiden elinkaaren olevan noin 5–8 vuotta. Taimenpopulaatioilla on tyypillisesti negatiivinen korrelaatio varhaisen nopean kasvun ja sukukypsyyden saavuttamisen välillä, eli yksilöt, jotka kasvavat nopeasti saavuttavat myös sukukypsyyden varhain (Alm 1959, Jonsson & Jonsson 2011).

Kutu tapahtuu pohjoisella pallonpuoliskolla syksyllä tai talvella (Elliott 1994, Klemetsen ym. 2003, Jonsson & Jonsson 2011). Tarkka ajankohta vaihtelee maantieteellisen sijainnin ja vedenlämmön mukaisesti (Klemetsen ym. 2003, Gortázar ym.

2007). Tutkimuksissa on havaittu kutua tapahtuvan myös kevätkuukausina (maalis-toukokuu) ainakin Välimeren alueella ja kutuajan muuttuvan ilmastomuutoksen myötä (Makhrov ym. 2011, Larios-López ym. 2015). Klemetsenin ym. (2003) mukaan naaraila kututapahtuma kestää yksilöstä riippuen muutaman päivän, mutta koiraat voivat kutea pitemmällä aikavälillä ja useampia kertoja kaudessa. Voitaneen todeta, että kutuajankohta ja kudun kesto riippuvat vahvasti vallitsevista olosuhteista, ja vaihtelu riippuu populaatiosta ja paikasta.

Taimen pystyy kutemaan useammin kuin kerran elämänsä aikana ja se kuuluu lohikaloihin jotka hautaavat mätinsä, useimmiten virtavesien sorakohtiin rakentaen kutupesän (Jonsson & Jonsson 2011). Iso osa muista Salmoninae-alaheimon lohikaloista, esimerkiksi monet tyynenmerenlohset (*Oncorhynchus*), kutevat vain kerran elinkaarensa aikana (Bjornn & Reiser 1991, Esteve 2005). Kutukertoja taimenelle voi kertyä populaatiosta ja sukupuolesta riippuen vain muutamia (Elliott 1994, Fleming 1996, Berg ym. 1998). Jokainen kutukerta on iso riski yksilön selviytymiselle (Fleming 1996, Berg ym. 1998). Siitä, montako kertaa yksilö voi kutea elinkaarensa aikana, on niukalti tutkimustietoa. Nykyisellään Järvi-Suomen alueella tavataan enää harvoin yli 7-vuotiaita yksilöitä, ja todennäköisin ensimmäisen kudun ikä naaraila on 3–4 vuotta (FT Jukka Syrjänen, Jyväskylän yliopisto, suullinen tiedonanto). 1900-luvun alkupuolella suomunäytteistä tehdyllä takautuvalla kasvunmäärityksellä Huopanankosken ja Keiteleen havainnoissa vanhimpien kalojen todettiin kutuneen 3–4 kertaa elinkaarensa aikana (Järvi 1936). Berg ym. (1998) havaitsivat erityisesti naaraila palautumisen kudusta olevan heikkoa, somaattinen kasvu oli pientä jo ensimmäisen kudun jälkeen ja myös kompensatorinen kasvu saattoi jäädä negatiiviseksi useamman kutukerran jälkeen. Toinen kutukerta lisäsi naaraiden kuolleisuutta 57 % (Berg ym. 1998). Saavutettuaan sukukypsyyden kaikki yksilöt eivät kude vuosittain. Oulankajoen taimentutkimuksissa havaittiin valtaosan (85 %) kaloista kutuneen joka toinen vuosi (Saraniemi 2005). Jonsson & L'Abée-Lund (1993) totesivat kirjallisuudesta tekemässään yhteenvedossa, että uudelleenkutijoiden osuus vuosittaisesta kutukannasta vähenee sitä enemmän mitä pohjoisemmaksi leveyspiireillä siirrytään.

Taimen on omnivorinen laji (Jonsson & Jonsson 2011). Se pystyy hyödyntämään ravintonaan niin planktonia kuin terrestisiä selkärankaisia, kuitenkin pääasiallisten ravintokohteiden ollessa vesihyönteisten eri elinvaiheita sekä pieniä kaloja (Jonsson & Gravem 1985, Langeland ym. 1991). Yksilön koko säätelee sen ravinnonkäyttöä (Jonsson & Gravem 1985). Pienet, alle 15 cm poikaset syövät lähes pelkästään hyönteisiä, kun taas isommat yksilöt ovat pääasiallisesti muita kaloja saalistavia petoja (Jonsson & Gravem 1985, Jensen ym. 2012). Kudun aikana kannibalistinen mädin syönti on yleistä (Aymes ym. 2010). Neljänneksessä kututapahtumia on havaittu mädinsyöntiä (Aymes ym. 2010), ja mäti voikin ajoittaisesti muodostaa yksilöille merkittävän ravinnonlähteen (Johnson ym. 2006).

2.3.1. Mäti

Eri populaatioiden samankokoiset naaraat voivat tuottaa erikokoisia mätimunua, mutta myös populaation sisäisesti on mätimunun laadussa ja koossa havaittu olevan vaihtelua (McFadden ym. 1965, Fleming & Gross 1990, Elliott 1994, Ojanguren ym. 1996, Brooks ym. 1997, Jonsson & Jonsson 1999, Olofsson & Mosegaard 1999). Mätimunun kokovaihtelu johtunee niin emon geno- ja fenotyypistä, kuin ympäristöllisistä tekijöistä, kuten ravinnon saatavuudesta ja vedenlaadusta (McFadden ym. 1965, Fleming & Gross 1990, Einum & Fleming 1999, Olofsson & Mosegaard 1999, Régnier ym. 2013). Einum & Fleming (1999) raportoivat laitoksessa kasvatettujen naaraiden tuottavan selkeästi kahteen

kokoluokkaan jakautuvaa mätiä, joissa keskiarvoisesti pienet munat olivat tuoremassaltaan 60,5 mg (sd = 8,1) ja isot 78,9 mg (sd = 6,3). Laitosnaaraiden tuottaman mädin kalayksilökohtainen kokovaihtelu oli välillä 8,1–18,8 %, verrattuna luonnossa havaittuun vaihteluun, joka on 2,8–4,7 % (Einum & Fleming 1999). Olofsson & Mosegaard (1999) myös raportoivat luonnonpopulaatioissa yksilönsisäisen mätimunien koon vaihtelun olevan pientä.

Isommista munista kuoriutuu isompia poikasia (Ojanguren ym. 1996, Olofsson & Mosegaard 1999). Einum & Flemingin (1999) kokeessa mädin kehityksessä ei havaittu kokoluokkien välillä eroa, mutta luonnollisen kaltaisissa olosuhteissa 12–15 päivää kasvaneet poikaset erosivat massoiltaan merkitsevästi ($p \leq 0,001$). Eri-ikäiset kalat myös tuottavat erikokoista mätiä (Jonsson & Jonsson 1999). Toisen kutukerran yksilöiden mädin todettiin meritaimenilla tehdyssä tutkimuksessa olleen keskimäärin 10 % suurempaa (Jonsson & Jonsson 1999). Yleisesti ottaen isompia munia on pidetty parempina sukutuotteina, mutta osassa tutkimuksia on osoitettu esimerkiksi lämpötilojen sietokyvyn olevan niillä suppeampi (Régnier ym. 2013). Gautheyn ym. (2015) tutkimuksessa mätimunien koolla ei ollut vaikutusta sen selviytyvyyteen.

Pienet mätimunat kestävät isoja heikommin matalia happipitoisuuksia (Einum ym. 2002). Einum ym. (2002) havaitsivat kuolleisuuden kasvavan 18 %:n happisaturaatiolla ($2,3 \text{ mg l}^{-1}$) pienillä mätimunilla, joiden tuoremassa oli $100,9 \text{ mg}$ (sd = 6,8). Crispin (2000) mukaan happipitoisuuden tulisi olla vähintään $7,0 \text{ mg l}^{-1}$, jotta mädin haudonnan aikainen kehitys olisi ongelmaton. Rubin & Glimsäter (1996) puolestaan raportoivat $10,0 \text{ mg l}^{-1}$ olevan selittävä happipitoisuuden raja-arvo mädin selviytymiselle. Pander ym. (2009) havaitsivat uudella testausmenetelmällä liuenneen hapen, nitraatti- ja nitriittitypen, redox-potentiaalin ja pH-luvun selittävän parhaiten mädin selviytymistä. Myös soran sisäisen hankautumisen on havaittu selittävän 1/3 tai enemmän havaitusta haudontavaiheen kuolleisuudesta (Gauthey ym. 2015). Haudontakokeen tutkimuksessa havaittiin käytetyistä 326 haudontakapselista 101 kapselin kestäneen kokeellisen peittelyvaiheen, haudonta-ajan soran viillot ja paineen, ja ehjien kapseleiden 503 mätimunasta 324 kpl selvisi kuoriutumiseen asti (Gauthey ym. 2015). Heidän tutkimuksessaan syvemmälle haudatut mädit kestivät paremmin haudonta-ajan soran hankausta.

2.3.2. Vastakuoriutuneet poikaset

Kuoriutumisen tarkka päivämäärä, vuorokaudenaika ja kesto voi vaihdella vuosittain huomattavasti (Radtke 2013). Kuoriutuminen voi olla myös riippuvaista poikasen koosta suhteessa ympäröivän soran kokoon (Tappel & Bjornn 1983, Rollinson & Hutchings 2010). Isokokoiset poikaset nousevat hienojakoisesta sorasta aiemmin kuin karkeasta sorasta (Rollinson & Hutchings 2010). Puolan pohjoisosassa kolmella joella tehdyssä kokeessa yksittäisen pesän poikasten sorastanousun todettiin kestävän 2–30 päivää (Radtke 2013). Ensimmäisenä nousevilla poikasilla on useimmiten iso ruskuaispussi, ja viimeisenä pesän jättävillä ruskuaispussi voi olla jo tyhjä (Skoglund & Barlaup 2006, Radtke 2013).

Poikasen kuoriutumisen ajankohdan voi estimoida päiväastesummasta, mikäli kuoriutuminen ei ole johtunut muista olosuhteellisista seikoista, kuten soran sisäisen hapettomuuden aiheuttamasta stressistä (Crisp 1981, Crisp 1988, Einum ym. 2002). Kuoriutuminen tapahtuu noin 444 astepäiväluvun jälkeen, ja poikanen lähtee pesästä seuraavan noin 408 astepäiväluvun täytyttyä (Elliott 1994). Ajankohdat voivat vaihdella jopa kuukaudella joen eri kohdissa (Syrjänen ym. 2008). Acornley (1999) raportoi kalkkivirroilla soraikon sisäisen lämpötilan olevan $0,03\text{--}0,04^\circ\text{C cm}^{-1}$ korkeampi ympäröivään vesimassaan nähden, jolloin suoraan yläpuolisesta vesipatjasta mitattu lämpötila ei välttämättä tuota luotettavaa ennustetta kuoriutumisen ajankohdalle. Myös

Witzel & MacCrimmon (1983) raportoivat sorapatjan sisäisen lämpötilan 20 cm syvyydellä olevan 1,9°C (se = 0,57) ylempää vesikerrosta lämpimämpää. Sorapatjan sisäinen korkeampi lämpötila voi johtua pohjavesien purkautumisesta (Hansen 1975, Witzel & MacCrimmon 1983, Birkel ym. 2015).

Sorasta nousun on osoitettu olevan kriittistä aikaa yksilön selviytymiselle (Elliott 1994). Poikanen pyrkii valtaamaan pian itselleen reviirin, jossa se aloittaa ulkoisen ravinnonoton pienillä pohjaeläimillä ja vesikirpuilla (Elliott 1986, Skoglund & Barlaup 2006). Kuolleisuus on poikasilla suurta ja se johtuu ilmeisesti epäonnistuneen reviirinvaltauksen aiheuttamasta nälkiintymisestä (Elliott 1986). Ensimmäisen kuukauden aikana jopa 98–99 % poikasista voi kuolla kilpailun vuoksi (Elliott 1994). Kuolleisuuden on osoitettu olevan korkeinta pienimmillä ja viimeiseksi kuoriutuneilla poikasilla (Einum & Fleming 2000). Poikanen pyrkii sorasta noustuaan pysymään muutamia päiviä soran pinnalla olevien kivien lomassa, jossa virrannopeus on pieni (Baglinière & Maisse 1998). Staattisen uinnin kehityttyä poikanen pystyy orientoitumaan ja ruokailemaan kohtuullisessa virrannopeudessa ($\leq 20 \text{ cm}^{-1} \text{ s}^{-1}$) (Baglinière & Maisse 1998).

2.4. Kutupaikan valinta

Valtaosa kutupesän rakentavista lohikaloista kutee jokien sorapohjilla kiihtyvän virran alueilla (Ottaway ym. 1981, Bjornn & Reiser 1991). Kutupaikan valintaa on tutkittu laajalti eri lajeilla, ja lajin eri populaatioiden on huomattu suosivan hieman eri olosuhteita tarkasteltavasta kohteesta riippuen (Ottaway ym. 1981, Bjornn & Reiser 1991, Schmetterling 2000, Zimmer & Power 2006, Louhi ym. 2008, Tammela 2009, Jonsson & Jonsson 2011). Taimenen kutu tapahtuu pääsääntöisesti virtaavassa vedessä, mutta myös järvikutuisista kannoista on raportoitu (Brabrand ym. 2002, Klemetsen ym. 2003, Brabrand ym. 2006, Jonsson & Jonsson 2011).

Varsinainen kutupaikka, johon mäti lasketaan, on todennäköisesti aina kompromissi eri tekijöiden summasta (Pulliam 1988). Kutupaikan abioottisilla ja bioottisilla muuttujilla voi olla monimutkaisia vaikutuksia niin mädin ja poikasten eri kehitysvaiheiden selviytymiseen kuin aikuisen kalan suojaisuuden tarpeeseen (Crisp & Carling 1989, Rubin ym. 2004, Zimmer & Power 2006, Wollebæk ym. 2008, Tammela 2009, Nika ym. 2011, Gauthey ym. 2015). Monimuotoisen ympäristön, jossa erilaiset virtausolosuhteet ja virrankohdat vaihtelevat, on todettu olevan tärkeä erityisesti paikallisille kaloille (Bain ym. 1988, Baran ym. 1997).

Vedensyvyydellä on merkitystä kutupaikan valinnassa (Shirvell & Dungey 1983, Grost ym. 1990, Wollebæk ym. 2008, Tammela 2009). Grost ym. (1990) raportoivat 20–40 cm pitkien taimenien kutevan 12–18 cm syvyydelle ja välttävän alle 6 cm syvyyksiä. Bjornn & Reiser (1991) raportoivat sopivan syvyyden olevan 15–35 cm isoille (n. > 40 cm:in kokonaispituus lajilistatarkastelun perusteella) ja 6–10 cm pienille (n. < 35 cm) lohikaloille. He myös viittasivat Thompsonin (1972) tekemään havaintoon, jonka mukaan taimen kutee ≥ 24 cm syvyydessä vedessä. Wollebæk ym. (2008) tutki isojen taimenten (≥ 40 cm) kutupesiä, ja niiden todettiin sijaitsevan syvemmissä vedessä (103 ± 39 cm) muihin havaintoihin verrattuna. Shirvell & Dungey (1983) raportoivat taimenen kudun tapahtuvan 6–82 cm (k.a. = 31 cm) syvyydellä, vaikka myös selvästi syvempiä, noin +2 m syviä alueita oli saatavilla ja ne oletettavasti olivat kutuun kelpaavia. Näin ollen kutupaikan syvyys on vuosittain vaihteleva, osittain saatavuudesta riippuvainen muuttuja, ja se myös todennäköisesti vaihtelee populaation ja paikan mukaan (Shirvell & Dungey 1983, Wollebæk ym. 2008).

Virrannopeuden on todettu olevan erittäin voimakkaasti vaikuttava tekijä taimenen kutupaikan valinnassa (Shirvell & Dungey 1983, Crisp & Carling 1989, Grost ym. 1990, Louhi ym. 2008, Wollebæk ym. 2008, Tammela 2009). Riittävä vesivirta soraikossa pitää happisaturaation korkeana, poistaa mädin aineenvaihdunnan tuottamia haitallisia yhdisteitä ja estää hienojakoisen aineksen sedimentoitumista mätimunien pinnalle (Tappel & Bjornn 1983, Chapman 1988, Rubin 1998). Crispin (2000) mukaan soraikon sisäisen läpäisevyyden, eli vesivirran kulun soraikon sisällä, tulisi toimivassa kutusoraikossa olla 250–650 cm h⁻¹. Rubin & Glimsäter (1996) raportoivat huomattavasti korkeammasta läpäisevyyden arvosta (6000 cm h⁻¹, vedenlämpö 10 °C), joka heidän tutkimuksissaan osoittautui merkitseväksi raja-arvoksi mädin selviytymiselle. Grost ym. (1990) raportoivat virrannopeuksien 24,5–36,6 cm s⁻¹ korreloivan positiivisesti toteutuneiden kutupaikkojen kanssa, kun puolestaan virrannopeuksia 0–12 cm s⁻¹ taimenet välttivät. Louhi ym. (2008) raportoivat kirjallisuudesta tekemässään yhteenvedossa taimenen suosimaksi virrannopeudeksi 20–55 cm s⁻¹. Wollebæk ym. (2008) ilmoittivat hyvin suuria hajontoja havaituissa virrannopeuksissa 5 cm pohjan yläpuolelta mitattuna (0–82 cm s⁻¹, n = 157), vaikka keskiarvo 29 cm s⁻¹ (± 20) olikin yhteneväinen muiden tutkimusten havaintojen kanssa. Crisp & Carling (1989) raportoivat lajeja erittelemättä lohikalojen kutupaikan minimivirtauksen olevan noin 15–20 cm s⁻¹. Tammela (2009) puolestaan raportoi 3 cm pohjan yläpuolelta mitatun virrannopeuden optimin kutupaikalle olevan 4–18 cm s⁻¹ välillä.

Populaatiot voivat suosia eri virrannopeuksia eri kohteissa myös mahdollisen kudun päällekkäisyyden ehkäisemiseksi, esimerkiksi joilla, joissa luontaisesti esiintyy puronieriää (*Salvelinus fontinalis*). Puronieriän kudun ajankohta on hyvin yhteneväinen taimenen kudun kanssa, ja alueilla, joilla taimen ja puronieriä esiintyvät rinnakkain, on taimenen todettu tekevän kutupesänsä nopeampaan virtaan (k.a. = 46,5 cm s⁻¹, se = 1,4) kuin puronieriän (k.a. = 17,6 cm s⁻¹, se = 0,9) (Witzel & MacCrimmon 1983). Kohteissa, joissa puronieriä esiintyy vieraslajina, sen kutu tapahtuu vahvemmin päällekkäisenä taimenen kanssa (Cucherousset ym. 2008). Lohen ja taimenen kutupaikkavaatimukset ovat osittain lomittaisia, mutta myös eroja on havaittavissa (Louhi ym. 2008). Lohen on todettu kutevan syvempään ja kovempaan virtaan kuin taimenen, ja lohi suosii kutupaikkana isompia uomia ja niiden keskiosia (Fleming 1996, Crisp 2000, Louhi ym. 2008, Jonsson & Jonsson 2011). Lohen kutu tapahtuu myös keskimäärin taimenen kutua myöhemmin (Louhi & Mäki-Petäys 2003).

Järvikutuisilla kannoilla pohjaveden purkautumisalueet ovat suosittuja kutualueita (Brabrand ym. 2002, Brabrand ym. 2006). Kudun on karuissa järvissä todettu onnistuvan erittäin pienellä virtauksella soraikon lävitse (250 mL m⁻² min⁻¹) (Brabrand ym. 2002, Brabrand ym. 2006). Pohjavesi on useimmiten erittäin vähähappista, ja voi aiheuttaa mädille kuolleisuutta, mikäli se ei ole sekoittunut pintaveteen (Hansen 1975). Tosin pohjaveden purkautuminen todennäköisesti vähentää siltin ja hienojakoisen orgaanisen aineksen osuutta kutupesässä, ja juuri kohdat joissa pohjavettä purkautuu soraikon lävitse sekoittuen happipitoiseen pintaveteen, ovat suosittua kutualueita myös joissa (Hansen 1975, Witzel & MacCrimmon 1983).

Riippuen kalan elinkierron vaiheesta, on soraikon raekoolla erilaisia vaateita (Kondolf 2000). Naaraan tehdessä kutupesää soran tulee olla riittävän hienojakoista, että naaras pystyy sitä kaivamaan ja liikuttamaan sorapartikkeleita (Kondolf 2000). Mädin ollessa soran sisällä hautumassa sorapatjan tulee olla riittävän karkeaa ja huokoinen, jotta vesi virtaisi sen lävitse (Crisp 2000, Kondolf 2000). Poikasten noustessa sorasta partikkeleiden on oltava riittävän isoja, että poikaset pääsevät nousemaan niiden välistä tai

riittävän pieniä, että poikanen kykenee itse siirtämään niitä (Crisp 2000, Kondolf 2000, Rubin ym. 2004, Nika ym. 2011).

Erittäin hienojakoisen aineksen (< 1 mm) on osoitettu olevan merkitsevästi kuolleisuutta lisäävä tekijä, eivätkä lohi ja taimen kude pohja-alueille jotka pääosin koostuvat siitä (Chapman 1988, Kondolf & Wolman 1993b, Shackle ym. 1999, Louhi & Mäki-Petäys 2003, Heywood & Walling 2007, Rubin ym. 2004, Nika ym. 2011, Radtke 2013). Pienikokoinen partikkeli estää vesivirran kulkeutumisen soraikon sisälle ja se myös tukkii mädin solukalvon (Chapman 1988). Soran koostumus kutupesässä voi muuttua haudonnan aikana (Hansen 1975, Grost ym. 1991). Talvella ennen virtaamien keväistä nousua on pesien havaittu sisältävän enemmän hienojakoista ainesta, mikä johtuu talvella yleisesti vallitsevasta alivirtaamasta (Hansen 1975, Grost ym. 1991).

Mikäli pesän päälle kertyy haudonnan aikana huomattavasti hiekkaa, voi se muodostaa kerroksen, jonka läpi poikaset eivät pysty nousemaan (Tappel & Bjornn 1983, Rubin & Glimsäter 1996, Rubin 1998, Kondolf 2000, Rubin ym. 2004, Nika ym. 2011). Tappel & Bjornn (1983) havaitsivat $\leq 9,5$ mm partikkelikoon kutupesissä vähentävän sorasta nousevien poikasten osuutta merkitsevästi vaeltavalla kirjolohella, ns. teräspäälohella (*Oncorhynchus mykiss irideus*), ja kuningaslohella (*Oncorhynchus tshawytscha*). Rubin & Glimsäter (1996) raportoivat ≤ 15 mm partikkelikoon olevan rajana mädin selviytymiselle. Mitä enemmän ja hienompaa ainesta pesä sisälsi, sitä vähemmän poikasia selviytyi (Tappel & Bjornn 1983). Rubin ym. (2004) ilmoittivat halkaisijaltaan 6–15 mm ja Radtke (2013) 8-16 mm soran osuuden korreloivan vahvasti poikasten nousuvaiheen kuolleisuuteen.

Lisäksi useilla vähemmän tutkituilla tekijöillä lienee ainakin paikallisesti vaikutusta kutupaikan valintaan. Kutua tapahtuu myös alueilla, joissa taimen ei valitse pesänsä paikkaa ainoastaan edellä mainittujen muuttujien perusteella optimaalisesta kohdasta, vaan tekee kompromisseja eri valintakriteerien suhteen (Zimmer & Power 2006). Pienenkin pH:n muutoksen on taimenilla osoitettu vähentävän kutuaktiivisuutta merkitsevästi (Kitamura & Ikuta 2001). Liian korkea veden lämpötila voi myös muodostua mädin kuolleisuutta lisääväksi tekijäksi, koska mädin hapentarve ja aineenvaihdunnan taso nousee lämpötilan noustessa (Crisp 2000).

Tämän tutkimuksen kohteissa taimen on ainoa syyskutuinen pesän tekevä lohikala. Päällekkäistä kutua esimerkiksi puronierän kanssa ei esiinny, millä voisi olla vaikutusta kutupaikan valintaan (Cucherousset ym. 2008). Puronierän kutupaikan valinnassa on osittaista päällekkäisyyttä taimenen kanssa, ja sekalajinen pariutuminen voi ohjata isompaa osaa taimenista pois niiden ominaisimmilta kutupaikoiltaan (Cucherousset ym. 2008).

2.5. Kutupesä

Kutupesä on kalan soraan tekemä kaivanto, joka sisältää mätiä, ja on muodoltaan useimmiten ellipsi, joka voi levetä tai kaventua alavirran suuntaan (Ottaway ym. 1981, Crisp & Carling 1989, Wollebæk ym. 2008, Syrjänen ym. 2013). Ympäristötekijöistä pesän lopulliseen muotoon voivat vaikuttaa virrannopeus, soran raekoko, stopparikiveykset ja muut mahdolliset kappaleet, kuten puunrungot ja risupadot (Wollebæk ym. 2008). Kutupesien muoto ja koko on paikka- ja olosuhderiippuvaista, ja vaihtelu on huomattavan suurta (henkilökohtainen havainto). Tyypillisin kutupesä on kuitenkin kapeahko kaivanto, jossa näkyvän kuopan pituus on noin 1/3 koko pesän pituudesta (Kuva 3). Poikkeavia muotoja ovat esittäneet esimerkiksi Kondolf ym. (1993a).

Kutupesän kuoppa on kohta, josta taimen on kaivanut soraa peittääkseen sillä mädin. Hännäksi tai harjanteeksi kutsutaan osaa, joka muodostuu kuopan alavirran puolelle

kuopasta kaivetusta sorasta. Mätitaskuja, eli hännässä sijaitsevia kohtia joihin mäti on laskettu, voi olla useita ja ne voivat sijaita koko hännän matkalla (Fleming 1996). Virtaussuunnan mukaisesti tarkasteltuna taaimmainen mätitasku on ensimmäisenä kaivettu ja sisältää useimmiten taskuista eniten mätiiä (Fleming 1996).

Pesää kaivaessaan naaras lyö pyrstöllään soraa ja pyrkii liikuttamaan sorapartikkeleita, jotta muodostuisi sopiva kuoppa, johon laskea mäti (Jones & Ball 1954, Chapman 1988, Crisp & Carling 1989). Kaivuussa halkaisijaltaan pieni sora, hiekka (< 1 mm) ja siltti nousee ajeeseen ja kulkeutuu alavirran suuntaan virrannopeudesta ja partikkelista riippuen, eikä pesän sisältämä mätitasku juurikaan sisällä tätä hienojakoisinta ainesta (Chapman 1988). Grost ym. (1991) raportoivat, että pesissä, jotka olivat noin 20–40 cm pitkien taimenien tekemiä, taimenet pystyvät poistamaan kokonaan $\leq 6,3$ mm partikkelit pesästä. Crisp & Carling (1989) havaitsivat, että naaras useimmiten kaivaa yhden kutupesän, johon se laskee mätinsä. Monessa tutkimuksessa on tosin havaittu saman naaran tekvän useita pesiä (Fleming ym. 1996, Klemetsen ym. 2003, Jonsson & Jonsson 2011). de Gaudemar ym. (2000) raportoivat edeltävistä tutkimuksista yhteenvetona lohien rakentavan 1–9 kutupesää, jotka voivat olla 8–17 erillisen kaivannon yhdistelmiä. Crispin (2000) mukaan taimenen kutupesä sisältää useimmiten 1–3 mätitaskua. Garcia-Vazquez ym. (2001) havaitsivat taimenten kutupesien perinnöllisyyttä tutkiessaan mätimunien hedelmöityksen olevan peräisin poikkeuksetta useammalta kuin yhdeltä koiraalta. Heidän tutkimuksessaan noin kolme neljästä pesästä sisälsi useamman kuin yhden koiraan sukutuotteita.

Suuret naaraat hautaavat mätinsä syvemmälle ja usein karkeampaan soraan (Ottaway ym. 1981, Crisp & Carling 1989, Fleming ym. 1996). Ottaway ym. (1981) raportoivat 55–67 cm pitkien taimenten tekemien mätitaskujen sorasyvyydeksi 3–22 cm. Grostin ym. (1991) tutkimuksessa mäti oli 2–23 cm syvyydessä, tosin yleisimmin 9–12 cm välillä, ja kutuneiden kalojen pituusvaihteluksi ilmoitettiin 20–40 cm. Barlaup ym. (1994) raportoivat taimenen mätitaskujen olevan keskimäärin 14,8 cm syvyydessä. Mätitaskujen syvyyden vaihtelu selittynee kalan koon lisäksi pohjan partikkelikoolla ja rakenteella, ja myös populaation tai yksilön geno- ja fenotyypillä voi olla vaikutusta (Jonsson & Jonsson 2011, Gortázar ym. 2012). Vaikeakaivuisilla pohjilla naaraiden on todettu suosivan edellisenä tai samana vuonna jo kaivettuja kohtia kutualustanaan, koska niissä sora on jo valmiiksi irtonaista (Gortázar ym. 2012). Tutkimuksissa on myös havaittu istutettujen kalojen tekvän pienempiä pesiä ja hautaavan mätinsä lähemmäksi pintaa (Jonsson & Jonsson 2011). Kalan koko vaikuttaa myös kutupesän kokoon ja sijaintiin (Crisp & Carling 1989, Fleming 1996, Dauphin ym. 2010, Syrjänen ym. 2013).

2.6. Kutupesäinventointi

Kutupesäinventoinnilla tutkitaan lohikaloiden kutuun liittyvää käyttäytymistä, vuotuista kutukannan rakennetta ja kutuneiden naaraiden kokojakaumaa (Crisp & Carling 1989, Dauphin ym. 2010, Syrjänen ym. 2013). Varsinkin Pohjois-Amerikassa kutupesäinventointia on tehty laajalti (Bjornn & Reiser 1991, Syrjänen ym. 2013). Norjassa on erityisesti lohien lisääntymistä tutkittu kutupesien avulla (Barlaup ym. 1994, Fleming 1996). Suomessa on 1990-luvun alkupuolella tehty ainakin Partti-Pellisen ym. (1993) ja Takkusen (1993) toimesta kutupesiin liittyviä töitä. Standardoitua laskentamenetelmää on käytetty 1990-luvun lopulta alkaen, mutta käyttö on edelleen vähäistä maanlaajuisesti tarkasteltuna (Syrjänen ym. 2013).

Kutupesäinventointi suoritetaan Syrjäsen ym. (2013) mukaisesti kahlaamalla virtavesissä ja vesikiikarin avulla pohjaa tähyestäen. Maksimisyvyys, jossa menetelmää voidaan vielä käyttää, on noin 1,2 m. Kaikista nopeimman virran alueet joudutaan monesti

myös sivuuttamaan, joskin edellä mainituista habitaateista ei useimmiten löydy taimenen kutupesä (henkilökohtainen havainto). Havaituista kutupesistä mitataan eri ympäristömuuttujia sen mukaan, millaista tietoa tarvitaan. Yksinkertaisimmillaan lasketaan pesien kappalemäärät, mitataan niiden äärimitat (pituus ja leveys) sekä syvyys pesän keskeltä ja kirjataan pesän sijainti karttapohjalle. Tarkempia tietoja tuotettaessa pesistä voidaan mitata virrannopeus eri kohdista ja syvyyksiltä, pesän eri osien syvyyserot ja kiviaineksien raekoko, etäisyydet (lähimpään suojaan, rantaan), pohjan sammalpeittävyys ja vedenpinnan yläpuolinen varjostus. Tarkempi menetelmäkuvaus löytyy Syrjänen ym. (2013) julkaisusta.

Naaras voi tehdä myös ns. vale- tai harjoituspesiä (Crisp & Carling 1989, Barlaup ym. 1994, Syrjänen ym. 2013). Kutupesäinventoinnissa huomioidaan vain oikeat, mätiä sisältävät pesät. Pesät voivat olla myös osittain tai kokonaan päällekkäin tai lomittain. Päällekkäisyyden on osoitettu olevan ainakin osittain riippumatonta sopivien soraikoiden liian pienestä lukumäärästä (Essington ym. 1998, Gortázar ym. 2012). Päällekkäiset pesät aiheuttavat kutupesien laskennalle haasteita, ja esitettyä pesien lukumäärää tulee käsitellä minimiestimaattina alueen todellisesta pesämäärästä.

3. AINEISTO JA MENETELMÄT

3.1. Tutkimuskohteet

Tutkimus tehtiin Kymijoen vesistöalueen neljällä kunnostetulla kohteella: Joutsan Rutajoella, Petäjäveden Könkköjoella, Jämsän seutukunnan Arvajen reittillä sekä Muuramen Muuramenjoella (Taulukko 1). Kohteet ovat pienehköjä, pääosin metsärantaisia jokia ja reittivesiä järvien välissä, joissa kosket ja suvannot vuorottelevat. Arvajen reittiä lukuun ottamatta uomissa ei ole isompia altaita. Kaikissa tutkimuskohteissa on suoritettu vähintään yksi kunnostustoimenpide 1990-luvulla (Taulukko 1). Lisäksi Rutajoessa, Könkköjoessa ja Muuramenjoessa on tehty viime vuosien aikana pieniä kunnostustoimia, kuten kutusoraikoiden kunnostuksia ja sorastuksia.

Taulukko 1. Tutkimuskohteiden tietoja, jossa Uoman p. = uoman pituus, Pud. k. = pudotuskorkeus uoman pituudella, HQ = ylivirtaama, MQ = keskivirtaama, NQ = alivirtaama ja Valuma-a. = valuma-alue. Arvajen reitti on katkonainen usean eri kosken muodostama kokonaisuus, jonka vuoksi uoman pituus suhteessa pudotuskorkeuteen ja valuma-alueen kokoon ei ole suoraan vertailukelpoinen. Tähdellä merkityt arvot ovat mallinnettuja estimaatteja. Aineisto on kerätty HERTTA-tietokannasta.

Kohde	Uoman p. (km)	Pud.k. (m)	HQ (m ³ s ⁻¹)	MQ (m ³ s ⁻¹)	NQ (m ³ s ⁻¹)	Väri-luku (Pt mg ⁻¹)	Valuma-a. (km ²)	Kunnostus tehty
Rutajoki	3,15	38,9	21,7*	1,27*	0,41*	63 (sd=18,78)	180	1997
Muuramejoki	1,47	12,2	24	3,21	0,35	37 (sd=10,58)	391	1990
Könkköjoki	2,37	19,1	14*	1,33*	0,19*	100 (sd=24,97)	151	1999
Arvaja	-	-	7,41	1,67	0,15	40 (sd=7,50)	-	1996

Arvajen reitti on taimenelle nousuesteetön, pitkä ja vaihteleva jakso lyhyitä koskia, virtapaikkoja ja järviä. Se saa alkunsa Isojärvestä ja laskee useamman pienen järven kautta Päijänteeseen. Arvajankoski on reitin alin koski, jossa sijaitsee UPM Kaipolan vedenottamon pato. Padon ohitukseen on rakennettu luonnollinen kalatie, mutta kalatien

toiminta on todettu heikoksi (Havumäki 2003). Tässä tutkimuksessa tarkasteltiin Arvajan reitin koskista Kivikoskea, Kotakoskea ja Puukkoistenkoskea, jotka sijaitsevat reitin ylä- ja keskiosilla.

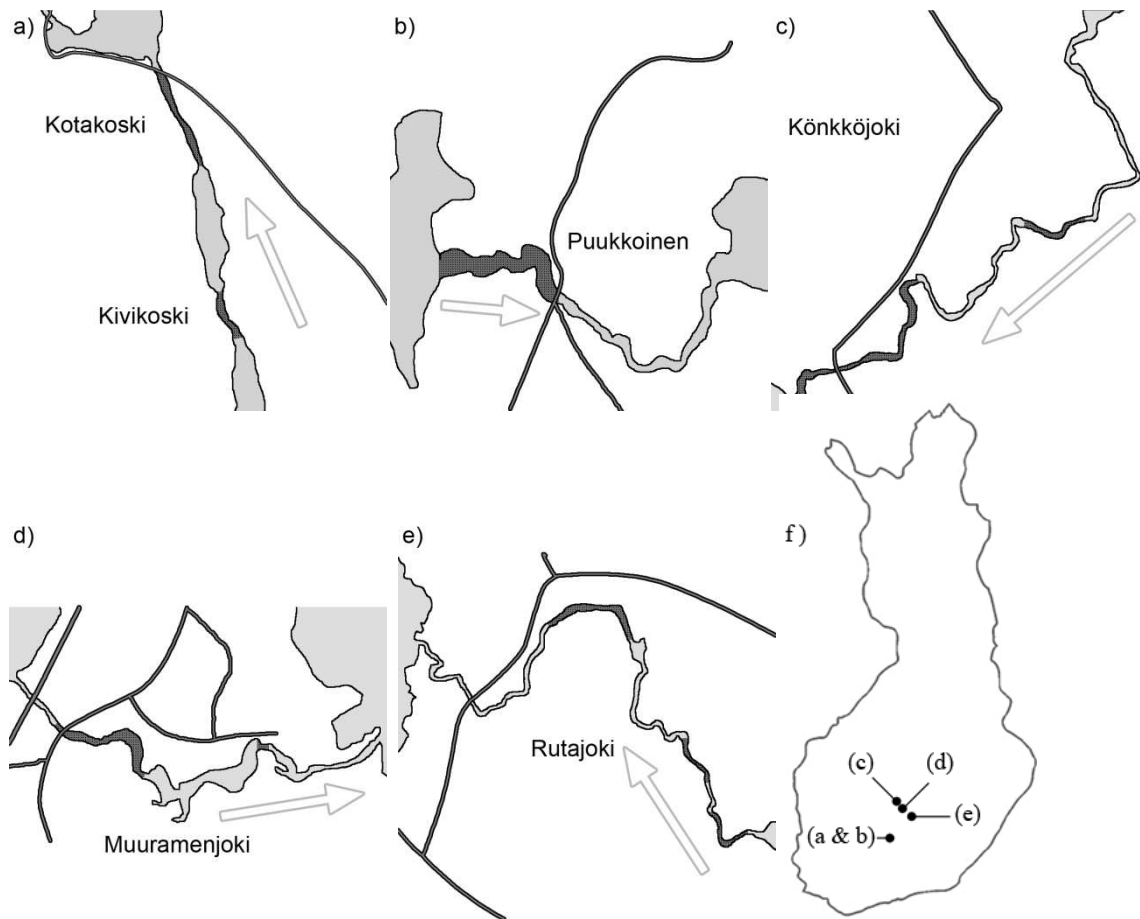
Muuramenjoki ja Rutajoki laskevat myös Päijänteeseen. Muuramenjoessa on joen alaosilla vanhan padon sivuun rakennettu kalatie vuonna 1991, joka oli Suomen ensimmäinen ns. denil-uoma (Eloranta 2010). Rutajoki on nykyisellään täysin nousuesteetön Matkusjärveen saakka, jonka yläpuolisella jokiosuudella ennen Rutajärveä on Lohikoskella vedenkorkeutta säätelevä pato nousuesteenä.

Könkköjoki laskee Karikkoselän kraatterijärveen, joka kuuluu isompaan rikkonaiseen Jämsänvesi-Petäjävesi järviolueeseen. Könkköjoessa ei ole todettuja vaellusesteitä (Uusitalo 2015). Järvestä vesi laskee pitkän Jämsän reitin kautta lopulta Päijänteeseen, mutta toisin kuin muilla kohteilla, Jämsän reitillä on kalojen liikkumista täysin estäviä nousuesteitä, mm. UPM Jämsänkosken ja Kaipolan tehtaiden padot. Tehtaat on perustettu 1888, jonka jälkeen Päijänteen kaloilla ei enää ole ollut nousuyhteyttä reitin yläosille.

Kohteet ylläpitävät nykyisellään heikkoja paikallisia taimenkantoja, kutukantojen koostuessa noin 5–40 kpl:sta taimennaaraita (FT Jukka Syrjänen, Jyväskylän yliopisto, suullinen tiedonanto). Vuosittain koskista lähtee jokusia poikasia vaellukselle, mutta valtaosa niistä ei selviä sukukypsiksi asti (Syrjänen ym. 2014a, Syrjänen ym. 2014b).

3.2. Aineiston kerääminen ja menetelmät

Aineisto kerättiin syksyllä 2015 loka-marraskuussa kohteiden vakiokoelaoilta, eli joen osilta joista kutupesät inventoidaan vuosittain osana Keski-Suomen taimenkantojen seuranta (Kuva 1). Soraikkoja ei eritelty ympäristötyypittäin luokkiin virrannopeuden tai morfologisten tekijöiden perusteella (Jowett 1993, Tammela 2009), koska kaikki tarkastellut alueet ovat nopeavirtaisia koskijaksoja. Muuramenjoen mittaukset tehtiin 29.10. ja 3.11., Könkköjoen 9.11., Arvajan reitin 11.11. ja Rutajoen 13.11. Mitattaessa soraikoita kaikissa kohteissa vallitsi alivirtaama, ja vedenpäällisen tarkastelun perusteella osaan jokien soraikoita oli kudettu kuluneen syksyn aikana.

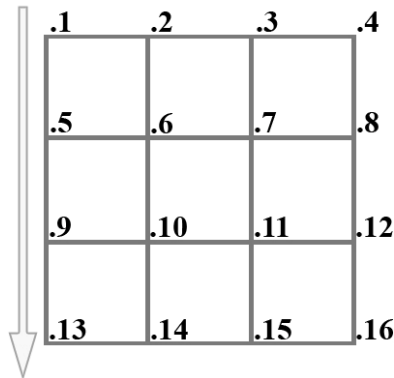


Kuva 1. Tutkimuskohteet Arvajan reitti (a & b), Könkköjoki (c), Muuramenjoki (d) ja Rutajoki (e), joissa tummennetulla on merkitty alueet, joilta soraikot mitattiin. Kuviin on piirretty isoimmat tiet selkeyttämään koalueiden maantieteellistä sijaintia ja nuoli osoittamaan veden virtaussuuntaa. Osakuvassa (f) tutkimuskohteiden sijainti Suomessa.

Mitatut soraikot jaoteltiin kunnostussoraikoihin ja luonnonsoraikoihin. Kunnostussoraikoiksi määriteltiin isot, viranomaiskunnostuksissa koneellisesti tehdyt soraikot ja Könkköjoella tehdyt laajat talkoosoraikot. Kunnostussoraikoiden sijainti pystyttiin määrittämään tutkimuskohteiden kunnostuskartoista ja paikan päällä vesikiikarilla tarkastellen. Kunnostussoraikot poikkeavat luonnonsoraikoista usein ulkoiselta rakenteeltaan. Monesti ne ovat yksittäisiä, laajoja ja irrallisia sorakasoja muun kiviaineksen lomassa sekä niissä käytetty sora on usein tasakokoista (henkilökohtainen havainto). Luonnonsoraikoksi määriteltiin soraikko, jonka päällä vesi silmämääräisesti tarkasteltuna virtasi ja mittausalueella oli hallitsevasti (noin 75 %:n peittävyys) kutuun soveltuvan kokoista, halkaisijaltaan n. 8–128 mm, olevaa sora.

Yksi mittauskoela sisälsi vähintään 9 ja enintään 16 mittauspistettä (Kuva 2). Mittausteknisistä syistä johtuen mittapisteiden väliseksi siirtymäksi valittiin 1 m, jonka katsottiin olevan riittävän tarkka kuvastamaan laajemman soraikon virtausoloja. Näin ollen koalojen minimi- ja maksimikoot olivat 4–9 m². Koelat olivat neliön tai suorakaiteen muotoisia, josta muodostuu neljä mahdollista eri kokoa koelalle (2 * 2 m, 2 * 3 m, 3 * 2 m, 3 * 3 m). Käytetyn koelan koko määräytyi mitattavan soraikon mukaan. Soraikko pyrittiin sovittamaan kokonaisuudessaan mittausapluunaan, ja jos soraikko oli laajempi kuin 9 m², siitä valittiin silmämääräisesti tarkasteltuna keskimääräinen mittauskohta, jossa sora oli eniten ja virrannopeus alaa edustava. Jokainen mittauspiste oli soraikolla tai sen reunalla, minkä vuoksi kaikista pienimpiä (< 3 m²) luonnonsoraikoita ei

mitattu. Mittalinja valittiin aina päävirran suuntaisesti 90°:n kulmassa poikkivirtaan, ja mittauspisteet olivat aina spatiaalisesti samassa kohdassa. Kuvassa 2 on esitetty mittaussuunnitelma, jossa ylimpänä vasemmassa reunassa on mittauspiste 1, josta suoraan alapuolella oleva seuraava piste on aina numeroltaan 5 (Kuva 2).



Kuva 2. Mittauskoeala, jossa mittapisteen numeron edessä oleva piste osoittaa sen sijainnin ruudukon leikkauskohdista. Mittapisteväli on 1 m. Horisontaalinen mittaussuunnitelma on 90°:n kulmassa virran suuntaan nähden, joka osoitetaan kuvassa pystyviivalla.

Jokaisesta mittauspisteestä mitattiin virrannopeudet neljältä eri syvyydeltä ja arvioitiin pisteen keskeltä 50 cm:n säteellä pohjan sora- ja kivipartikkelien raekoko sekä peittävyys. Virrannopeus mitattiin 2 cm pohjan yläpuolelta, 80 %:n, 60 %:n ja 20 %:n syvyydeltä. Mittaukset suoritettiin Höntzsch ZS18GFE (2010) -virrannopeusmittarilla jossa käytettiin 6 s keskiarvon mittaustapaa. Pohjan raekoosta arvioitiin hallitsevin ja toiseksi hallitsevin raekoko, sekä silmämääräisesti arvioitiin niiden prosentuaaliset peittävyden osuudet mittauspisteessä 5 %:n tarkkuudella. Hallitsevimman eli dominoivan, ja toiseksi hallitsevimman eli subdominoivan raekoon yhteenlasketun peittävyden osuus vaihteli, eli mikäli mittauspisteessä oli myös muita raekokoja, näkyi niiden osuus muun kiviaineksen osuutena prosentuaalisesti. Näin ollen dominoivan, subdominoivan ja muun aineksen yhteenlaskettu peittävyys oli 100 %. Dominoivan ja subdominoivan aineksen raekoko määritettiin muunnetun Wentworth-asteikon mukaan, jossa kivipartikkelin halkaisijasta riippuen aines voi saada arvoja väliltä 1–9 (Taulukko 2). Mahdollisen muun kiviaineksen raekokoa ei määritetty.

Taulukko 2. Soran partikkelikoon määrittäminen muunnetun Wentworth-asteikon mukaisesti (Mäki-Petäys ym. 2002).

Halkaisija (min-max)	(mm)	Luokka
	> 512,1	9
	256,1 - 512	8
	128,1 - 256	7
	64,1 - 128	6
	32,1 - 64	5
	16,1 - 32	4
	8,1 - 16	3
	2,1 - 8	2
	< 2	1

Mittaussora-alueilla olevien isojen kivien (halkaisija ≥ 512 mm muunnetun Wentworthin asteikon mukaisesti) pinta-ala ja peittävyys pisteessä mitattiin. Kiven maksimileveys ja -pituus mitattiin, sekä arvioitiin, kuinka iso osuus kiven pinta-alasta oli

mittaussoraikon alueella. Eli mikäli kivi osui reunapisteelle, siitä mitattiin pinta-alan osuus joka sijoittui mittasapluunan ruudun sisään. Soraikon efektiivinen, eli kivetön, pelkkää kutuun kelpaavaa soraa sisältävä, pinta-ala saatiin vähentämällä mittaussapluunalle osuneiden kivien pinta-ala kutupesän tekemiseen kelpaavan alueen pinta-alasta. Soraikat luokiteltiin kahteen luokkaan niiden käyttöasteen (kutematon, kudettu) perusteella, joka pohjasi vuosina 2010–2015 tehtyjen kutupesäinventointien tuloksiin (Taulukko 3).

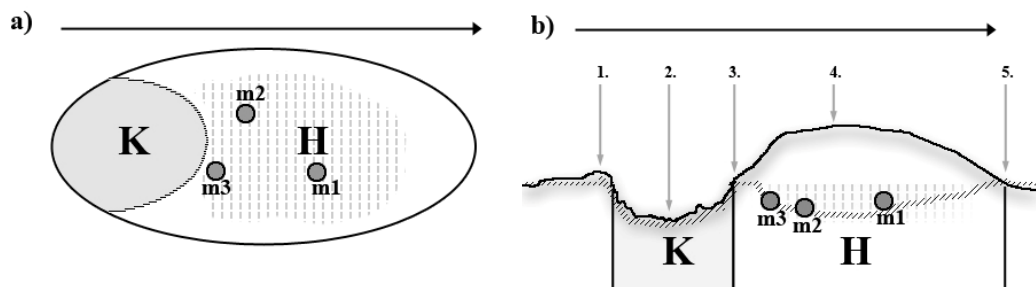
Taulukko 3. 2010–2015 kutupesäinventointien tuloksia, jossa lkm. = havaittu pesien lukumäärä, cm = pesän kokonaispituuden keskiarvo ja (sd) = keskihajonta. Arvajan reitin kosket on merkitty tähdellä. Viivalla merkittyinä ajankohtina kohdetta ei ole inventoitu.

Kohde	2010		2011		2012		2013		2014		2015	
	lkm.	cm (sd)	lkm.	cm (sd)	lkm.	cm (sd)	lkm.	cm (sd)	lkm.	cm (sd)	lkm.	cm (sd)
Könkköjoki	-	-	23	144 (56)	18	194 (103)	31	157 (61)	25	165 (76)	38	148 (66)
Muuramenjoki	11	134 (36)	8	153 (87)	10	203 (66)	12	175 (68)	14	208 (110)	10	206 (46)
Kivikoski*	11	189 (85)	6	183 (71)	7	261 (80)	7	221 (58)	5	167 (82)	8	199 (40)
Hassinkoski*	3	122 (20)	6	174 (32)	-	-	-	-	-	-	-	-
Puukkoinen*	3	128 (6)	0	0	5	185 (56)	4	176 (42)	6	110 (25)	7	179 (57)
Kotakoski*	4	184 (51)	5	192 (44)	5	183 (52)	5	132 (44)	1	160	3	248 (110)
Rutajoki	7	101 (26)	27	159 (82)	27	204 (49)	27	181 (62)	17	158 (91)	21	178 (67)

3.3. Kelpoisuusindeksi ja mallinnus

Tässä tutkimuksessa luotiin soraikon kelpoisuusindeksi, jolla pyrittiin tarkastelemaan useamman ympäristömuuttujan yhtäaikaista vaikutusta soraikon suosimiseen kudussa. Indeksä määrittää soraikolle laadullisen pisteytyksen (KI = kelpoisuusindeksi) sen kaikkien mittauspisteiden keskiarvosta.

Aiemmin kerätyn kutupesäaineiston perusteella luotiin virrannopeudelle, syyvydelle, soran raekoolle ja suojakiven etäisyydelle raja-arvot kolmelle eri laatuluokalle (heikko, sopiva, optimi) (FT Jukka Syrjänen ym., Jyväskylän yliopisto, julkaisematon). Luokkien rajat perustuvat kutupesäaineiston jakaumien tarkasteluun, minkä perusteella määritetään ympäristömuuttujille luokkakohtaiset vaihteluvälit. Virrannopeuden arvon laskennassa käytettiin pesän etupuolen mittauksia (Kuva 3b, kohta 1.), syvyydessä pesän kuopan ja hännän rajan mittauksia (Kuva 3b, kohta 3.) ja soran raekoossa hännän mittaustuloksia (Kuva 3b, kohdat 3–5.).



Kuva 3. Taimenen kutupesän rakenne yläpuolelta (a) ja sivusta (b) katsottuna, jossa virran suunta on osoitettu nuoliviivalla, ja osat K = kuoppa ja H = häntä. Osakuvassa (b) kohta 1. = etupuoli, 2. = kuopan pohja, 3. = kuopan ja hännän raja, 4. = hännän laki ja 5. = hännän perä. Mätitaskut (3 kpl) on merkitty m1–3, ja alue josta taimen on kaivanut mätitaskuille sopivaa kuoppaa, on merkitty haalealla katkoviivoituksella. Horisontaalinen katkoviiva kuvassa (b) on muokkaamattoman soran taso.

Etupuolen virrannopeuden arvo ei varsinkaan pitkässä kutupesässä kuvaa tarkasti virtausolosuhteita mätitaskujen kohdalta, mutta se on paras saatavilla oleva estimaatti,

koska kutupesäinventoinnissa muista mittauspisteistä ei ole mitattu 80 % syvyyden virrannopeutta (FT Jukka Syrjänen ym. Jyväskylän yliopisto, julkaisematon). Virrannopeutta 80 %:n syvyydeltä käytettiin pohjan tai 60 %:n syvyyden virrannopeuden sijaan, koska satunnaisessa mittauspisteessä on pohjan virrannopeudessa liikaa erilaisista partikkeleista johtuvaa vaihtelua, joten se ei välttämättä kuvaa kutupesän virtausolosuhteita luotettavasti, ja aiemmissa töissä on todettu 60 %:n virrannopeuden olevan heikosti varsinaista kutupaikkaa selittävä muuttuja (Tammela 2009). Tammela (2009) myös totesi kutupesän etupuolen eroavan muusta koskiympäristöstä vain syvyyden ja hallitsevan raekoon perusteella, minkä vuoksi se katsottiin parhaaksi mittauspisteeksi.

Virrannopeudelle 80 %:n syvyydeltä (v80), pohjan hallitsevalle partikkelin raekoolle (dom.), toiseksi yleisimmälle partikkelikoolle (sub.dom.), mittaussyvyydelle (syv.) ja suojakiven etäisyydelle (kivi) luotiin kolmiluokkainen pisteasteikko (Taulukko 4). Jokainen luokka pisteytetään muuttujakohtaisilla painotuksilla siten, että yksittäinen mittapiste saa yhteenlasketun arvon väliltä 0–1 (Taulukko 4). Soraikon kokonaisarvo, eli kelpoisuusindeksi, saadaan laskemalla mittapisteiden arvoista keskiarvo. Mitä korkeamman arvon soraikko saa, sitä paremmin sen tulisi soveltua kutuun.

Taulukko 4. Indeksissä tarkasteltavien muuttujien eri kelpoisuusluokkien (heikko, sopiva, optimi) painotettu pisteytys (0–0,5) luokkakohtaisesti, jotka yhteenlaskettuna mittauspiste voi saada arvoja väliltä 0–1 (min–max). v80 = virrannopeus 80 %:n syvyydeltä, syv. = mittaussyvyys, dom. = hallitseva soran raekoko, sub.dom. = toiseksi yleisin soran raekoko ja kivi = suojakivi lähettyvillä (0 = ei ole, 1 = on).

Muuttuja	Heikko	Sopiva	Optimi
v80	0	0,25	0,50
syv.	0	0,05	0,10
dom.	0	0,10	0,20
sub.dom.	0	0,05	0,10
kivi	0	0,10	0,10

Laskettaessa 80 % virrannopeuden raja-arvoja, jätettiin osa Muuramenjoen mittauksista huomioimatta, koska Muuramenjoki erosi tilastollisesti merkittävästi muista kohteista (1-ANOVA $F_{3,144} = 12,41$, $p = < 0,01$). Muuramenjoella mittauksia oli vain kahdelta vuodelta (2013 & 2015, $n = 17$) ja vuoden 2015 mittaukset ($n = 10$) suoritettiin joulukuussa huomattavasti kutuaikaa korkeammalla virtaamalla ($2,75 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$). Näin ollen Muuramenjoen 2015 vuoden mittauksien poikkeavat arvot poistettiin tarkastelusta.

Virrannopeusaineistosta poistettiin myös ulkopuoliset havainnot (ns. *outliers*) Hoaglinin ym. (1986) mukaisesti ($\leq -26,63 \text{ cm s}^{-1}$ & $\geq 90,38 \text{ cm s}^{-1}$). Tutkimuskohteissa oli ulkopuolisten havaintojen ja Muuramenjoen 2015 mittauksien poiston jälkeen eroa (1-ANOVA $F_{2,125} = 3,52$, $p = 0,03$), mutta varianssien vaihtelusta huolimatta aineiston vaihteluväli oli kohteissa samankaltainen. Edellä mainittujen toimenpiteiden mukaisesti muokatusta aineistosta (k.a. = 32,14, sd = 19,66, $n = 126$) valittiin optimin alarajaksi 10 %:n kvantiili ($9,0 \text{ cm s}^{-1}$) ja 90 %:n kvantiili ($58,5 \text{ cm s}^{-1}$). Optimialue sisälsi valtaosan havainnoista ja sopi kirjallisuudessa ilmoitettuihin havaintoihin, joten se arvioitiin luotettavaksi (Shirvell & Dungey 1983, Witzel & MacCrimmon 1983, Crisp & Carling 1989, Grost ym. 1990, Louhi ym. 2008, Wollebæk ym. 2008, Tammela 2009). Sopivan alarajaksi muodostui 5 %:n kvantiili ($5,0\text{--}9,0 \text{ cm s}^{-1}$) ja ylärajaksi 95 %:n kvantiili ($58,5\text{--}71,25 \text{ cm s}^{-1}$). Virrannopeudet, jotka ovat $\leq 5 \text{ cm s}^{-1}$ tai $\geq 71,25 \text{ cm s}^{-1}$ luokiteltiin heikoiksi. Virrannopeutta pidetään tärkeänä elementtinä kutupaikanvalinnassa, jonka vuoksi sitä painotettiin eniten (0,5 / max. 1), ja virrannopeus myös osittain vaikuttaa

mittauspisteessä esiintyvään partikkelikokoon, eli muuttujilla on yhteisvaikutusta, joka huomioidaan painottamalla raekokoä vähemmän.

Kutupesän kuopan ja hännän rajalla havaittu syvyys vaihteli tutkimuskohteiden välillä, joskin keskiarvon vaihtelu oli pientä (49,32–54,44 cm). Aineistosta poistettiin ulkopuoliset havainnot Hoaglinin ym. (1986) mukaisesti ($\leq -17,80$ cm & $\geq 111,80$ cm). Muokatusta aineistosta (k.a. = 48,38, sd = 17,87, n = 741) valittiin optimin alarajaksi 10 %:n kvantiili (≥ 28 cm) ja 90 %:n kvantiili (≤ 74 cm). Sopiva-luokan alarajaksi muodostui 5 %:n kvantiili (25–28 cm) ja 95 %:n kvantiili (74–80,9 cm). Syvyydet ≤ 25 cm ja $\geq 80,9$ cm saavat arvon heikko. Syvyys on osassa tutkimuksia todettu merkitseväksi tekijäksi taimenen kutupaikan valinnassa (Shirvell & Dungey 1983, Grost ym. 1990, Bjornn & Reiser 1991), vaikkakin vaihtelua on huomattavasti (Wollebæk ym. 2008). Syvyys onkin ainakin osittain saatavuudesta ja vedenkorkeudesta riippuva tekijä (Shirvell & Dungey 1983, Wollebæk ym. 2008, Tammela 2009), ja siksi sitä painotetaan tässä mallissa pienellä osuudella (0,1 / max. 1).

Pohjamateriaalin raekoko on luokitteluasteikollinen muuttuja, joka voi saada kokonaislukuja välillä 1–9 muunnetun Wentworthin asteikon mukaisesti (Taulukko 2). Pisteluokkarajojen valinta tehtiin frekvenssitarkastelun perusteella (Taulukko 5). Dominoivan ja subdominoivan soran havaintojoukko oli normaalijakautunutta, eikä sisältänyt jakauman ulkopuolisia havaintoja. Subdominoivalle materiaalille ei määritelty sopivan ylärajaa, koska havaintojen ja kirjallisuuden perusteella karkeampi lisäaines pesässä ei ole negatiivisesti vaikuttava tekijä (Chapman 1988, Kondolf & Wolman 1993b, Shackle ym. 1999, Louhi & Mäki-Petäys 2003, Heywood & Walling 2007, Rubin ym. 2004, Nika ym. 2011, Radtke 2013). Dominoivaa raekokoä painotettiin toiseksi eniten, koska vallitsevalla raekoolla on merkittävä vaikutus kutupaikan valintaan (0,2 / max. 1) (Chapman 1988, Kondolf & Wolman 1993b, Shackle ym. 1999, Louhi & Mäki-Petäys 2003, Heywood & Walling 2007, Rubin ym. 2004, Nika ym. 2011, Radtke 2013). Subdominoivaa raekokoä painotettiin yhtäläisesti syvyyden kanssa (0,1 / max. 1).

Taulukko 5. Kutupesäaineiston perusteella tehty luokittelu Wentworthin (Mäki-Petäys ym. 2002) asteikolla soran kelpoisuudelle, jossa dom. = hallitseva partikkelikoko (n = 520), subdom. = toiseksi hallitsevin partikkelikoko (n = 520) ja $f\%$ = frekvenssi.

Muuttuja	heikko	sopiva	optimi	sopiva	heikko
dom.	0-3	4	5	6-7	8-9
$f\%$	3,5	24,2	56,9	15,3	0,1
sub.dom.	0-2	3	4-6	7	-
$f\%$	1,7	8,7	87,8	1,5	0,3

Lisäksi kiven etäisyys pisteytettiin, eli mikäli mittapisteen välittömässä läheisyydessä on suojakivi tai subdominoiva raekoko on 9 (halkaisija ≥ 512 mm) (Mäki-Petäys ym. 2002), saa se optimiarvon, ja mikäli kiveä ei ole, saa piste heikon arvon (Taulukko 4). Kiven etäisyyttä painotettiin syvyyden ja subdominoivan raekoon kanssa yhtäläisesti (0,1 / max. 1).

Taulukko 6. Valittujen ympäristömuuttujien eri luokkien (heikko, sopiva, optimi) raja-arvot, jossa $v80$ = virrannopeus 80 %:n syvyydellä, syv. = mittaussyvyys, dom. = dominoiva raekoko muunnetun Wentworthin asteikon mukaisesti (Mäki-Petäys ym. 2002), sub.dom. = toiseksi yleisin raekoko Wentworthin asteikon mukaisesti ja k. = kiven etäisyys (onko mittapisteessä tai sen vieressä halkaisijaltaan ≥ 512 mm partikkelia).

Muuttuja	heikko, alaraja	sopiva, alaraja	optimi	sopiva, yläraja	heikko, yläraja
$v80$ (cm s ⁻¹)	< 5,00	5,00–9,00	9,00–58,50	58,50–71,25	> 71,25
syv. (cm)	< 25,0	25–28,0	28–74,0	72–80,9	> 80,9
dom.	2	3–4	5	6	> 8
sub.dom.	2	3–4	5	6–7	-
k	0	1	1	1	0

3.4. Tilastollinen käsittely

Kunnostus- ja luonnonsoraikoista tarkasteltiin soratyyppikohtaisesti eri syvyyksien virrannopeuksia (v_{Pohja} , $v80$, $v60$, $v20$) ja soraluokkien (dominoiva & subdominoiva) raekokoja varianssianalyysillä (1-ANOVA). Tutkimuskohteiden erot paikannettiin käyttäen Tukeyn post hoc -testiä. Jos aineisto oli vinoutunut, testattiin eri muunnoksilla aineiston muuntamista symmetrisemmäksi ja normaalijakautuneeksi (Hamilton 1990, Templeton 2011). Muuttujia, joiden havaintojoukkoa ei saatu normaalijakautuneeksi, testattiin parametrittömällä Kruskal-Wallis testillä. Soran raekoon havainnot jakautuvat 9:ään eri luokkaan muunnetun Wentworthin asteikon mukaisesti (Mäki-Petäys ym. 2002), ja havaintojen frekvensijakauman perusteella ilmoitettiin yleisimmät raekoot ja niiden osuudet (f_{kok}) kaikista havainnoista.

Kunnostus- ja luonnonsoraikoiden välisiä eroja testattiin Mann-Whitneyn ja Kruskal-Wallis testillä. Lisäksi soraikoissa havaittua muun kuin dominoivan ja subdominoivan kiviaineksen eroa kunnostus- ja luonnonsoraikoiden välillä testattiin t-testillä, sekä sen frekvenssiluokkien jakaumia testattiin soraikon käyttöasteen mukaisesti khiin neliö -testillä.

Ominaisuuksia, jotka vaikuttivat soraikon käyttöasteeseen, tarkasteltiin logistisella regressiolla. Eri muuttujia testattiin, ja pyrittiin luomaan malli, joka selittää eri tekijöiden vaikutusta kutosoraikon suosintaan tutkimuskohteissa. Todennäköisyystarkastelun perusteella malliin valittiin muuttujiksi virrannopeus 80 %:n syvyydellä ($v80$), soran tyyppi (sora) ja kiven esiintyminen (kivi) soraikolla, eli sisältääkö mittaussoraikko tai onko mittausalueen reunoilla isoa kiveä (halkaisija ≥ 512 mm). Malli kuului Jyväskylän yliopiston Matematiikan ja tilastotieteen laitoksen fil.yo. Vilja Kosken ja fil.yo. Veera Tiaisen kandidaatin tutkielmiin (Jyväskylän yliopisto, julkaisematon).

Kelpoisuusindeksin (KI) tuloksista piirrettiin hajontakuviot, jossa soraikot jaettiin käyttöasteen mukaisesti luokkiin (kudettu, kutematon) tutkimuspaikkakohtaisesti. Kaksisuuntaisella varianssianalyysillä tarkasteltiin indeksin arvoja käyttäen selittävinä muuttujina jokea ja soraikon käyttöastetta. Käyttöasteen päävaikutusta testattiin lisäksi t-testillä yhdistäen kaikkien tutkimuskohteiden soraikot. Myös soratyyppien (luonto, kunnostus) välistä yhteyttä indeksin arvoissa tarkasteltiin t-testillä yhdistäen kaikki tutkimuskohteet. ROC-käyrällä (eng. *Receiver Operating Characteristics*) määritettiin indeksin raja-arvot joiden perusteella soraikkoa joko käytetään tai ei käytetä kudussa. ROC-käyrällä voidaan tarkastella testin erottelukykyä herkkyyden ja tarkkuuden osalta skaalaamalla havainnot X-Y koordinaatistoon suureen saadessa arvoja väliltä 0–1. Viivan alle jäävä pinta-ala kertoo testin tarkkuudesta; mitä isompi pinta-ala on, sitä tarkempi on

testi. Tässä tutkimuksessa tarkastellaan vain käyrän taitekohtia, eli kulmia jotka selittävät soraikon käyttöastetta.

Tilastollinen käsittely tehtiin IBM SPSS Statistics -ohjelmalla (versio 22.0.0.0.), ja tilastollisen merkitsevyyden rajana pidettiin $\alpha \leq 0,05$.

4. TULOKSET

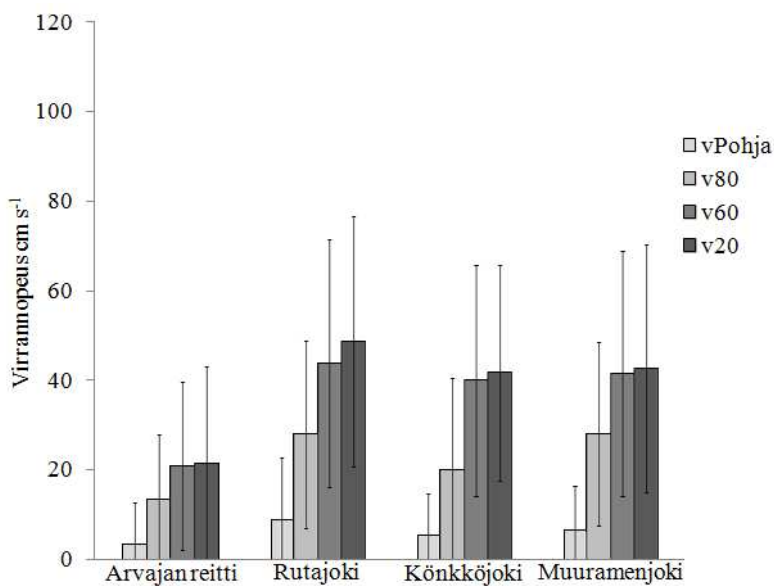
4.1. Kunnostussoraikot

Tutkimuksessa mitattiin yhteensä 24 eri kunnostussoraikkaa, joiden koot vaihtelivat 4–9 m²:n välillä (4 m² * 8 kpl, 6 m² * 7 kpl, 9 m² * 9 kpl). Viimeisen viiden vuoden aikana taimenet olivat käyttäneet näistä 11 soraikkaa kutuun. Soraikkojen yhteenlaskettu efektiivinen pinta-ala, eli pinta-ala, josta on vähennetty isojen kivien osuus mittausruudusta, oli 147,3 m².

Tutkimuskohteiden välillä ei kunnostussoraikoiden virrannopeuksissa havaittu tilastollisesti merkitsevää eroa, joskin tilastollisen merkitsevyyden raja ylittyi niukalti (Kuva 4, Taulukko 7). Aineistoa ei saatu muunnoksilla normaalijakautuneeksi.

Taulukko 7. Kunnostussoraikoiden virrannopeuksien vertailu (Kruskal-Wallis), jossa v20 = 20 % syvyyden virrannopeus, v60 = 60 % syvyyden virrannopeus, v80 = 80 % syvyyden virrannopeus ja vPohja = 2 cm pohjan yläpuolisen virrannopeus. n = havaintojen lukumäärä, χ^2 = khin neliö - testisuure, df = testin vapausasteet, p = tilastollisen merkitsevyyden taso.

Muuttuja	n	χ^2	df	p
v20	24	7,55	3	0,06
v60	24	7,17	3	0,07
v80	24	7,36	3	0,06
vPohja	24	5,36	3	0,15

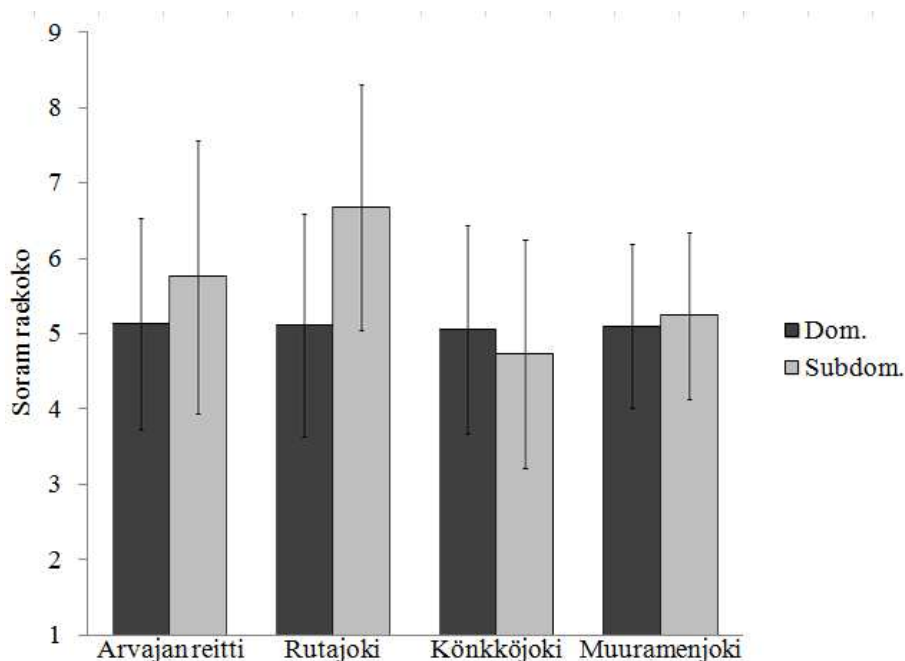


Kuva 4. Virrannopeuden keskiarvo ja keskihajonta kunnostussoraikoilla tutkimuskohteittain. vPohja = 2 cm pohjan yläpuolelta mitattu virrannopeus, v80 = 80 % syvyyden virrannopeus, v60 = 60 % syvyyden virrannopeus ja v20 = 20 % syvyyden virrannopeus.

Kunnostussoraikoiden dominoivan raekoon keskiarvoissa ei tutkimuskohteiden välillä ollut eroa ($\chi^2 = 0,62$, $df = 3$, $p = 0,89$). Yleisin dominoivan soran raekokoluokka oli Arvajen reitillä 4 ($f_{\text{kok}} = 43,3\%$), Rutajoella 4 ($f_{\text{kok}} = 46,5\%$), Könkköjoella 5 ($f_{\text{kok}} = 40,0\%$) ja Muuramenjoella 4 ($f_{\text{kok}} = 36,1\%$). Subdominoiva raekoko erosi tutkimuskohteiden välillä ($\chi^2 = 35,57$, $df = 3$, $p < 0,01$), Rutajoella raekoon ollessa muita jokia karkeampaa (Kuva 5, Taulukko 8).

Taulukko 8. Kunnostussoraikoiden toiseksi yleisimmän raekoon (sub.dom.) tutkimuskohteiden välisen eron tarkastelu (Kruskal-Wallis). $\chi^2 =$ khin neliö -testisuure, se = testisuureen keskivirhe, p = tilastollisen merkitsevyyden taso.

Muuttuja		χ^2	se	p
sub.dom.	Rutajoki	-93,56	16,37	< 0,01
	Könkköjoki	44,39	14,86	0,02
	Arvajen reitti	64,93	15,40	< 0,01
	Muuramenjoki			



Kuva 5. Tutkimuskohteiden kunnostussoraikoiden hallitsevimman (dom.) ja toiseksi yleisimmän (sub.dom.) soran raekoon keskiarvon ja keskihajonnan vaihtelu Wentworthin asteikon mukaisesti (Mäki-Petäys ym. 2002).

4.2. Luonnonsoraikot

Tutkimuksessa mitattiin yhteensä 19 eri luonnonsoraikkaa, joiden koot vaihtelivat 4–9 m²:n välillä (4 m² * 9 kpl, 6 m² * 6 kpl, 9 m² * 4 kpl). Viimeisen viiden vuoden aikana (2010–2015) taimenet olivat kutuneet kaikkiin mitattuihin luonnonsoraikoihin. Soraikkojen yhteenlaskettu efektiivinen pinta-ala, eli pinta-ala, josta on vähennetty isojen kivien osuus mittausruudusta, oli 104,2 m².

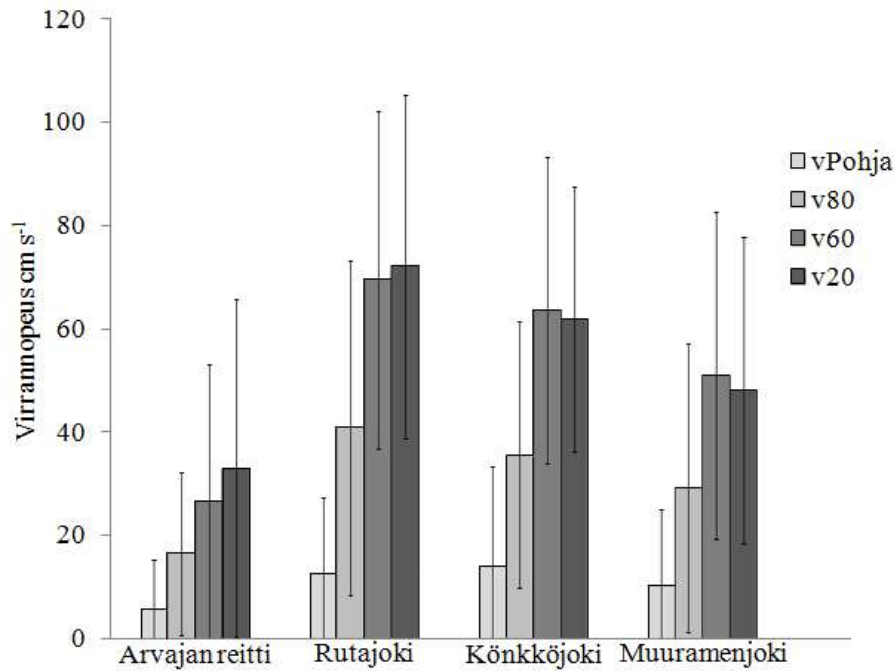
Tutkimuskohteiden luonnonsoraikoissa oli 20 % ja 60 % syvyyden virrannopeuksissa eroa, Arvajen reitin pinnan (v20) virrannopeuden ollessa Rutajokea pienempi, ja 60 % syvyyden (v60) ollessa Rutajokea sekä Könkköjokea pienempi (Taulukot 9–10, Kuva 6).

Taulukko 9. Luonnonsoraikoiden virrannopeuksien vertailu (1-ANOVA), jossa v20 = 20 % syvyyden virrannopeus, v60 = 60 % syvyyden virrannopeus, v80 = 80 % syvyyden virrannopeus ja vPohja = 2 cm pohjan yläpuolisen virrannopeus. n = havaintojen lukumäärä, df = testin vapausasteet, F = F-testisuure, p = tilastollisen merkitsevyyden taso.

Muuttuja	n	df	F	p
v20	19	3,18	3,93	0,03
v60	19	3,18	4,5	0,02
v80	19	3,18	2,5	0,1
vPohja	19	3,18	1,56	0,24

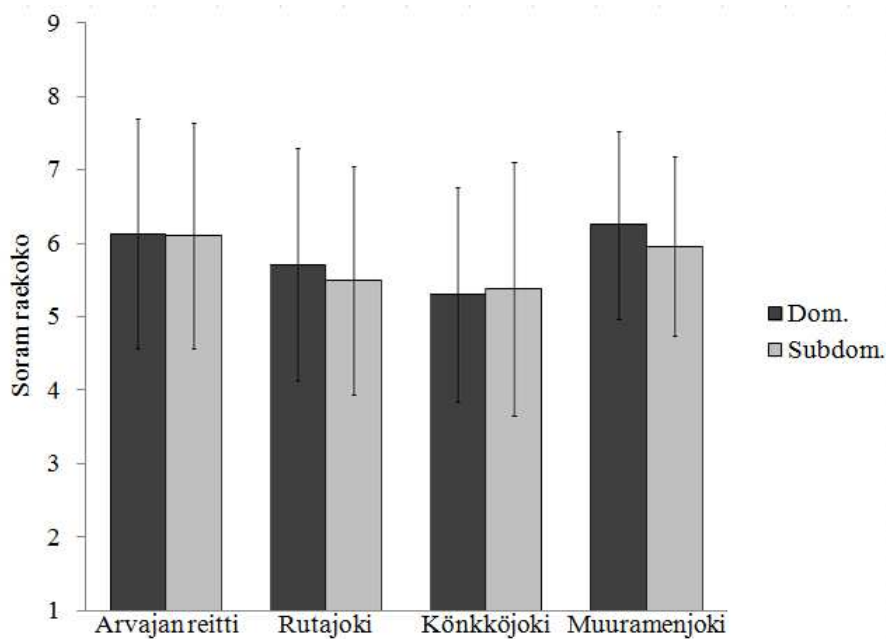
Taulukko 10. Luonnonsoraikoiden virrannopeuksien erojen tarkastelu (Tukey HSD), jossa v20 = 20 % syvyyden virrannopeus, v60 = 60 % syvyyden virrannopeus, v80 = 80 % syvyyden virrannopeus ja vPohja = 2 cm pohjan yläpuolisen virrannopeus. M.D. = keskiarvon keskiero, se = testisuureen keskivirhe, p = tilastollisen merkitsevyyden taso, 95 % l.v. = ero 95 %:n luottamusvälillä.

Muuttuja			M.D.	se	p	95 % l.v.
v20	Arvajan reitti	Rutajoki	-35,17	11,07	0,03	-67,06–(-3,3)
v60	Arvajan reitti	Könkköjoki	-37,67	11,47	0,02	-70,72–(-4,61)
		Rutajoki	-38,50	11,47	0,02	-60,77–(-25,46)



Kuva 6. Luonnonsoraikoiden virrannopeuksien keskiarvot ja hajonnat tutkimuskohteittain, jossa vPohja = 2 cm pohjan yläpuolelta mitattu virrannopeus, v80 = 80 % syvyyden virrannopeus, v60 = 60 % syvyyden virrannopeus ja v20 = 20 % syvyyden virrannopeus.

Luonnonsoraikoiden dominoiva raekoko erosi tutkimuskohteiden välillä ($\chi^2 = 12,8$, $df = 3$, $p < 0,01$), mutta vain Könkköjoen ja Muuramenjoen välillä siten, että Muuramenjoen sora oli karkeampaa ($\chi^2 = -36,11$, $se = 11,21$, $p = 0,01$) (Kuva 7). Frekvenssien tarkastelussa yleisin dominoivan soran raekokoluokka oli Arvajan reitillä 6 ($f_{\text{kok}} = 33,3\%$), Rutajoella 4 ($f_{\text{kok}} = 24,2\%$), Könkköjoella 5 ($f_{\text{kok}} = 28,2\%$) ja Muuramenjoella 6 ($f_{\text{kok}} = 37,5\%$). Subdominoiva raekoko ei eronnut merkitsevästi tutkimuskohteiden välillä ($\chi^2 = 6,95$, $df = 3$, $p = 0,07$) (Kuva 7).



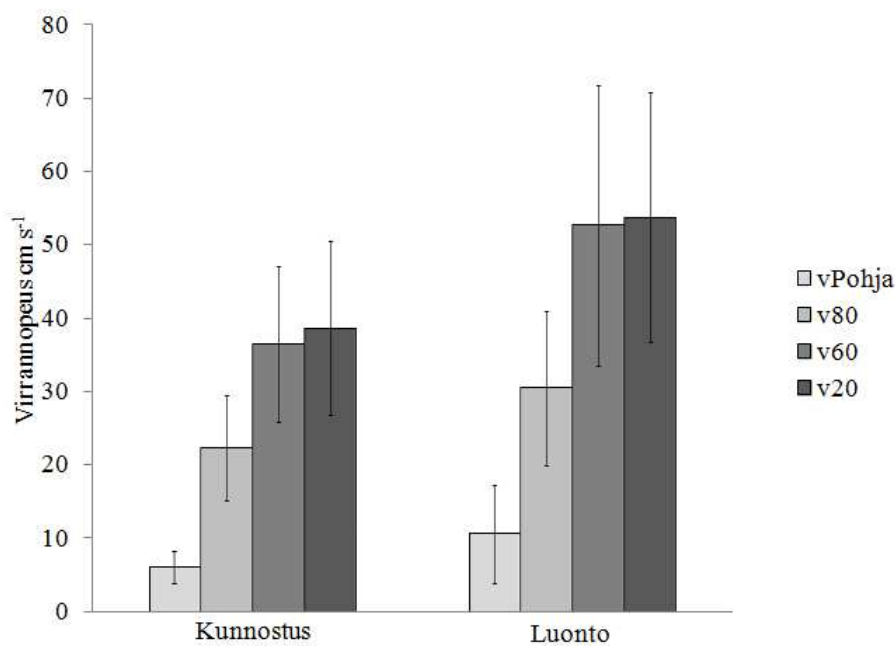
Kuva 7. Tutkimuskohteiden luonnonsoraikoiden hallitsevimman (dom.) ja toiseksi yleisimmän (sub.dom.) soran raekoon keskiarvon vaihtelu ja keskihajonta Wentworthin asteikon mukaisesti (Mäki-Petäys ym. 2002).

4.3. Soraikoiden vertailu soran alkuperän mukaisesti

Soratyypit erosivat kaikilla tutkituilla virrannopeuksilla, kunnostussoraikoiden sijaitessa keskimäärin hitaammassa virrassa luonnonsoraikoihin verrattuna (Kuva 8, Taulukko 11).

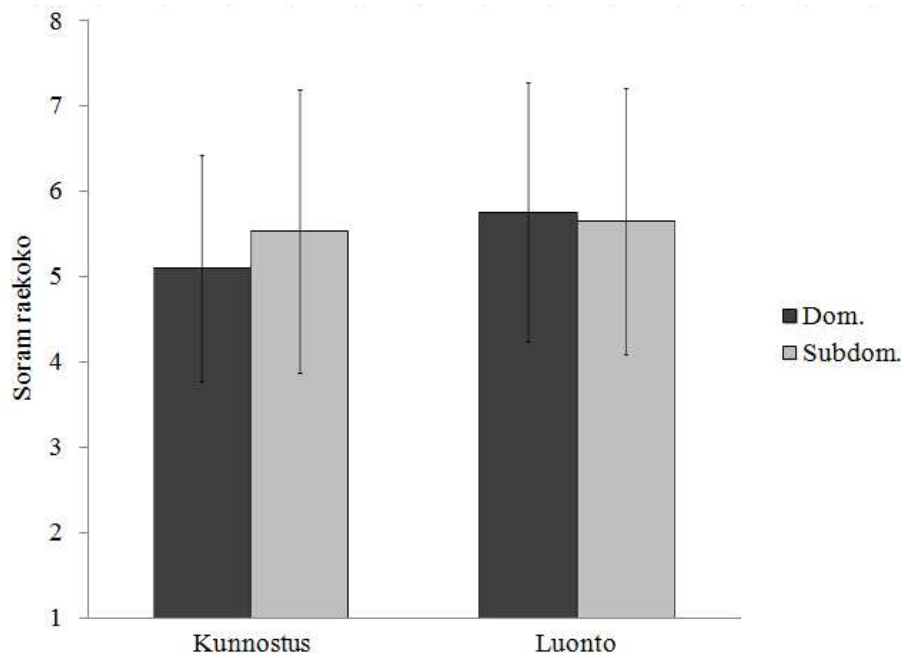
Taulukko 11. Kunnostus- ja luonnonsoraikoiden virrannopeuksien vertailu (Mann-Whitney), jossa v20 = 20 % syvyyden virrannopeus, v60 = 60 % syvyyden virrannopeus, v80 = 80 % syvyyden virrannopeus ja vPohja = 2 cm pohjan yläpuolisen virrannopeus. n = havaintojen lukumäärä, U = Mann-Whitney testisuure, Z = standardoitu testisuure, df = testin vapausasteet, p = tilastollisen merkitsevyyden taso.

Muuttuja	n	U	Z	df	p
v20	43	126	-2,50	1	0,01
v60	43	116	-2,74	1	< 0,01
v80	43	139,5	-2,17	1	0,03
vPohja	43	104	-3,04	1	< 0,01



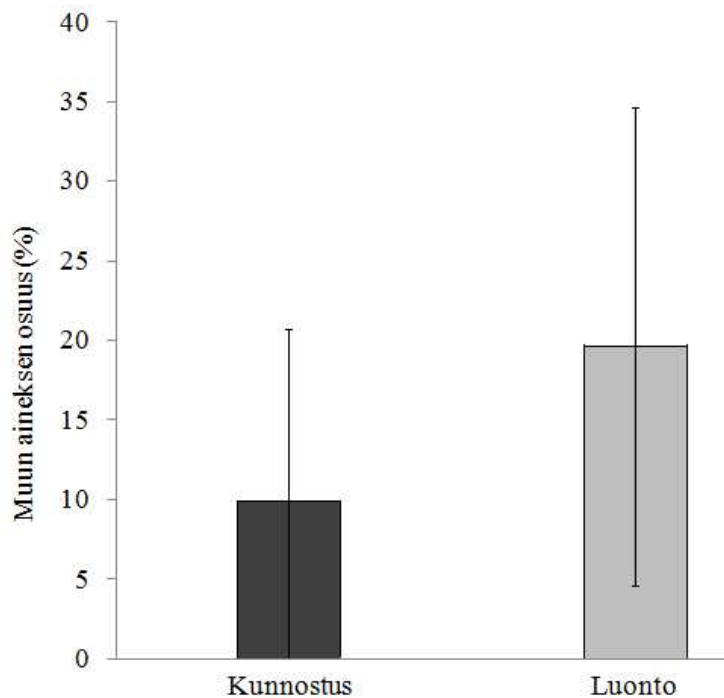
Kuva 8. Kunnostus- ja luonnonsoraikoiden kaikkien tutkimuskohteiden yhteenlaskettu virrannopeuksien keskiarvo ja keskihajonta, jossa v20 = 20 % syvyyden virrannopeus, v60 = 60 % syvyyden virrannopeus, v80 = 80 % syvyyden virrannopeus ja vPohja = 2 cm pohjan yläpuolisen virrannopeus.

Dominoivassa raekoossa oli eroa soratyypin välillä, luonnonsoraikoiden koostuessa keskimäärin hieman karkeammasta sorasta ($\chi^2 = 29,98$, $df = 1$, $p < 0,01$) (Kuva 9). Subdominoiva raekoko ei eronnut soratyypin välillä ($\chi^2 = 1,99$, $df = 1$, $p = 0,16$) (Kuva 9).

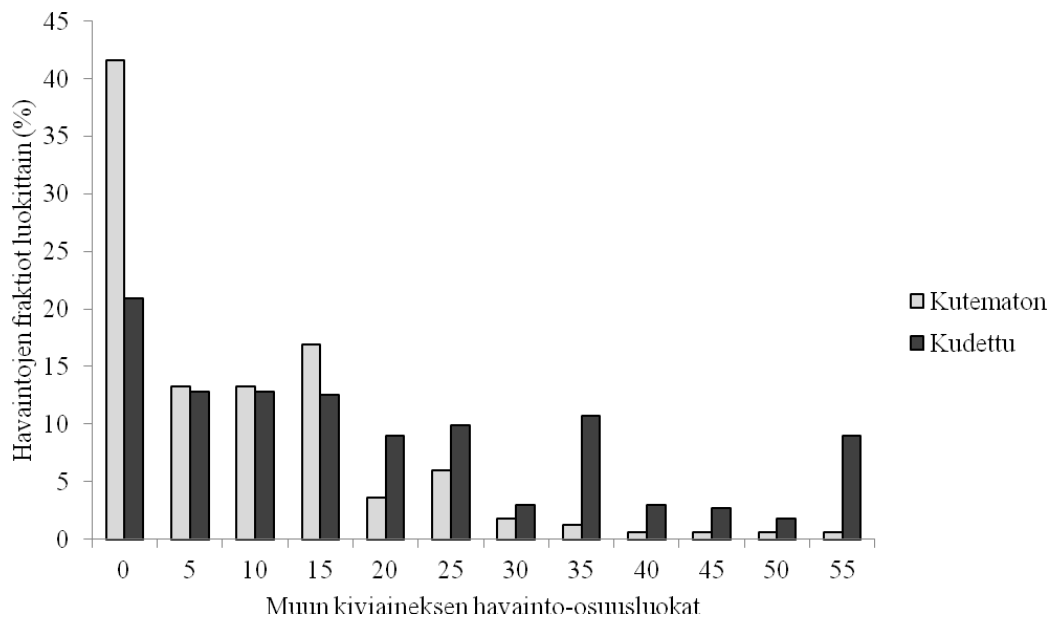


Kuva 9. Kunnostus- ja luonnonsoraikoiden kaikkien tutkimuskohteiden yhteenlaskettu hallitsevimman (dom.) ja toiseksi yleisimmän (sub.dom.) sorain raekoon keskiarvon vaihtelu ja keskihajonta Wentworthin asteikon mukaisesti (Mäki-Petäys ym. 2002).

Muun kiviaineksen osuus, eli soraikoiden kivi- ja sorapartikkelit, jotka eivät kuulu luokkiin dominoiva ja subdominoiva, erosi soratyypin välillä ($t = 8,39$, $df = 499$, $p < 0,01$) (Kuva 10). Myös tarkastellessa muun aineksen osuuden jakaumia (12 luokkaa, 5 %:n porrastuksella) soraikoiden käyttöasteen mukaisesti, ne erosivat merkitsevästi ($\chi^2 = 66,39$, $df = 11$, $p < 0,01$) (Kuva 11). Kudettujen soraikkojen jakaumaa käytettiin teoreettisena jakaumana johon kutemattomien soraikkojen jakaumaa verrattiin.



Kuva 10. Soraikoissa havaitun muun kokoluokan kuin dominoivan ja subdominoivan partikkelin osuuden keskiarvo ja keskihajonta soratyypeittäin.



Kuva 11. Muun kiviaineksen kuin hallitsevan (dom.) ja toiseksi yleisimmän (sub.dom.) soran havainto-osuusluokat ja soraikoiden jakautuminen käyttöasteluokittain (kutematon-kudettu), jossa luokkien yhteenlasketut havainnot ovat 100 %.

4.4. Soraikon käyttöasteen malli

Kutemisen todennäköisyyttä soraikolla kasvattavat kiven sijainti lähetyvillä, kohtalainen virrannopeus 80 %:n syvyydellä, luonnonsora ja heterogeeninen soraikon raekokojen koostumus (Taulukot 12–13). Joet olivat ensimmäisessä mallissa kategoriaalisena muuttujana, jonka referenssiluokkana oli Könkköjoki (Taulukko 12). Soran alkuperän (sora) vaikutus logistisen regression malliin (LogRes1) oli epäselvä, jonka vuoksi tehtiin myös toinen malli (LogRes2), jossa sora ja jokia eritellysti ei otettu tarkasteltaviksi muuttujiksi, vaan tarkasteltiin muun kuin dominoivan tai subdominoivan kiviaineksen (muu aines) vaikutusta kutosoraikon suosimiseen kiven etäisyyden ja 80 % syvyyden virrannopeuden kanssa. Myös muun aineksen vaikutus osoittautui merkitseväksi (Taulukko 13). Logistisen regression mallit saivat korkean selitysasteen (LogRes1, $R^2 = 89,8$) (LogRes2, $R^2 = 75,6$).

Taulukko 12. Logistiseen regressiomalliin (LogRes1) valitut muuttujat. sora = soran tyyppi (luonto, kunnostus), k. = kiven etäisyys (onko mittapisteessä tai sen vieressä halkaisijaltaan ≥ 512 mm partikkelia), v80 = 80 % syvyyden virrannopeus, B = regressiokertoimet, s = regressiokertoimien keskihajonta, Wald = Waldin testisuure, df = vapausasteet, p = tilastollisen merkitsevyyden taso.

Muuttuja	B	s	Wald	df	p
Könkköjoki			34,63	3	< 0,01
Rutajoki	1,33	0,60	4,93	1	0,03
Arvajan reitti	1,08	0,58	3,54	1	0,06
Muuramenjoki	-1,61	0,45	12,91	1	< 0,01
sora	23,95	2169,78	0,00	1	0,99
k.	5,12	0,64	64,00	1	< 0,01
v80	6,81	1,31	27,18	1	< 0,01

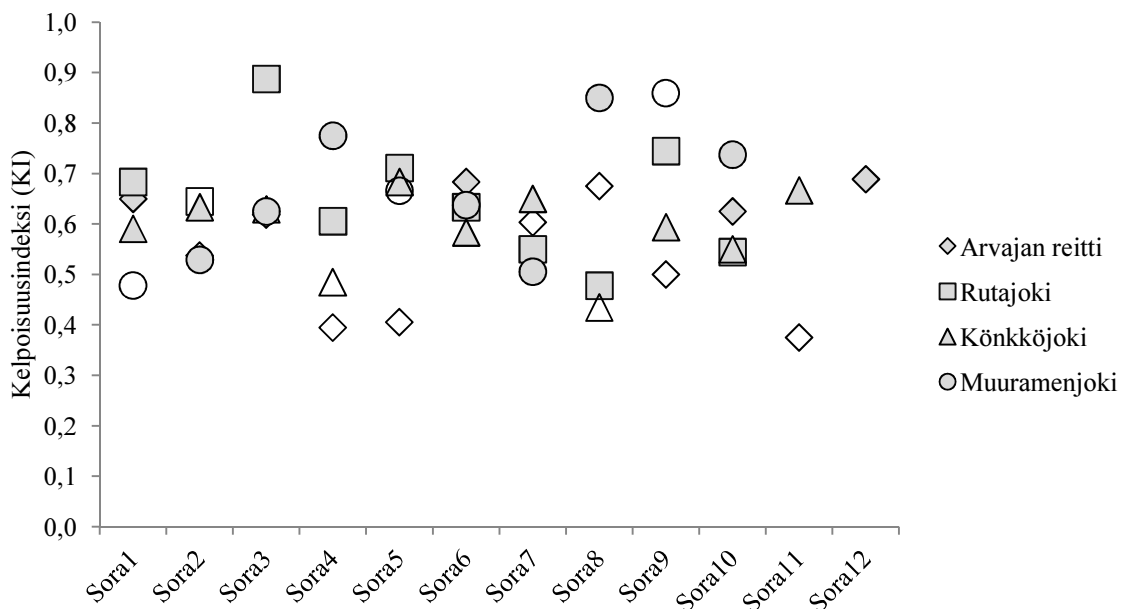
Taulukko 13. Logistiseen regressiomalliin (LogRes2) valitut muuttujat. k. = kiven etäisyys (onko mittapisteessä tai sen vieressä halkaisijaltaan ≥ 512 mm partikkelia), v80 = 80 % syvyyden virrannopeus, muu aines = muun kuin dominoivan ja subdominoivan kiviaineksen prosentuaalinen osuus, B = regressiokertoimet, s = regressiokertoimien keskihajonta, Wald = Waldin testisuure, df = vapausasteet, p = tilastollisen merkitsevyyden taso.

Muuttuja	B	s	Wald	df	p
k.	1,75	0,24	54,39	1	< 0,01
v80	4,05	0,63	42,14	1	< 0,01
muu aines	0,05	0,01	30,32	1	< 0,01

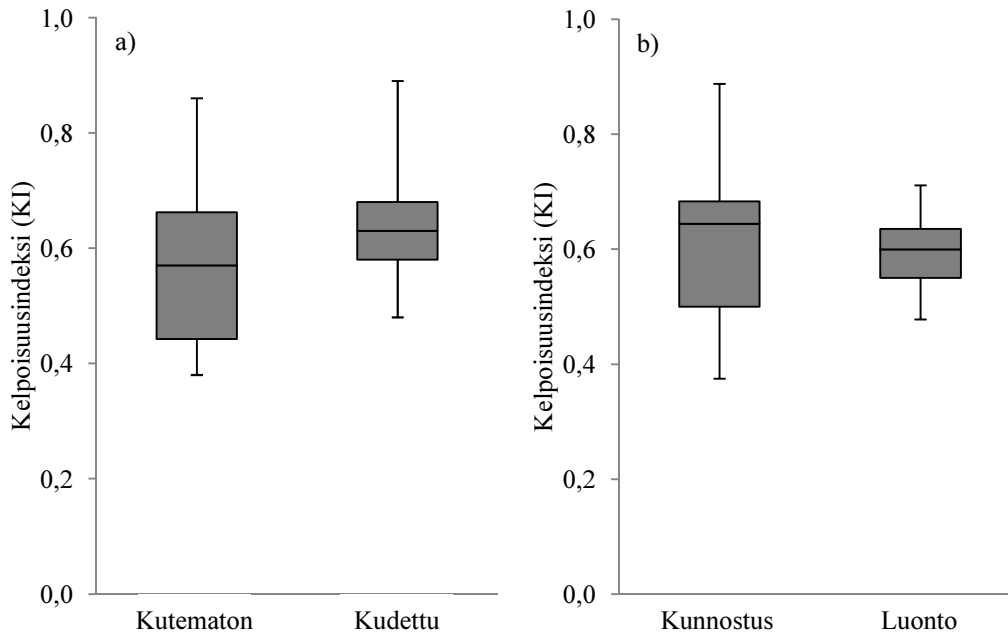
4.5. Kelpoisuusindeksi

Kelpoisuusindeksin (KI) arvot vaihtelivat tutkimuskohteiden ja soraikkojen välillä (Kuva 12). Testattaessa indeksin arvoja ei havaittu tilastollisesti merkitsevää yhdys- tai päävaikutusta soraikon käyttöasteen (2-ANOVA $F_{1,35} = 1,39$, $p = 0,30$) ja joen (2-ANOVA $F_{3,35} = 1,44$, $p = 0,39$) osalta. Luokiteltaessa kaikki soraikat käyttöasteen mukaisesti tutkimuskohteita tai soratyyppejä erittelemättä, oli luokkien välillä havaittavissa juuri ja juuri merkitsevä ero ($t = 2,06$, $df = 41$, $p = 0,046$) (Kuva 14a). Tarkasteltaessa soraikkoja soratyyppin mukaisesti (kunnostus, luonto) niissä ei havaittu eroa ($t = 0,69$, $df = 41$, $p = 0,49$) (Kuva 14b). Kelpoisuusindeksissä ei havaittu soraikon maantieteellisen sijainnin vaikuttavan käyttöasteeseen (Kuva 12).

ROC-tarkastelun perusteella soraikon saadessa KI-arvon $\leq 0,47$ sitä todennäköisesti ei käytetä kudussa, ja KI-arvoilla $\geq 0,67$ sitä puolestaan käytetään kudussa. Vaihtelua oli molemmissa ryhmissä (kudettu = 0,48–0,89, kutematon = 0,38–0,86), joten malli joko ennustaa väärin, osaa soraikoista ei jostakin muusta syystä ollut käytetty tai jokin tärkeä muuttuja puuttuu indeksistä.



Kuva 12. Kelpoisuusindeksin (KI) vaihtelu tutkimuspaikka- ja soraikkokohtaisesti. Soratyyppejä (kunnostus, luonto) ei ole eritelty. Harmaalla täytetyt symbolit ovat soraikkoja, joihin on kudettu vuosien 2010–2015 aikana, ja tyhjät valkoiset käyttämättömiä. Soraikat (Sora1–12) ovat uoman ylävirran suuntaan kasvavassa järjestyksessä, eli Sora1 on alin mitattu soraikko ja isoimman numeron saanut soraikko uoman ylin mittaussoraikko.



Kuva 13. Kuvassa a) kelpoisuusindeksin (KI) mediaani, kvartaalit (Q1 & Q3) ja havaintojen vaihteluväli käyttöasteen mukaan, ja kuvassa b) kelpoisuusindeksin (KI) mediaani, kvartaalit (Q1 & Q3) ja havaintojen vaihteluväli soratyypin mukaan.

5. TULOSTEN TARKASTELU

Tutkimuskohteiden kunnostus- ja luonnonsoraikoissa on tässä tutkimuksessa tarkasteltujen ympäristömuuttujien perusteella havaittavissa selviä soratyypistä johtuvia eroja, jotka näyttävät selittävän kutemisen todennäköisyyttä soraikkoon.

5.1. Kunnostussoraikot

Kaikkien tutkimuskohteiden kunnostussoraikot olivat yleisesti ottaen samankaltaisia tutkittujen ympäristömuuttujien osalta, vaikka Arvajan reitillä tosin oli muita tutkimuskohteita keskimäärin hitaampi virrannopeus. Mitatut kunnostussoraikot sisälsivät käyttöasteen perusteella tarkasteltuna erittäin onnistuneita soraikoita, joihin taimenet kutevat vuosittain, sekä soraikoita, joissa ei ole koskaan havaittu kutupesää. Raekokojen vaihtelu kunnostussoraikoissa oli samankaltaista, yleisimmän soran raekokoluokka ollessa 4 (16–32 mm). Könkköjoella kunnostussoraikoiden yleisin dominoiva raekoko oli 5, mihin vaikuttaa talkoosoraikoiden (2 kpl) hyväksyminen kunnostussoraikoiksi ja runsas isojen kivien lukumäärä soraikoissa. Raekoko oli keskimäärin kaikissa tutkimuskohteissa hyvä, ja sora ei ollut liian hienojakoista, joskin kokojakauma oli yksipuolinen. On havaittu, että soraluokka 3 (8–16 mm) on erittäin haitallinen ruskuaispussipoikasille, koska hallitsevana raekokona se muodostaa huokoisuuden, jonka väleistä kuoriutuneet poikaset eivät pääse nousemaan, eivätkä poikaset kykene itse liikuttamaan partikkeleita (Rubin ym. 2004, Nika ym. 2011). Soraikko, joka koostuu useammasta soran kokoluokasta, on myös rakenteeltaan tukevampi, koska erikokoiset partikkelit sitovat toisiaan, joten se ei huuhtoudu yhtä herkästi virran vaikutuksesta kuin tasakokoisesta raekoosta koostuva soraikko (Nicol ym. 2015). Kunnostussoraikot ovat monesti huokoisempia kuin luonnonsoraikot vielä vuosien jälkeenkin kunnostuksesta, jos ajeessa oleva orgaaninen aines, hienojakoinen siltti ja hiekka eivät ole kovettaneet soraikkoa (henkilökohtainen havainto). Ne ovat kalalle helppoja kaivaa, ja mäti onkin monesti niissä haudattu varsin syvälle (henkilökohtainen

havainto). Helposti virran mukana liikkuva sora voi kuitenkin tappaa mätiä partikkelien hirtäessä sitä (Gauthey ym. 2015), ja korkean gradientin sekä virtaamavaihtelun uomissa, kuten tämän tutkimuksen kohteissa, lisätyn soran on todettu liikkuvan herkästi (Kondolf ym. 1991, Buffington ym. 2004, Barlaup ym. 2008). Näin ollen voidaankin pitää mahdollisena, että tarkastelluissa tutkimuskohteissa osa kunnostussoraikoista on jo huuhtoutunut pois, ja jäljellä on vain hitaamman virran soraikat.

5.2. Luonnonsoraikat

Luonnonsoraikat olivat heterogeenisiä alueita, joissa oli runsaasti vaihtelua virtausoloissa ja pohjan partikkelikoossa. Tutkimuskohteiden kutukanta saattaa selittää pienten (4 m²) soraikoiden suurta suosimista, koska valtaosa naaraista on pieniä paikallisia kaloja jotka kutiessaan pyrkivät maksimoimaan oman suojaisuuden (Rubin ym. 2004, Zimmer & Power 2006, Syrjänen ym. 2013, Syrjänen ym. 2014a). Iso, laaja soraikko voi olla liian avoin ja suojaton alue, jota pieni kala saattaa välttää. Toisaalta iso osa tutkimuskohteiden luonnonsoraikoista jäi mittaamatta, mikäli tarkastellaan niiden absoluuttista lukumäärää, koska ne olivat liian pieniä laikkuja mittasapluunan minimikoolle. Juuri näiden pienien luonnonsoraikoiden on osoitettu olevan pienille kaloille tärkeitä kutupaikkoja (Syrjänen ym. 2013), mutta ne eivät ole vertailukelpoisia ympäristöjä laajoihin kunnostussoraikoihin nähden, joten niitä ei tässä työssä huomioitu. Todennäköisesti edellä mainituissa pienissä soraikoissa korostuisivat samat asiat kuin nyt tarkastelluissa isommista, mutta ne ilmenevät vain pienemmässä mittakaavassa.

5.3. Soraikoiden vertailu soran alkuperän mukaisesti

Eri soratyyppejä (luonto, kunnostus) vertailtaessa voidaan todeta, että tässä tutkimuksessa mitatut kunnostussoraikat sijaitsevat pääosin liian hitaassa virrassa ja niiden sora ei sisällä kokovaihtelua, jota taimen näyttäisi suosivan. Luonnonsoraikoissa oli kunnostussoraikoihin verrattuna merkittävästi enemmän vaihtelua muun kuin dominoivan ja subdominoivan kiviaineksen osuuksissa. Tosin se yksinään ei selittänyt niiden suosimista kudussa, mutta lisäsi kudun todennäköisyyttä soraikossa. Myös isoja, virtausta kiihdyttäviä ja suojaa tarjoavia kiviä ei kunnostussoraikoilla ollut yhtä runsaasti kuin luonnonsoraikoilla. Isot kivet voivat myös hidastaa tai estää soran liikkumista epäsuotuisille kutualueille (Kondolf ym. 1991, Buffington ym. 2004, Barlaup ym. 2008, Nicol ym. 2015).

Monimuotoiset soraikat, jotka sisältävät paljon kiviä ja muita virtauksiin vaikuttavia elementtejä, jäivät käytetyn 1 m siirtymän mittapistesapluunan vuoksi tutkimatta. Niiden mikrohabitaattitason ympäristö on erittäin monimuotoinen jonka mittaaminen ei olisi tuottanut vertailukelpoista tulosta laajoihin kunnostussoraikoihin nähden. Näin ollen tämä tutkimus keskittyi isompiin soraikoihin, ja kuten on osoitettu, ne voivat olla ympäristöjä, joita pienemmät naaraat eivät käytä kutualustanaan. Siksi tarkasteltaessa kutupaikkoja tämän tutkimuksen pohjalta tulee huomioida, että aineistona on pääosin vain isoille taimennaaraille (≥ 40 cm) kelpaavaa mikrohabitaattia.

5.4. Soraikon käyttöasteen malli

Logistisen regressiomallin tuloksista voidaan todeta taimenen suosivan heterogeenisiä luonnonsoraikkoja, joissa 80 % syvyydellä virrannopeus on kohtalainen ja soraikolla on isoja kiviä lähettyvillä. Esimerkiksi vakiolla "joki" (Könkköjoki) voidaan mallilla laskea (*logit* (π): $e^{-5,0} / (1 + e^{-5,0})$) kutumisen todennäköisyyden Muuramenjoessa olevan 0,7 % kunnostussoraikolla, kun 80 % syvyyden virrannopeus on lähellä 0 cm s⁻¹ eikä soraikolla ole isoja kiviä lähettyvillä. Tulos on yhteneväinen kirjallisuuden

havaintojen ja Keski-Suomessa suoritettujen kutupesäinventointien tuloksien kanssa (Rubin ym. 2004, Zimmer & Power 2006, Wollebæk ym. 2008, Tammela 2009, Jonsson & Jonsson 2011, Nika ym. 2011, Syrjänen ym. 2013). Tosin luonnonsoraikon suosimista mallissa nosti se, että mittauksiin ei sisällynyt lainkaan kutemattomia luonnonsoraikoita. Näin ollen tasapainoista koeasetelmaa ei ensimmäiselle mallille saatu, ja soran vaikutus jäikin epäselväksi.

Ensimmäinen mallin (LogRes1) perusteella Muuramenjoen ja Arvajen reitin soraikoiden käyttöasteen ennustamiseen liittyy suurin riski; kutua tapahtui poikkeavilla arvoilla verrattaessa Könkköjokeen ja Rutajokeen. Tätä voi selittää paikkakohtaiset erot erilaisten kutualueiden suosimisessa, vuosien välisestä virtaaman vaihtelusta riippuvat tekijät, tai sopivista kutualueista voi myös olla Muuramenjoella ja Arvajen reitillä puutetta, jolloin kalat kutevat vähemmän optimaalisille alueille. Toisella mallilla (LogRes2) saatu tulos vahvistaa jo soraikoiden vertailussa todettua kiviaineksen monipuolisen kokorakenteen merkitystä toimivassa kutosoraikossa.

Mikäli tutkimusalueilta olisi löytynyt riittävän isoja, mittausmalliin sopivia kutuun kelpaamattomia luonnonsoraikoita, olisi logistisen regression mallit voitu tehdä molemmille soratyypeille erikseen. Tämä olisi mahdollistanut eri soratyypien suosimisen välisen tarkemman tarkastelun, eli onko eri soratyypeille erilaiset valintaperusteet esimerkiksi virrannopeuden ja suojaisuuden suhteen.

5.5. Kelpoisuusindeksi

Kelpoisuusindeksillä (KI) yhdistettiin eri ympäristömuuttujia ja pyrittiin pisteyttämään soraikat niiden perusteella. Indeksillä oli lievästi yhteydessä soraikon käyttöasteeseen, vaikka vaihtelu olikin suurta. Todennäköisesti kaksisuuntaisen varianssianalyysin tilastollista voimaa heikensi aineiston pienuus, ja laajemmalla aineistolla voitaisiin indeksin toimivuutta tarkastella luotettavammin. Raja-arvojen luonnossa kutupesädatan vuosien välinen vaihtelu pyrittiin huomioimaan, mutta ääritapaukset rajattiin pois. Raja-arvojen vaihteluvälistä tuli leveä, mutta silti indeksi pystyi rajaamaan soraikat käyttöasteen mukaisesti kahteen erilliseen ryhmään. Tarkasteltaessa tuloksia soratyypeittäin, indeksi ei havainnut kunnostus- ja luonnonsoraikoissa tilastollisesti merkitseviä eroja. Kunnostussoraikoiden saamien arvojen vaihtelu oli suurta, ne ylittivät ja alittivat luonnonsoraikoiden arvot (Kuva 14b), joten indeksin perusteella kunnostussoraikat sisälsivät kutuun erinomaisesti sopivia ja myös heikkolaatuisia soraikoita, ja tämä voikin olla niiden todellinen tilanne. Tammelan (2009) mukaan Frouden luvulla (vesipatjan keskimääräisen virrannopeuden suhde painovoiman ja syvyyden neliöjuureen) tarkasteltuna esimerkiksi Rutajoella taimenen suosimien alueiden jakaumat olivat kaksihuippuisia, eli joen yläosilla taimenet suosivat erilaista ympäristöä kuin alaosilla, mutta vastaavaa huipukkuutta ei havaittu kelpoisuusindeksillä.

Yksi indeksillä saatujen arvojen suurta vaihtelua selittävä tekijä voi olla soraikkojen tasainen laatu, eli se, että tarkastelluista soraikoista yksikään ei ole erityisen huono tai hyvä. Mikäli mittauksia olisi tehty myös kutupesäinventointialueen ulkopuolella, olisi pitemmällä aikavälillä indeksin toimivuutta saatu mahdollisesti testattua paremmin. Esimerkiksi Arvajen reitillä on Kivikosken niskalle rakennettu soraikkoja, jotka ovat lähes virtaamattomissa olosuhteissa järven puolella. Tämä alue ei sisälly kutupesäinventointialaan, joten niitä ei mitattu. Mikäli inventointialan ulkopuolisia soraikoita olisi tarkasteltu, olisi niiden käyttöasteen arviointi perustunut tässä työssä vain vuoden 2015 havaintoihin.

Mikäli virtaaman ja vedenkorkeuden vaikutus pystyttäisiin lisäämään indeksin muuttujiin vaikuttavana tekijänä, voisi kelpoisuusindeksistä rakentaa virtaamasta riippuvan mallin joka ennustaisi kunkin mitatun soraikoin kelpoisuutta kutuun eri virtaamilla. Tässä työssä alun perin yritettiin tehdä kyseistä mallia, mutta käytettävissä oleva aiemmin kerätty kutupesäaineisto todettiin riittämättömäksi eri virtaamien vaikutuksen arviointiin, kun tarkastellaan soraikkokohtaisesti virrannopeuksia.

5.6. Päätelmät

Toimiva kutosoraikko on monimuotoinen ja -ulotteinen rakenne, josta tämän tutkimuksen tulosten perusteella voidaan sanoa yhteenvetona:

1. Sijainti joessa: Soraikolla pitää olla riittävä virtaus.
2. Sora: Soraikon kiviaineksen tulee olla koostumukseltaan monipuolinen.
3. Lähiympäristö: Suojaisuutta luovia elementtejä on oltava lähetyvillä.

Kutukypsälle yksilölle, erityisesti naaraalle, ei kerry kutukertoja sen elinkierron aikana kuin muutamia (Järvi 1936, Jonsson & L'Abée-Lund 1993, Berg ym. 1998, Saraniemi 2005). Siksi olisi tärkeätä, ellei jopa kriittistä pienen populaation selviytymisen kannalta, että jokainen kutukerta onnistuisi mahdollisimman hyvin (Elliott 1989b, Elliott 1994). Tämän tutkimuksen kohteissa on aareja soraa, jota taimenet eivät käytä kutuunsa tai käyttö on vähäistä. Jokainen kunnostussoraikko on kuitenkin tehty tarkoituksellisesti taimenen kutualustaksi. Kunnostussoraikoista puuttui elementtejä kuten suojaa luovia kiviä. Todennäköisesti myös muut suojaisuutta luovat elementit, kuten puumateriaali, veden yläpuolisen kasvuston varjostus, rantapenkki tai lähetyvillä oleva syvä vesialue ovat toimivia. Koskissa pitäisi olla eri virtaamille ja erikokoisille kaloille soveltuvia korkealaatuisia kutualueita riittävästi tarjolla.

Riittävän huokoinen soran kompositio kutosoraikoissa edesauttaa vesivirran kulkua sen lävitse, jolloin mäti saa riittävästi happea. Tarkastelluissa kunnostussoraikoissa tämä huokoisuus on erittäin hyvä, mahdollisesti jo liiankin hyvä, mikä tarkoittaa sitä, että soran sisään pääsee niin paljon vettä, että suuret virtaamat liikuttavat sorapartikkeleita herkästi ja näin aiheuttavat hankauksellaan mädin kuolleisuutta (Gauthey ym. 2015). Varsinkin humuspitoisimmissa tutkimuskohteissa, eli Könkköjoella ja Rutajoella, liian syvälle haudattu mäti voi kärsiä sedimentoitumisen aiheuttamasta happisaturaation laskusta (Shackle ym. 1999, Heywood & Walling 2007). Tässä tutkimuksessa kunnostussoraikat sijaitsivat keskimäärin luonnonsoraikkoja hitaammassa virrassa, ja niihin kalan oli helppo haudata mäti syvälle. Voidaan pitää teoreettisesti mahdollisena, että runsaasti kiintoainesta sisältävissä vesistöissä syvälle haudattu mäti saattaa kärsiä matalasta happipitoisuudesta ja mätimunien solukalvot voivat tukkeutua sedimentoitumisen vuoksi. Tosin Syrjäsen ym. (2008) Rutajoella tekemässä kokeessa kiintoaines ei nostanut mädin kuolleisuutta, joskin mädin hautaamissyvyys oli tutkimuksessa vain 20–40 mm, ja kuolleisuus kokeessa oli yleisesti ottaen pientä ilman sitä selittäviä tekijöitä. Ottawayn ym. (1981) mukaan taimen hautaa mädin 3–22 cm syvyyteen sorapatjan sisälle. Veden päästessä esteittä kulkutumaan syvälle soraikkoon, myös kiintoaines pääsee kulkeutumaan sen mukana. Keski-Suomen joilta ei ole suoranaisia tutkimuksia mädin hautaamissyvyyden vaikutuksista mädin kehitykseen ja kuoriutumiseen. Tämän tutkimuksen jokikohteissa on havaittu kutupesä, joissa mäti on löytynyt vasta huomattavan syvältä (arvio n. 20–30 cm, ei mitattu) sorasta (henkilökohtainen havainto). Myöskään sorapatjan sisäisiä olosuhteita ei ole tutkittu.

Kunnostuksissa soraikkoja on rakennettu mädin säilyvyyden periaatteen mukaisesti, mutta voi olla, etteivät ne toimi vastakuoriutuneiden poikasten alueena.

Vastakuorituneiden poikasten kuolleisuus on suurta luonnonoloissakin, mikä johtunee ympäristötekijöiden ja ravinnonsaannin yhteisvaikutuksesta (Elliott 1986, Elliott 1994, Skoglund & Barlaup 2006). Jos poikanen ei pääse sorasta noustuaan hitaan virran kohtaan, kuten erikokoisten kivipartikkelien pohjaan muodostamiin virrantaskuihin, voi kuolleisuus nousta huomattavasti (Baglinière & Maisse 1998). Liian pienestä ja tasakokoisesta partikkelista koostuva soraikko voikin jo sinällään olla poikastiheyksiä rajoittava tekijä. Lähes kaikissa tämän tutkimuksen kohteissa kunnostussoraikat ovat varsin tasakokoista aineista, joten poikasten selviytyminen voi olla soran koosta riippuvaista.

5.7. Jatkotutkimuksia ja toimenpiteitä

Jokien alusvesikerroksella (eng. *hyporheic zone*, eli joen pohjan substraatin sisällä kulkevan veden alue) voi olla monimutkaisia ja merkittäviä vaikutuksia joen ravinteidenvaihdossa, ja sen merkityksen on todettu olevan paikka- ja aluekohtaista (Brunke & Gonser 1997, Mulholland ym. 1997, Boulton ym. 1998, Hancock ym. 2005). Perinteisen uomatarkastelun mukaisesti hyvinkin samankaltaiset joet voivat erilaisen alusvesikerroksen toiminnan myötä erota huomattavasti toisistaan niin biokemiallisesti kuin joen eläimistön diversiteetiltään (Brunke & Gonser 1997, Mulholland ym. 1997, Boulton ym. 1998, Hancock ym. 2005). Taimenen on osoitettu suosivan alusvesikerroksesta soraikon läpi purkautuvan huokosveden kohtia (Hansen 1975, Witzel & MacCrimmon 1983, Birkel ym. 2015). Suomessa ei ole tehty laaja-alaista tutkimusta onko alusvesikerroksen toiminnalla millaista vaikutusta jokiemme ekosysteemeihin ja taimenen kutupaikanvalintaan.

Uutta tutkimustietoa tulisi hyödyntää ja sen pohjalta tutkia vedenlaadullisia edellytyksiä esimerkiksi ennen istutus- tai kunnostustoimien toteuttamista (Pander ym. 2009, Pander & Geist 2010). Soraikon sisäisten happiolosuhteiden vertailua erityyppisten soraikoiden välillä tulisi tutkia, ja pyrkiä löytämään esimerkiksi yhteyttä vedenlaadun tarkkailussa käytetyn kemiallisen hapenkulutuksen (eng. *chemical oxygen demand*) ja soraikon eri syvyyksien happisaturaatioiden välillä. Könkköjoessa havaitaan keväisin COD-arvoja noin 14–20,0 mg l⁻¹ (HERTTA-tietokanta); millaiset happiolosuhteet on tuolloin 20 cm:n syvyydessä kunnostussoraikolla, joka sijaitsee 8–15 cm s⁻¹ virrannopeudessa? Jatkotutkimuksissa olisi tämän pohjalta tärkeää tutkia, suosivatko vallitsevat olosuhteet jotakin tiettyä mätimunun kokoa, ja onko niiden selviytyminen riippuvainen hautaamissyvyydestä. Kutukannat ovat kaikissa tutkimuskohteissa istutusten vuoksi nykyisellään eriasteisesti geneettisiä sekakantoja, joka voi monin tavoin vaikuttaa kutuun ja sen tuottavuuteen, pääosin heikentävästi (Ford & Myers 2008, Jonsson & Jonsson 2011, Eszterbauer ym. 2015). Esimerkiksi villien lohien tuottama mäti on keskimäärin hedelmöittynyt ja kuoriutunut 25 % paremmin verrattuna laitosalojen mätiin (Brooks ym. 1997). Erityisesti laitostuneiden naaraiden on todettu tuottavan vähemmän mätiä, ja sen laatu on ollut huonompaa luonnonkaloihin verrattuna (Fleming ym. 2000, Eszterbauer ym. 2015). Könkköjoen seurannoilla voidaan saada vastauksia geneettisen eriytymisen hypoteesin puolesta tai vastaan, koska viimeiseen noin kymmeneen vuoteen joelle ei ole istutettu taimenta ja joen kanta on DNA-analyysin perusteella jo eriytynyt lievästi yleisistä istutuskannoista (FT Jarmo Koskiniemi 2015, julkaisematon). Näin ollen Könkköjoen kutupesien lukumäärän ja poikastiheyden yhteyttä ja kutukannan kehitystä olisi tärkeää tutkia jatkossakin kattavasti.

Luonnontuotannon edistäminen on myös taloudellisesti tarkasteltuna kannattavaa, sillä luonnonvalinnan läpi käyneen poikasen selviytymisen on osoitettu olevan noin 2,5–3-kertainen istutettuun poikaseen verrattuna (Helle ym. 2011, Marttila ym. 2014). Näin ollen esimerkiksi matala vaelluspoikasten määrä Muuramenjoen vaelluspoikastutkimuksissa

(Syrjänen ym. 2014b) voi osittain olla populaation geneettisestä muutoksesta riippuvainen; poikasia selviytyy liian vähän, jotta niille tulisi vaelluspainetta tai niiden vaelluskäyttäminen poikkeaa oletetusta (Fleming ym. 2000). Lohilla tehdyissä tutkimuksissa laitoskannan poikaset lähtivät vaellukselle huomattavasti luonnonkaloja aiemmin (Fleming ym. 2000), ja samankaltainen käyttäytymismalli voi esiintyä myös taimenella. Yleisesti ottaen matalan poikastiheyden vuoksi yksilöiden välillä ei ole kilpailua eikä tarvetta liikkumiselle synny. Kymijoen vesistöalue on tärkeimpiä kohteita nyt meneillään olevassa valtakunnallisessa kalatiestrategiassa (Maa- ja metsätalousministeriö 2012), ja Marttilan ym. (2014) mukaan Kymijoen vesistöalueella tärkeimpiä toimia olisi lohikalojen lisääntymis- ja poikasalueiden kunnostus. Siksi tämänkin tutkimuksen kohteissa olisi tärkeää poistaa vaellusesteitä ja tehdä korjauskunnostuksia.

Laajempaa tutkimusta Keski-Suomen alueella tulisi tehdä myös valuma-alue tasolla. Tutkimuksissa on osoitettu, että valuma-alueen laadulla ja ravinnekuormituksella voi olla uoman morfo- ja hydrologisia piirteitä suurempi vaikutus eliöstöön (Turunen ym. 2016). Vehanen ym. (2010) havaitsi kunnostuksien positiivisten vaikutusten olevan erittäin pieniä, kun muut tekijät kuin hydro-morfologiset uomanpiirteet rajoittavat taimenien tiheyksiä. Valuma-alueen muokkaukset näkyvät monesti lisääntyneenä kiintoaineena virtavesissä, jotka mm. sedimentoivat kutusoraikkoja ja heikentävät happiolosuhteita (Shackle ym. 1999, Crisp 2000, Heywood & Walling 2007). Näin ollen kunnostuksella on vähäinen merkitys ympäristön ja lajiston tilan laadulliseen paranemiseen, mikäli työtä ei hoideta kokonaispainotteisesti selvittäen ja hoitaen ongelman perimmäistä syytä. Ilmasto on muuttumassa, ja virtaaman epäsäännöllisten vaihteluiden on ennustettu yleistyvän vuotuisen vedenlämmön myös noustessa (Elliott & Elliott 2010). Tämä lisää entisestään valuma-alueen rasiutusta ja ravinnepitoisuuksia vesissä mikäli nykyiseen tilaan ei pystytä tekemään muutoksia.

Osa tämän tutkimuksen soraikoista tulisi korjauskunnostaa. Pelkästään virrannopeutta ja suojaisuutta lisäävillä toimenpiteillä, kuten kivien ja puuaineksen sopivalla sijoittelulla soraikolle, voisi saada niiden laatua parannettua ilman koneellista työvoimaa. Rubin ym. (2004) tekivät Gotlannin puroilla pelkän kutusoran lisäyksen ohella soran lähettyville moniulotteisen lisääntymisympäristökokonaisuuden, jossa oli kalalle lepo- ja suojapaikkoja, virtausta kiihdyttäviä ja partikkeleita pidättäviä puu- ja kivelementtejä, joiden todettiin toimivan erittäin hyvin. Todennäköisesti isoa osaa tässä tutkimuksessa tarkastelluista soraikoista voisi korjauskunnostaa samantapaisella menetelmällä, ja jo pelkän puuaineksen lisääminen voisi parantaa soraikon laatua. Puunrungot, juurakot ja jopa isot oksat pidättävät kiviainesta, monipuolistavat virtausolosuhteita, luovat suojaa erikokoisille kaloille ja lisäävät pohjaeläinten biomassaa (Allan 1995, Abbe & Montgomery 1996, Faustini & Jones 2003, Eloranta 2010, Gustafsson ym. 2014).

Kiitokset

Haluan kiittää ohjaajiani Jukka Syrjästä ja Saija Koljosta, jotka urheasti lähtivät tähän työhön ohjaajikseni. Erytiskiitos kuuluu tilastollisen käsittelyn avusta Harri Högmanderille, Anna-Liisa Kankaiselle, Vilja Koskelle ja Veera Tiaiselle. Olli Sivoselle kiitos kuuluu kenttätöiden avustuksesta ja henkisen tuen yltäkylläisestä tarjoamisesta. Haluan kiittää KELA:a ja Vesi-Visio osk:aa tutkimuksen taloudellisesta tukemisesta.

Kirjallisuus

- Abbe T.B. & Montgomery D.R. 1996. Large wood debris jams, channel hydraulics and habitat formation in large rivers. *Regul. River.* 12: 201–221.
- Acornley R.M. 1999. Water temperatures within spawning beds in two chalk streams and implications for salmonid egg development. *Hydrol. Process.* 13: 439–446.
- Allan J.D. 1995. *Stream ecology: structure and function of running waters*. Chapman & Hall, London.
- Alm G. 1959. Connection between maturity, size and age in fishes. *Rep. Inst. Freshw. Res.* 40: 5–145.
- Armstrong J.D. & Nislow K.H. 2006. Critical habitat during the transition from maternal provisioning in freshwater fish, with emphasis on Atlantic salmon (*Salmo salar*) and brown trout (*Salmo trutta*). *J. Zool.* 269: 403–413.
- Austreng E., Storebakken T. & Åsgård T. 1987. Growth rate estimates for cultured Atlantic salmon and rainbow trout. *Aquaculture* 60: 157–160.
- Aymes J.C., Larrieu M., Tentelier C. & Labonne J. 2010. Occurrence and variation of egg cannibalism in brown trout *Salmo trutta*. *Naturwissenschaften* 97: 435–439.
- Baglinière J.L. & Maisse G. 1998. *Biology and ecology of the brown sea trout*. Springer, Chichester.
- Bain M.B., Finn J.T. & Booke H.E. 1988. Streamflow regulation and fish community structure. *Ecology* 69: 382–392.
- Baran P., Delacoste M. & Lascaux J.M. 1997. Variability of mesohabitat used by brown trout populations in the French central Pyrenees. *T. Am. Fish. Soc.* 126: 747–757.
- Barlaup B.T., Lura H., Sægvog H. & Sundt R.C. 1994. Inter- and intra-specific variability in female salmonid spawning behaviour. *Can. J. Zool.* 72: 636–642.
- Barlaup B.T., Gabrielsen S.E., Skoglund H. & Wiers T. 2008. Addition of spawning gravel - a means to restore spawning habitat of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) and anadromous and resident brown trout (*Salmo trutta* L.) in regulated rivers. *River. Res. Applic.* 24: 543–550.
- Berg O.K., Thronæs E. & Bremset G. 1998. Energetics and survival of virgin and repeat spawning brown trout (*Salmo trutta*). *Can. J. Fish. Aquat.* 55: 47–53.
- Birkel C., Soulsby C., Irvine D.J., Malcolm I., Lautz L.K. & Tetzlaff D. 2015. Heat-based hyporheic flux calculations in heterogeneous salmon spawning gravels. *Aquat. Sci.* DOI 10.1007/s00027-015-0417-4.
- Bjornn T.C. & Reiser D.W. 1991. Habitat requirements of salmonids in stream. *Am. Fish. Soc.* 19: 83–138.
- Bohlin T., Pettersson J. & Degerman E. 2001. Population density of migratory and resident brown trout (*Salmo trutta*) in relation to altitude: evidence for a migration cost. *J. Anim. Ecol.* 70: 112–121.
- Boulton A.J., Findlay S., Marmonier P., Stanley E.H. & Valett H.M. 1998. The functional significance of the hyporheic zone in streams and rivers. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 29: 59–81.
- Brabrand Å., Koestler A.G. & Borgstrom R. 2002. Lake spawning of brown trout related to groundwater influx. *J. Fish Biol.* 60: 751–763.
- Brabrand Å., Hansen B.R. & Koestler A.G. 2006. Creation of artificial upwelling areas for brown trout, *Salmo trutta*, spawning in still water bodies. *Fisheries Manag. Ecol.* 13: 293–298.
- Brooks S., Tyler C.R. & Sumpter J.P. 1997. Egg quality in fish: what makes a good egg? *Rev. Fish Biol. Fisher.* 7: 387–416.

- Brunke M. & Gonser T. 1997. The ecological significance of exchange processes between rivers and groundwater. *Freshwater Biol.* 37: 1–33.
- Buffington J.M. & Montgomery D.R. 1999. A procedure for classifying textural facies in gravel-bed rivers. *Water Resour. Res.* 35: 1903–1914.
- Buffington J.M., Montgomery D.R. & Greenberg H.M. 2004. Basin-scale availability of salmonid spawning gravel as influenced by channel type and hydraulic roughness in mountain catchments. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 61: 2085–2096.
- Chapman D.W. 1988. Critical review of variables used to define effects of fines in redds of large salmonids. *T. Am. Fish. Soc.* 117: 1–21.
- Charles K., Roussel J.M., Lebel J.M., Baglinière J.L. & Ombredane D. 2006. Genetic differentiation between anadromous and freshwater resident brown trout (*Salmo trutta* L.): insights obtained from stable isotope analysis. *Ecol. Freshw. Fish* 15: 255–263.
- Crisp D.T. 1981. A desk study of the relationship between temperature and hatching time for the eggs of five species of salmonid fishes. *Freshwat. Biol.* 11: 361–368.
- Crisp D.T. 1988. Prediction, from temperature, of eyeing, hatching and 'swim-up' times for salmonid embryos. *Freshwat. Biol.* 19: 41–48.
- Crisp D.T. 1989. Some impacts of human activities on trout, *Salmo trutta*, populations. *Freshwater Biol.* 21: 21–33.
- Crisp D.T. 2000. *Trout and salmon. Ecology, conservation and rehabilitation*. Blackwell Science, London.
- Crisp D.T. & Carling P.A. 1989. Observations on siting, dimensions and structure of salmonid redds. *J. Fish. Biol.* 34: 119–134.
- Cucherousset J., Aymes J.C., Santoul F. & Céréghino R. 2008. Do native brown trout and non-native brook trout interact reproductively? *Naturwissenschaften* 95: 647–654.
- Dauphin G., Prévost E., Adams C.E. & Boylan P. 2010. Using redd counts to estimate salmonids spawner abundances: A Bayesian modelling approach. *Fish. Res.* 106: 32–40.
- de Gaudemar B., Schroder S. & Beall E. 2000. Nest placement and egg distribution in Atlantic salmon redds. *Environ. Biol. Fishes* 57: 37–47.
- Dolédec S., Castella E., Forcellini M., Olivier J.M., Paillex A. & Sagnes P. 2015. The generality of changes in the trait composition of fish and invertebrate communities after flow restoration in a large river (French Rhône). *Freshwater Biol.* 60: 1147–1161.
- Einum S. & Fleming I.A. 1999. Maternal effects of egg size in brown trout (*Salmo trutta*): norms of reaction to environmental quality. *Proc. R. Soc. Lond.* 266: 2095–2100.
- Einum S. & Fleming I.A. 2000. Selection against late emergence and small offspring in Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Evolution* 54: 628–639.
- Einum S., Hendry A.P. & Fleming I.A. 2002. Egg-size evolution in aquatic environments: does oxygen availability constrain size? *Proc. R. Soc. Lond.* 269: 2325–2330.
- Elliott J.M. 1975. The Growth Rate of Brown Trout (*Salmo trutta* L.) Fed on Maximum Rations. *J. Anim. Ecol.* 44: 805–821.
- Elliott J.M. 1986. Spatial distribution and behavioural movements of migratory trout *Salmo trutta* in a lake district stream. *J. Anim. Ecol.* 55: 907–922.
- Elliott J.M. 1989a. Wild brown trout *Salmo trutta*: an important national and international resource. *Freshwater Biol.* 21: 1–5.
- Elliott J.M. 1989b. Mechanisms responsible for population regulation in young migratory trout, *Salmo trutta*. I. the critical time for survival. *J. Anim. Ecol.* 58: 987–1001.

- Elliott J.M. 1994. *Quantitative ecology and the brown trout*. Oxford University Press, Oxford.
- Eloranta A. 2010. *Virtavesien kunnostus*. Kalatalouden keskusliiton julkaisu nro. 165.
- Enghoff I.B. 1989. Fishing from the Stone Age settlement Norsminde. *Journal of Danish Archaeology* 8: 41–50.
- Esteve M. 2005. Observations of spawning behaviour in Salmonidae: *Salmo*, *Oncorhynchus* and *Salvelinus*. *Rev. Fish Biol. Fisher.* 15: 1–21.
- Essington T.E., Sorensen P.W. & Paron D.G. 1998. High rate of redd superimposition by brook trout (*Salvelinus fontinalis*) and brown trout (*Salmo trutta*) in a Minnesota stream cannot be explained by habitat availability alone. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 55: 2310–2316.
- Eszterbauer E., Forró B., Tolnai Z., Guti C.F., Zsigmond G., Hoitsy G. & Kallert D.M. 2015. Parental genetic diversity of brown trout (*Salmo trutta m. fario*) brood stock affects offspring susceptibility to whirling disease. *Parasit. Vectors.* 8: DOI 10.1186/s13071-015-0744-2.
- Faustini J.M. & Jones J.A. 2003. Influence of large woody debris on channel morphology and dynamics in steep, boulder-rich mountain streams, western Cascades, Oregon. *Geomorphology* 51: 187–205.
- Fleming I.A. 1996. Reproductive strategies of Atlantic salmon: ecology and evolution. *Rev. Fish. Biol. Fisher.* 6: 379–416.
- Fleming I.A. & Gross M.R. 1990. Latitudinal clines: a trade-off between egg number and size in Pacific salmon. *Ecology* 71: 1–11.
- Fleming I.A., Hindar K., Mjønerød I.B., Jonsson B., Balstad T. & Lamberg A. 2000. Lifetime success and interactions of farm salmon invading a native population. *Proc. R. Soc. Lond.* 267: 1517–1523.
- Ford J.S. & Myers R.A. 2008. A global assessment of salmon aquaculture impacts on wild salmonids. *PLoS Biol.* 6: e33. DOI:10.1371/journal.pbio.0060033.
- Garcia-Vazquez E., Moran P., Martinez J.L., Perez J., de Gaudemar B. & Beall E. 2001. Alternative mating strategies in Atlantic salmon and brown trout. *J. Her.* 92: 146–149.
- Gauthey Z., Lang M., Elozegi A., Tentelier C., Rives J. & Labonne J. 2015. Brown trout spawning habitat selection and its effects on egg survival. *Ecol. Freshw. Fish* DOI: 10.1111/eff.12262.
- Goeller B. & Wolter C. 2015. Performance of bottom ramps to mitigate gravel habitat bottlenecks in a channelized lowland river. *Restoration Ecol.* 23: 595–606.
- Gortázar J., García de Jalón D., Alonso-González C., Vizcaíno P., Baeza D. & Marchamalo M. 2007. Spawning period of a southern brown trout population in a highly unpredictable stream. *Ecol. Freshw. Fish* 16: 515–527.
- Grost R.T., Hubert W.A. & Wesche A. 1990. Redd site selection by brown trout in Douglas Creek, Wyoming. *J. Freshwater Ecol.* 5: 365–371.
- Grost R.T., Hubert W.A. & Wesche A. 1991. Description of brown trout redds in a mountain stream. *T. Am. Fish. Soc.* 120: 582–588.
- Gustafsson P., Greenberg L.A. & Bergman E. 2014. Woody debris and terrestrial invertebrates – effects on prey resources for brown trout (*Salmo trutta*) in a boreal stream. *Environ. Biol. Fish.* 97: 529–542.
- Haase P., Hering D., Jähnig S.C., Lorenz A.W. & Sundermann A. 2013. The impact of hydromorphological restoration on river ecological status: a comparison of fish, benthic invertebrates, and macrophytes. *Hydrobiologia* 704: 475–488.
- Hamilton L. 1990. *Modern Data Analysis: A First Course in Applied Statistics*. Pacific Grove, Kalifornia, USA.

- Hancock P.J., Boulton A.J. & Humphreys W.F. 2005. Aquifers and hyporheic zones: towards an ecological understanding of groundwater. *Hydrogeol. J.* 13: 98–111.
- Hansen E.A. 1975. Some effects on groundwater on brown trout redds. *T. Am. Fish. Soc.* 104: 100–110.
- Harris, G. & Milner, N. 2004. *Sea trout: Biology, conservation and management*. Blackwell Publishing, Cardiff.
- Havumäki M. 2003. Taimenpopulaatioiden ajallinen vaihtelu ja koskikunnostuksen vaikutukset Arvajan reitillä. Pro gradu -tutkielma. Jyväskylän yliopisto. 30 s.
- Heggenes J. 1988. Effect of experimentally increased intraspecific competition on sedentary adult brown trout (*Salmo trutta*) movement and stream habitat choice. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 45: 1163–1172.
- Helle E., Erkinaro J., Heinimaa P., Ikonen E., Lehtonen H., Leskelä A., Pakarinen T., Rahkonen R., Romakkaniemi A. & Söderkuntahti P. 2011. Suomessa lisääntyvien Itämeren lohikantojen tila tieteellisen havaintoaineiston perusteella. Riista- ja kalatalous – *Työraportteja* 12/2011: 1–77.
- Hendry K., Cragg-Hine D., O’Grady M., Sambrook H. & Stephen A. 2003. Management of habitat rehabilitation and enhancement of salmonid stocks. *Fish. Res.* 62: 171–192.
- Hesthagen T., Heggenes J., Larsen B.M., Berger H.M. & Forseth T. 1999. Effects of water chemistry and habitat on the density of young brown trout (*Salmo trutta*) in acidic streams. *Water air soil poll.* 112: 85–106.
- Hesthagen T., Saksgård R., Hegge O., Dervo B.K. & Skurdal J. 2004. Niche overlap between young brown trout (*Salmo trutta*) and Siberian sculpin (*Cottus poecilopus*) in a subalpine Norwegian river. *Hydrobiologia* 521: 117–125.
- Hesthagen T., Sandlund O.T., Finstad A.G. & Johnsen B.O. 2015. The impact of introduced pike (*Esox lucius* L.) on allopatric brown trout (*Salmo trutta* L.) in a small stream. *Hydrobiologia* 744: 223–233.
- Heywood M.J.T. & Walling D.E. 2007. The sedimentation of salmonid spawning gravels in the Hampshire Avon catchment, UK: implications for the dissolved oxygen content of intragravel water and embryo survival. *Hydrol. Process.* 21: 770–788.
- Hoaglin D.C., Iglewicz B. & Tukey J.W. 1986. Performance of some resistant rules for outlier labeling. *J. Amer. Statist. Assoc.* 81: 991–999.
- Horváth Á., Hoitsy G., Kovács B., Sipos D.K., Ösz Á., Bogataj K. & Urbányi B. 2014. The effect of domestication on a brown trout (*Salmo trutta* m fario) broodstock in Hungary. *Aquacult. Int.* 22: 5–11.
- Hämäläinen L. 2015. Pienvesien suojele- ja kunnostusstrategia. *Ympäristöministeriön raportteja* 27/2015: ISBN 978-952-11-4471-4.
- Januschke K., Jähnig S.C., Lorenz A.W. & Hering D. 2014. Mountain river restoration measures and their success(ion): Effects on river morphology, local species pool, and functional composition of three organism groups. *Ecol. Indic.* 38: 243–255.
- Johnson B.L., Richardson W.B. & Naimo T.J. 1995. Past, present, and future concepts in large rivers ecology. *Bioscience* 45: 134–141.
- Johnson R.L., Blumenshine S.C. & Coghlan S.M. 2006. A bioenergetic analysis of factors limiting brown trout growth in an Ozark tailwater river. *Environ. Biol. Fish.* 77: 121–132.
- Johnsson J.I., Nöbbelein F. & Bohlin T. 1999. Territorial competition among wild brown trout fry: effects of ownership and body size. *J. Fish Biol.* 54: 469–472.

- Johnsson J.I. & Carlsson M. 2000. Habitat preference increases territorial defence in brown trout (*Salmo trutta*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 48: 373–377.
- Jones J.W. & Ball J.N. 1954. The spawning behaviour of brown trout and salmon. *The British Journal of Animal Behaviour* 2: 103–114.
- Jonsson B. 1985. Life history patterns of freshwater resident and sea-run migrant brown trout in Norway. *T. Am. Fish. Soc.* 114: 182–194.
- Jonsson B. & Gravem F.R. 1985. Use of space and food by resident and migrant brown trout, *Salmo trutta*. *Environ. Biol. Fishes* 14: 281–293.
- Jonsson B. & Jonsson N. 1993. Partial migration: niche shift versus sexual maturation in fishes. *Rev. Fish Biol. Fish.* 3: 348–365.
- Jonsson B. & Jonsson N. 2011. *Ecology of Atlantic salmon and brown trout*. Springer, Dordrecht.
- Jonsson B. & Jonsson N. 2015. Sexual size dimorphism in anadromous brown trout *Salmo trutta*. *J. Fish Biol.* 87: 187–193.
- Jonsson N. & Jonsson B. 1999. Trade-off between egg mass and egg number in brown trout. *J. Fish Biol.* 55: 767–783.
- Jonsson B. & L’Abee-Lund J.H. 1993. Latitudinal clines in life-history variables of anadromous brown trout in Europe. *J. Fish Biol.* 43: 1–16.
- Jowett I.G. 1993. A method for objectively identifying pool, run, and riffle habitats from physical measurements. *New Zeal. J. Mar. Freshw.* 27: 241–248.
- Jensen H., Kiljunen M. & Amundsen P.A. 2012. Dietary ontogeny and niche shift to piscivory in lacustrine brown trout *Salmo trutta* revealed by stomach content and stable isotope analyses. *J. Fish Biol.* 80: 2448–2462.
- Järvi T.H. 1936. Yhtä ja toista Keiteleen ja Huopanan järvilohista. *Suomen Kalastuslehti* 43: 200–206.
- Klemetsen A., Amundsen P.A., Dempson J.B., Jonsson B., Jonsson N., O’Connell M.F. & Mortensen E. 2003. Atlantic salmon *Salmo salar* L., brown trout *Salmo trutta* L. and Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.): a review of aspects of their life histories. *Ecol. Freshw. Fish* 12: 1–59.
- Koljonen S., Huusko A., Mäki-Petäys A., Mykrä H. & Muotka T. 2012a. Body mass and growth of overwintering brown trout in relation to stream habitat complexity. *River Res. Applic.* 28: 62–70.
- Koljonen S., Louhi P., Mäki-Petäys A., Huusko A. & Muotka T. 2012b. Quantifying the effects of in-stream habitat structure and discharge on leaf retention: implications for stream restoration. *Freshw. Sci.* 31: 1121–1130.
- Kondolf G.M. 2000. Assessing salmonid spawning gravel quality. *T. Am. Fish. Soc.* 129: 262–281.
- Kondolf G.M., Cada G.F., Sale M.J. & Felando T. 1991. Distribution and stability of potential salmonid spawning gravels in steep boulder-bed streams of the eastern Sierra Nevada. *T. Am. Fish. Soc.* 120: 177–186.
- Kondolf G.M., Sale M.J. & Wolman M.G. 1993a. Modification of fluvial gravel size by spawning salmonids. *Water Resour. Res.* 29: 2265–2274.
- Kondolf G.M. & Wolman M.G. 1993b. The sizes of salmonid spawning gravels. *Water Resour. Res.* 29: 2275–2285.
- Korsu K., Huusko A., Korhonen P.K. & Yrjänä T. 2010. The potential role of stream habitat restoration in facilitating salmonid invasions: a habitat-hydraulic modeling approach. *Restoration Ecol.* 18: 158–165.

- L'Abée-Lund J.H., Jonsson B., Jensen A.J., Sættem L.M., Heggberget T.G., Johsen B.O. & Naesje T.F. 1989. Latitudinal variation in life-history characteristics of sea-run migrant brown trout *Salmo trutta*. *J. Anim. Ecol.* 58: 525–542.
- Labonne J., Augery M., Parade M., Brinkert S., Prevost E., Héland M. & Beall E. 2009. Female preference for male body size in brown trout, *Salmo trutta*: is big still fashionable? *Anim. Behav.* 77: 129–137.
- Langeland A., L'Abée-Lund J.H., Jonsson B. & Jonsson N. 1991. Resource partitioning and niche shift in arctic char *Salvelinus alpinus* and brown trout *Salmo trutta*. *J. Anim. Ecol.* 60: 895–912.
- Larios-López J.E., Tierno de Figueroa J.M., Galiana-García M., Gortázar J. & Alonso C. 2015. Extended spawning in brown trout (*Salmo trutta*) populations from the southern Iberian Peninsula: the role of climate variability. *J. Limnol.* 74: 394–402.
- Lehtonen P.K., Tonteri A., Sendek D., Titov S. & Primmer C.R. 2009. Spatio-temporal genetic structuring of brown trout (*Salmo trutta* L.) populations within the river Luga, northwest Russia. *Conserv. Genet.* 10: 281–289.
- Louhi P. & Mäki-Petäys A. 2003. Elämää soraikon ulkopuolella ja sisällä – lohien ja taimenen kutupaikan valinta sekä mädin elinympäristövaatimukset. *Kalatutkimuksia* 191: 1–23.
- Louhi P., Mäki-Petäys A. & Erkinaro J. 2008. Spawning habitat of Atlantic salmon and brown trout: general criteria and intragravel factors. *River. Res. Applic.* 24: 330–339.
- Louhi P., Mykrä H., Paavola R., Huusko A., Vehanen T., Mäki-Petäys A. & Muotka T. 2011. Twenty years of stream restoration in Finland: little response by benthic macroinvertebrate communities. *Ecol. Appl.* 21: 1950–1961.
- Maa- ja metsätalousministeriö 2012. Kansallinen kalatiestrategia. Valtioneuvoston periaatepäätös 8.3.2012. 30 s.
- Magilligan F.J., Nislow K.H., Kynard B.E. & Hackman A.M. 2016. Immediate changes in stream channel geomorphology, aquatic habitat, and fish assemblages following dam removal in a small upland catchment. *Geomorphology* 252: 158–170.
- Makhrov A.A., Artamonova V.S., Sumarokov V.S., Pashkov A.N., Reshetnikov S.I., Ganchenko M.V. & Kulyan S.A. 2011. Variation in the timing of spawning of the Black Sea brown trout *Salmo trutta labrax* Pallas under artificial and natural conditions. *Biol. Bull.* 38: 138–145.
- Marttila M., Orell P., Erkinaro J., Romakkaniemi A., Huusko A., Jokikokko E., Vehanen T., Piironen J., Huhmarniemi A., Sutela T., Saura A. & Mäki-Petäys A. 2014. Rakennettujen jokien kalataloudelle aiheutuneet vahingot ja kalatalousvelvoitteet. Riista- ja kalatalous – Työraportteja 6/2014: 1–96.
- Massa-Gallucci A., Coscia I., O'Grady M., Kelly-Quinn M. & Mariani S. 2010. Patterns of genetic structuring in a brown trout (*Salmo trutta* L.) metapopulation. *Conserv. Genet.* 11: 1689–1699.
- McCauley, R.W. & Casselman, J.M. 1981. The final preferendum as an index of the temperature for optimum growth in fish. *Proceedings of the world symposium on aquaculture in heated effluents and recirculation systems* 2: 81–93.
- McFadden J.T., Cooper E.L. & Andersen J.K. 1965. Some effects of environment on egg production in brown trout (*Salmo trutta*). *Limnol. Oceanogr.* 10: 88–95.
- Mulholland P.J., Marzolf E.R., Webster J.R., Hart D.R. & Hendricks S.P. 1997. Evidence that hyporheic zones increase heterotrophic metabolism and phosphorus uptake in forest streams. *Limnol. Oceanogr.* 42: 443–451.
- Mäki-Petäys A., Erkinaro J., Huusko A. & Muotka T. 2002. Transferability of habitat suitability criteria of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 59: 218–228.

- Nicol C.L., Smith D.P. & Watson F.G.R. 2015. Exploring particle density effects on partial mobility of steelhead spawning gravels. *River. Res. Applic.* 31: 62–69.
- Nika N., Virbickas T. & Kontautas A. 2011. Spawning site selection and redd gravel characteristics of sea trout *Salmo trutta* in the lowland streams of Lithuania. *Oceanol. Hydrobiol. St.* 40: 46–56.
- Ojanguren A.F., Reyes-Gavilán F.G. & Braña F. 1996. Effects of egg size on offspring development and fitness in brown trout, *Salmo trutta* L. *Aquaculture* 147: 9–20.
- Olofsson H. & Mosegaard H. 1999. Larger eggs in resident brown trout living in sympatry with anadromous brown trout. *Ecol. Freshw. Fish* 8: 59–64.
- Ottaway E.M., Carling P.A., Clarke A. & Reader N.A. 1981. Observations on the structure of brown trout, *Salmo trutta* Linnaeus, redds. *J. Fish. Biol.* 19: 593–607.
- Palmer M.A., Bernhardt E.S., Allan J.D., Lake P.S., Alexander G., Brooks S., Carr J., Clayton S., Dahm C.N., Follstad-Shah J., Galat D.L., Loss S.G., Goodwin P., Hart D.D., Hassett B., Jenkinson R., Kondolf G.M., Lave R., Meyer J.L., O'Donnell T.K., Pagano L. & Sudduth E. 2005. Standards for ecologically successful river restoration. *J. Appl. Ecol.* 42: 208–217.
- Pander J. & Geist J. 2010. Salmonid-egg floating boxes as bioindication for riverine water quality and stocking success. *J. Fish Biol.* 76: 2584–2590.
- Pander J., Schnell J., Sternecker K. & Geist J. 2009. The ‘egg sandwich’: a method for linking spatially resolved salmonid hatching rates with habitat variables in stream ecosystems. *J. Fish Biol.* 74: 683–690.
- Partti-Pellinen K., Takkunen T., Hakumäki M. 1993. Voidaanko taimenten kutukuopista saaduista mätimunista selvittää mitokondrioDNA-tyyppi restriktioanalyyseillä? *Suomen kalatalous* 59: 4 s, ISSN 0085-6940.
- Pulliam H.R. 1988. Sources, sinks and population regulation. *Am. Nat.* 132: 652–661.
- Radtke G. 2013. Effects of substrate composition and water temperature on the emergence success of lacustrine brown trout *Salmo trutta* m. *lacustris* L. fry from natural redds. *Folia Zool.* 62: 247–256.
- Régnier T., Bolliet V., Gaudin P. & Labonne J. 2013. Bigger is not always better: egg size influences survival throughout incubation in brown trout (*Salmo trutta*). *Ecol. Freshw. Fish* 22: 169–177.
- Raitaniemi J., Nyberg K. & Torvi I. 2000. *Kalojen iän ja kasvun määrittäminen*. Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitos, Helsinki.
- Rollinson N. & Hutchings J.A. 2010. Why does egg size of salmonids increase with the mean size of population spawning gravels? *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 68: 1307–1315.
- Rubin J.F. 1998. Survival and emergence pattern of sea trout fry in substrata of different compositions. *J. Fish. Biol.* 53: 84–92.
- Rubin J.F. & Glimsäter C. 1996. Egg-to-fry survival of the sea trout in some streams of Gotland. *J. Fish Biol.* 48: 585–606.
- Rubin J.F., Glimsäter C. & Jarvi T. 2004. Characteristics and rehabilitation of the spawning habitats of the sea trout, *Salmo trutta*, in Gotland (Sweden). *Fisheries Manag. Ecol.* 11: 15–22.
- Saraniemi M. 2005. Oulankajoen taimenkannan vaellus, rakenne ja koko vuosina 1965–2003. *Oulun yliopisto, Biologian laitos*, 74 s.
- Schmetterling D.A. 2000. Redd characteristics of fluvial westslope cutthroat trout in four tributaries to the Blackfoot River, Montana. *N. Am. J. Fish. Manage.* 20: 776–783.

- Sellheim K.L., Watry C.B., Rook B., Zeug S.C., Hannon J., Zimmerman J., Dove K. & Merz J.E. 2015. Juvenile Salmonid utilization of floodplain rearing habitat after gravel augmentation in a regulated river. *River Res. Applic.* DOI: 10.1002/rra.2876.
- Shackle V.J., Hughes S. & Lewis V.T. 1999. The influence of three methods of gravel cleaning on brown trout, *Salmo trutta*, egg survival. *Hydrol. Process.* 13: 477–486.
- Shirvell C.S. & Dungey R.G. 1983. Microhabitats chosen by brown trout for feeding and spawning in rivers. *T. Am. Fish. Soc.* 112: 355–367.
- Skoglund H. & Barlaup B.T. 2006. Feeding pattern and diet of first feeding brown trout fry under natural conditions. *J. Fish Biol.* 68: 507–521.
- Svalastog D. 1991. A note on maximum age of brown trout, *Salmo trutta* L. *J. Fish Biol.* 38: 967–968.
- Syrjänen J., Kiljunen M., Karjalainen J., Eloranta A. & Muotka T. 2008. Survival and growth of brown trout *Salmo trutta* L. embryos and the timing of hatching and emergence in two boreal lake outlet streams. *J. Fish. Biol.* 72: 985–1000.
- Syrjänen J.T., Sivonen K., Sivonen O. & Valkeajärvi P. 2013. Taimenen kutupesälaskenta – menetelmät ja esimerkkituloksia. Riista- ja kalatalous – *Tutkimuksia ja selvityksiä* 9/2013: 1–30.
- Syrjänen J.T., Sivonen K., Sivonen O., Ruokonen T.J., Haatanen J., Honkanen V., Kivinen J., Kotakorpi M., Majuri P., Oraluoma M., Sarpakunnas M., Vesikko I., Heinimaa P., Timperi S. & Valkeajärvi P. 2014a. Virtavesillä merkittyjen taimenten vaellukset ja pyynti Kymijoen vesistön järvilla vuosina 1999–2013. Riista- ja kalatalous – *Tutkimuksia ja selvityksiä* 6/2014: 1–32.
- Syrjänen J., Rajala J., Sivonen K., Sivonen O. & Heinimaa P. 2014b. Järvitaimenen vaelluspoikaspyynti Muuramenjoella ja Läsäkoskella 2013. Riista- ja kalatalous – *Työraportteja* 34/2014: 1–14.
- Takkunen T. 1993. Järvitaimenen (*Salmo trutta* m.lacustris) kutupesien lukumäärä ja kutuympäristö Rautalammin reitin koskilla vuosina 1986–1989. *Suomen kalatalous* 59: 6 s, ISSN 0085-6940.
- Tammela I. 2009. Taimenen (*Salmo trutta*) kutupaikkavalinta Keski-Suomen koskissa. Pro gradu -tutkielma. Bio- ja ympäristötieteiden laitos, Jyväskylän yliopisto. 47s.
- Tappel P.D. & Bjornn T.C. 1983. A new method of relating size of spawning gravel to salmonid embryo survival. *N. Am. J. Fish. Manage.* 3: 123–135.
- Templeton G.F. 2011. A two-step approach for transforming continuous variables to normal: implications and recommendations for IS research. *Communications of the Association for Information Systems* 28: 41–58.
- Turunen J., Muotka T., Vuori K.M., Karjalainen S.M., Rääpysjärvi J., Sutela T. & Aroviita J. 2016. Disentangling the responses of boreal streamassemblages to lowstressor levels of diffuse pollution and altered channel morphology. *Sci. Total. Environ.* 544: 954–962.
- Uusitalo M. 2015. Risupadot, putoukset ja tierummut taimenen (*Salmo trutta*) vaellusesteinä pienissä virtavesissä – kotiutumiskäyttäytymiseen perustuva tutkimus. Pro gradu -tutkielma. Bio- ja ympäristötieteiden laitos, Jyväskylän yliopisto. 41s.
- Vannote R.L., Minshall G.W., Cummins K.W., Sedell J.R. & Cushing C.E. 1980. The river continuum concept. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 37: 130–137.
- Voipio A. 1981. *The Baltic sea*. Elsevier, Amsterdam.
- Vehanen T., Huusko A., Mäki-Petäys A., Louhi P., Mykrä H. & Muotka T. 2010. Effects of habitat rehabilitation on brown trout (*Salmo trutta*) in boreal forest streams. *Freshwater Biol.* 55: 2200–2214.

- Witzel L.D. & MacCrimmon H.R. 1983. Redd-site selection by brook trout and brown trout in southwest Ontario streams. *T. Am. Fish. Soc.* 112: 760–771.
- Wohl E., Lane S.N. & Wilcox A.C. 2015. The science and practice of river restoration. *Water Resour. Res.* 51: 5974–5997.
- Wollebæk J., Thue R. & Heggenes J. 2008. Redd site microhabitat utilization and quantitative models for wild large brown trout in three contrasting boreal rivers. *N. Am. J. Fish. Manage.* 28: 1249–1258.
- Zimmer M.P. & Power M. 2006. Brown trout spawning habitat selection preferences and redd characteristics in the Credit River, Ontario. *J. Fish Biol.* 68: 1333–1346.