

**TARTU ÜLIKOOL
LOODUS- JA TEHNOLOOGIATEADUSKOND
ZOOLOOGIA OSAKOND
HÜDROBIOLOOGIA ÕPPETOOL**

Lilli Lakkur

**ÜLEVAADE LÕHE (*Salmo salar*) SIGIMISBIOLOOGIAST
NING KOELMUTE KVALITEETI KUJUNDAVATEST
FAKTORITEST**

Bakalaureusetöö

Juhendaja: MSc Martin Kesler

Tartu 2013

Sisukord

SISSEJUHATUS.....	4
1. SÜSTEMAATIKA.....	5
1.1. Idalõhed.....	5
2. ATLANDI LÕHE LEVILA.....	7
3. KUDEMINE.....	9
3.1. Kudemisränne.....	9
3.2. Sekundaarsed sootunnused.....	9
3.3. Käitumine kudemisalal.....	10
3.4. Pesaehitus.....	11
3.5. Tingimused koelmutel.....	12
4. OHUSTATUS.....	15
4.1. Lõhepopulatsioonide taastamine.....	16
4.1.1. Kude- ja elupaikade taastamine.....	16
5. EESTI LÕHEJÕED.....	20
5.1. Looduslike smoltide arvukus ja tootlikkus lõhejõgedes.....	21
5.2. Kude- ja elupaikade kirjeldused.....	21
5.2.1. Jägala jõgi.....	21
5.2.2. Keila jõgi.....	21
5.2.3. Kunda jõgi.....	22
5.2.4. Loobu jõgi.....	22
5.2.5. Narva jõgi.....	23
5.2.6. Pirita jõgi.....	23
5.2.7. Purtse jõgi.....	24
5.2.8. Pärnu jõgi.....	24
5.2.9. Selja jõgi.....	24
5.2.10. Valgejõgi.....	25
5.2.11. Vasalemma jõgi.....	26
5.2.12. Vääna jõgi.....	26
KOKKUVÕTE.....	27
SUMMARY.....	28
TÄNUAVALDUS.....	29
KASUTATUD KIRJANDUS.....	30

Sissejuhatus

Atlandi lõhe (*Salmo salar*) on majanduslikult ja ökoloogiliselt tähtis kalaliik. Lõhe on kõrgelt hinnatud kala inimese toidulaual, sobib hästi sportlikuks püügiks ning teda kasvatatakse kalakasvandustes. Atlandi lõhe sigib jõgedes ning kui noorkalad saavutavad vastava suuruse, suunduvad nad merre toituma. Tänu bioloogilistele iseärasustele ja majanduslikule väärtusele on Atlandi lõhe maailmas üks kõige paremini uuritud kalaliik.

Inimtegevuse tagajärjel on Atlandi lõhe looduslik levila vähenenud. Lõhepopulatsioonide olukord on Läänemeres halb. Eestis on lõhe kantud punase raamatu eriti ohustatud liikide nimekirja (Lilleleht 1998). Liigi olukorda on üritatud parandada kalamajandites kasvatatud noorjärede jõgedesse asutamisega, koelmualade kvaliteedi parandamisega ning rändetakistuste mõju vähendamisega.

Lõhe koelmukoha valikut mõjutavad mitmed tegurid. Kuna lõhe sigimisedukust mõjutab oluliselt kudepaikade seisukord, on kudemiseks vajalikke tingimusi põhjalikult uuritud. Atlandi lõhe käib kudemas väga erinevate sigimis- ja elutingimustega jõgedes ning seetõttu on iga populatsioon kohastunud kohalikeks oludeks. Kude- ja elupaikade taastamisel on oluline roll lõhepopulatsioonide olukorra parandamisel. Seejuures on tähtis teada iga taastatava piirkonna kudejõgede omapärasid ning keskkonnatingimusi.

Põhinedes kirjandusel, on käesoleva töö eesmärgid järgmised:

- 1) anda ülevaade lõhe bioloogilistest iseärasustest;
- 2) kirjeldada olulisemaid probleeme, mis ohustavad lõhe populatsioone;
- 3) uurida, mida on tehtud lõhe olukorra parandamiseks;
- 4) kirjeldada Eesti lõhejõgede olukorda ning omapära.

1. Süstemaatika

Lõhe kuulub lõheliste (*Salmoniformes*) seltsi, lõhilaste (*Salmonidae*) sugukonda ja lõhe (*Salmo*) perekonda (Jonsson & Jonsson 2011). Lõhilaste sugukond jaotub kolmeks alamsugukonnaks: *Coregoninae*, *Thymallinae* ja *Salmoninae* (Nelson 1994). Arvatakse, et lõhilased arenesid välja mageveest pärit esivanemast 50 kuni 100 miljonit aastat tagasi genoomi kahekordistumise tagajärjel. Lõhilasi võib leida Põhja-Ameerikast, Euroopast ning Aasiast. Nad on külmalembelised kalad ja nende ühisteks tunnusteks on voolujooneline käävjas või külgedelt lamendunud keha, hästi arenenud hambad, tihedalt paiknevad soomused ja rasvauim. Lõhilased on mageveelise eluviisiga või siirdekalad, mis tähendab seda, et suurema osa elust veedavad nad meres, kuid kudema lähevad nad sünnijõkke (Jonsson & Jonsson 2011).

Lõhilaste alamsugukonda *Salmoninae* kuulub 30 kalaliiki ning seitse perekonda (Nelson 1994), millest üheks kõige paremini uurituks on lõhe perekond (Klemetsen *et al.* 2003). Tänapäeval on lõhe perekonna kaheks peamiseks esindajaks Euroopa forell (*Salmo trutta*) ja Atlandi lõhe (*Salmo salar*). Lõhe perekonna taksonoomia on ebaselge ning kokku on kirjeldatud rohkem kui 20 Atlandi lõhe alamliiki. Erinevate alamliikide tekkepõhjuseks on kalade kohanemine väga mitmekesiste elupaikadega (Jonsson & Jonsson 2011). Alamsugukonna *Salmoninae* üheks perekonnaks on ka *Oncorhynchus*, kuhu kuuluvad idalõhed (Groot & Margolis 1991).

1.1. Idalõhed

Kuigi antud töö eesmärk on keskenduda Atlandi lõhele, antakse siin ka lühiülevaade idalõhede kohta. Kahe lõherühma sigimisbioloogia on küllaltki sarnane (Sear & DeVries 2008) ning ühtlasi ka lõhepopulatsioone puudutavad probleemid. Sarnaste probleemide käsitlemisel on Atlandi lõhe puhul idalõhede analoogidest nii mõndagi õppida.

Perekonnas *Oncorhynchus* on seitse idalõhe liiki, kuhu kuuluvad gorbuuša (*Oncorhynchus gorboscha*), keta (*O. keta*), kisutš (*O. kisutch*), tšavõõtša (*O. tshawytscha*), nerka (*O. nerka*) ning Jaapani lõhed (*O. masou* ja *O. rhodurus*). Idalõhede levila ulatub mööda Vaikse ookeani rannikualasid Jaapanist Californiasse ja kaugemates osades Põhja-

Jäämereni. Aasiat ja Põhja-Ameerikat asustavad 5 liiki ning Aasia idaosas elab 2 endeemset kalaliiki *O. mauso* ja *O. rhodurus* (Nelson 1994).

Idalõhed on lõheliste sugukonda kuuluvad siirdekalad, kes toituvad Vaikse ookeani põhjaosas ning suguküpsuse saabudes rändavad Aasia ja Põhja-Ameerika magevetesse kudema. Sõltuvalt liigist saavad lõhed suguküpseks pärast üht kuni seitset meres veedetud aastat (Groot & Margolis 1991). Idalõhed koevad valdavalt sügisel, kuid on ka populatsioone, mille kudemisaeg on juulis või veebruaris (Quinn & Myers 2004). Kudemisrändel lõhed ei toitu, nende nahk värvub erksaks ning nad saavad selga pulmarüü. Kalad kõhnuvad, nende seljale kasvab küür ning suguhormoonide toimel lõhede lõualuud kõverduvad (Groot & Margolis 1991). Lõhed võivad ujuda tuhandeid kilomeetrid enne, kui jõuavad kudemiskohta. Ketal tuleb sihtkohta jõudmiseks liikuda rohkem kui 1000 kilomeetrit Amuuri jõge ülesvoolu (Quinn & Myers 2004).

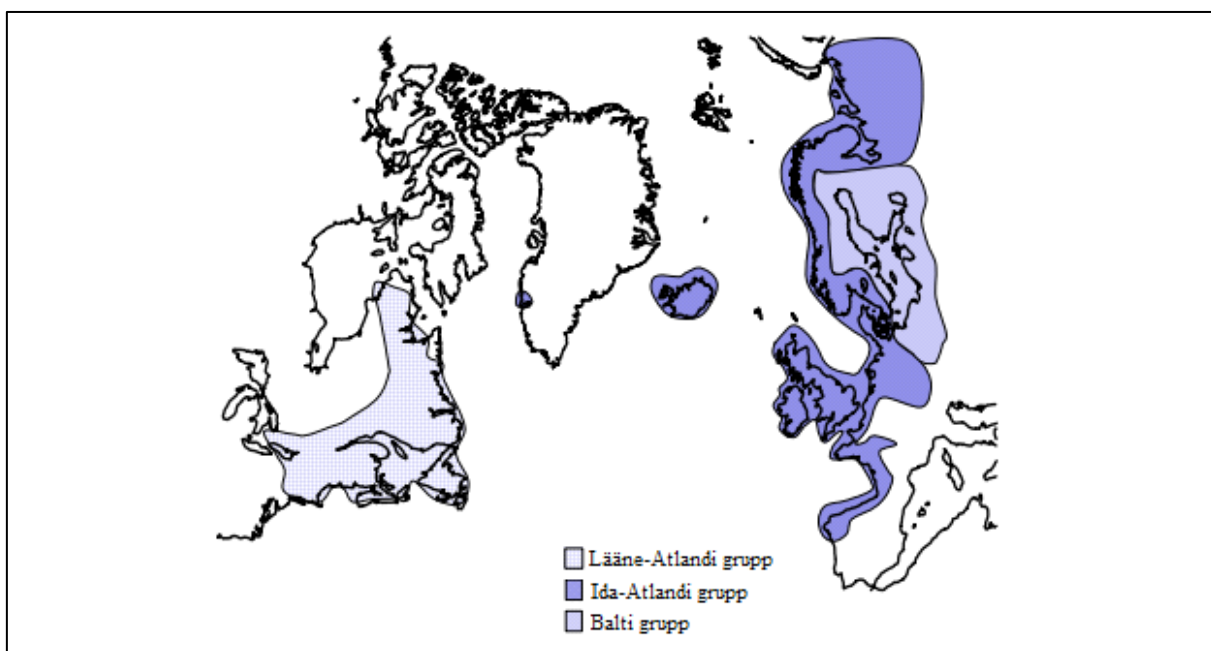
Idalõhed kasutavad küllaltki erinevaid kudemispaidu. Kasvult suurim idalõhe tšavõõtša koeb jõelõikudes, kus pesamaterjal sisaldas kive diameetriga kuni 256 mm. Väiksem lõheliik gorbuuša koeb rannikuäärsetes jõgedes või suuremate jõgede alamjooksul. Gorbuuša lõhed kasutavad väiksema suurusega kruusa ning kaevavad madalaid pesalohkuseid (Sear & DeVries 2008). Keta käib peamiselt kudemas rannikulähedastes väikestes jõgedes ja suurte jõgede alamjooksule suubuvates harudes. Keta koeb jõelõikudes väga arvukalt ning seetõttu võib muuta täielikult jõepõhja struktuuri (Peterson & Quinn 1996). Nerka käib sigimas järvedes või nendega ühenduses olevates ojades ja väiksemates jõgedes. Noorkalad elavad aasta või rohkem järvedes ning sobiva suuruse saavutamisel rändavad merre toituma. Kisuš koeb väikeste või suuremate jõgede ülemjooksul. Nad hõivavad kiirelt uusi kudemiskohti ning on pesa ehituse käigus võimelised paigast liigutama suhteliselt väikestes kogustes kruusa (Sear & DeVries 2008).

Pärast kudemist enamus perekonna *Oncorhynchus* esindajatest sureb. Kuna Vaikses ookeanis elavad idalõhed on väga toitainete- ja energiarikkad, on nad paljudele organismidele toiduallikaks. Lõhede abil liiguvad toitained mere ökosüsteemidest magevee omadesse ja on seega üheks muljetavaldavaks näiteks, kuidas loomad kontrollivad ökosüsteemide toitainete- ja energiavooge (Schindler *et al.* 2003).

2. Atlandi lõhe levila

Atlandi lõhe on laialdase levikualaga liik ning looduslikult esineb teda vaid põhjapoolkeral. Geneetilise ja geograafilise eraldatuse põhjal on Atlandi lõhe jaotunud kolme põhigruppi. Põhja-Ameerika jõgedes käib kudemas Lääne-Atlandi grupp, Ida-Atlandi lõhed kasutavad kudemiseks Lääne-Euroopa jõgesid ja Balti grupp suundub Läänemerre suubuvatesse jõgedesse kudema (Joonis 1) (Verspoor 2007; Verspoor *et al.* 2006).

Atlandi lõhe looduslik levila ulatub Atlandi ookeani länekaldal Ungava lahest kuni Connecticuti jõeni. Atlandi idakaldal küündib levikuala Põhja-Portugalist Barentsi merre ja Valgesse merre suubuvate jõgedeni, kaasates ka Läänemere. Põhjas ulatub kala levila Islandi ja Lõuna-Gröönimaani (MacCrimmon & Gots 1979).



Joonis 1. Atlandi lõhe looduslik levila ja jaotumine kolme põhigruppi (Verspoor *et al.* 2006).

Euroopas on paljud lõhepopulatsioonid ohustatud või hävinud. Jõgedes, mis kulgevad Portugali piirist Lõuna-Püreneedeni, on mitmed populatsioonid ohustatud elukoha kao, ülepüügi ning kliimamuutuse tõttu (Dumas & Prouzet 2003). Douru jões elanud lõhepopulatsioonid olid Euroopa kõige lõunapoolsemad, kuid on nüüdseks hävinenud (Jonsson & Jonsson 2011). Hispaanias on 29 jõge, kus Atlandi lõhe on välja surnud. Nüüdseks on Hispaanias vaid neli jõge, kus lõhe populatsioonid pole ohustatud. Samuti on

Prantsusmaal lõhe hävinenud enamikest ajaloolistest lõhejõgedest. Looduslik lõhe on välja surnud Belgias, Slovakkias, Tšehhis, Hollandis, Šveitsis ja Saksamaal ning praegu üritatakse Reini ja Maasi jõgedesse lõhe taasasustada. Lõhepopulatsioonid on hävimisohus ka Taanis, Soomes ja Balti riikides, vaid Šotimaal, Norras, Islandil ja Iirimaal on lõhevarud võrdlemisi heas seisukorras (WWF 2001).

Sarnaselt Euroopa levilale on ka paljud Põhja-Ameerika populatsioonid välja surnud. USA-s on märgatud Atlandi lõhe suurt arvukuse langust. 50-nest USA idakalda populatsioonist on alles jäänud kaheksa ning viimased on kriitilises seisukorras (Jonsson & Jonsson 2011). Kanada idaosas on looduslik levila vähenenud viimase kolmekümne aasta jooksul rohkem kui 75 % (WWF 2001). Siiski leidub Kanada kaugemates osades ka elujõuliseid populatsioone, millele on inimõju minimaalne (Jonsson & Jonsson 2011).

Lõhe looduslikku levikut piirab peamiselt veetemperatuur. Atlandi lõhe suudab elada veekogudes temperatuuriga 0–25°C. Teda on laialdaselt kasvatatud akvakultuurina üle maailma ja asustatud erinevatesse külmadesse vetesse. Tänu inimesele esineb Atlandi lõhe ka Vaikses ookeanis. Kala levila ulatub mööda Põhja- ja Lõuna-Ameerika läänekallast Tšiilist Alaskani. Seni teadaolevalt pole looduslikult sigivaid populatsioone neis piirkondades siiski välja kujunenud (Jonsson & Jonsson 2011).

Atlandi lõhe paikset vormi ehk järvelõhe leidub Euroopa suuremates järvedes nagu Onega, Laadoga, Saima ja Vänern (Kazakov 1992). Põhja-Ameerikas asustab lõhe paikne vorm mitmeid veekogusid nagu Ontario järve ja Ungava lahte. Lisaks järvelõhele leidub ka väheseid paikseid jõepopulatsioone (Jonsson & Jonsson 2011).

3. Kudemine

3.1. Kudemisränne

Lõhed naasevad sünnijõe suudme lähedastesse rannikuvetesse enamasti mitu kuud enne kudemist (Fleming 1996). Sünnijõe ülesleidmine on lõhedele iseäralik ning 97% kuni 99% lõhedest leiab üles õige jõe (Stabell 1984). Lõhe kudemisaeg on sügisel ja kestab oktoobrist detsembrini. Sigimisaeg erineb laiuskraaditi ja hakkab lõunapoolsetes asurkondades hiljem, kui põhjapoolsetes populatsioonides (Fleming 1996). Näiteks Lõuna-Euroopa lõhepopulatsioonide sigimisaeg võib kesta kuni märtsini (Heggberget 1988). Läänemere lõhed võtavad kudemisrände ette oktoobris-novembris (Karlsson & Karlstörn 1994). Kudemise õige aeg on oluline, kuna sellest sõltub embrüote arengu kiirus ning vastsete liiga varajane või hiline väljumine pesast võib põhjustada järglaskonna elujõulisuse languse (Einum & Fleming 2000).

Kudemisränne toimub siis, kui jõe vooluhulk on tavapärasest suurem (Crisp 1993). Näiteks, kasvas Imsa jõkke kudema suunduvate lõhede arv vooluhulga tõusuga (Jonsson *et al.* 1990). Jõkke sisenedes muutuvad keskkonnatingimused kalade jaoks drastiliselt. Kudema suunduv lõhe peab kohanema muutunud soolsusega ning aktiivselt ujuma, et hakkama saada muutunud veesügavusega ning jõe suurenenud vooluhulgaga (Bardonnnet & Baglinière 2000). Jõkke suundumise aega mõjutab oluliselt ka vee temperatuur. Madalam vee temperatuur põhjapoolsematel aladel põhjustab sealsete lõhede varasemat kudemisaega (Fleming 1996).

Ebasoodsate tingimuste korral võib ränne peatuda või hilisemaks lükkuda. Kõige enam on mõjutatud lõhed, mis koevad väikestes ojaes ja jõgedes. Kudemisaeg võib sõltuvalt populatsioonist kesta kaks kuud või kauem (Jonsson & Jonsson 2011) ning mõnel juhul isegi üle 10 nädala (Heggberget 1988). Suurtes jõgedes, kus keskkonnatingimused on varieeruvad, võib kudemine jõe eri osades toimuda erinevatel aegadel (Fleming 1996).

3.2. Sekundaarsed sootunnused

Lõhed saavad suguküpseks väga erinevates vanusevahemikes. Emaslõhed võivad saada suguküpseks alates teisest meresveedetud eluaastast, aga isastel on võimalik saavutada suguküpsus juba esimesel meresveedetud eluaastal. Kudemisrändel arenevad lõhedel välja

sekundaarsed sootunnused. Tänu füsioloogilistele ja morfoloogilistele muutustele on võimalik kahte sugu kudemise ajal eristada ja need muutused mõjutavad samuti lõhede paarilise valikut (Jonsson & Jonsson 2011).

Kudemisalale suunduvate kalade hõbedane soomuskate tumeneb, mille tõttu on neid jõgedes raskem märgata. Isaste lõhede kehavärv muutub pronksjast tumepruunini ning kehale ja peale tekivad punased ja tumedad täpid. Dominantsete isaste värvitoon on natuke heledam ja punakam. Emaslõhede pulmarüü ei ole nii väljapaistev, nende keha muutub hallikat tooni. Värvivahetus on oluline, kuna aitab lisaks varjevärvusele saata ka vastavaid paaritumissignaale (Jonsson & Jonsson 2011).

Lõhedel muutuvad suguküpsuse saabudes ka kolju ja hammaste kuju ning eriti hästi on seda näha isastel kaladel. Isaslõhel moodustub lõua otsa konksjas kõhrjätke ning lõug võib muutuda poolteist korda pikemaks, kui see oli enne. Suurematel lõhedel on konksjätke pikem kui väikesematel isenditel. See on lõhedele võitlusrelv, tänu millele on võimalik võidelda endale dominantne positsioon rühmas (Fleming 1996). Ühtlasi konksjätke tekkimisega kasvab ka isaslõhede suu suurus ning pea pikkus (Jonsson & Jonsson 2011). Pärast sigimisaja lõppu muutub kolju järk-järgult endisele kujule tagasi (Fleming 1996).

Koos sekundaarsete sootunnuste välja arenemisega sigimisaja saabudes suureneb ka lõhede rasvauim. Kudema asuvad emased eelistavad suurema rasvauimega isaseid (Järvi 1990). Siiski kahandavad isaste lõhede vahelised domineerimissuhted rasvauime tähtsust emaskalade jaoks paarilise valikul (Jonsson & Jonsson 2011).

3.3. Käitumine kudemisalal

Isas- ja emaslõhede käitumine on kudemisalal erinev. Isaslõhed ei osale pesaehituses, vaid otsivad ligipääsu kudema suunduvatele emaskaladele. Isased saavad jõgedesse emastest varem ja teevad jõgedes rändeid, uurides potentsiaalseid kudemiskohtasid. Seetõttu veedavad isased märgatavalt rohkem aega kudemisalal kui emaskalad. Kui emased on sigimisajal seitse kuni kümme päeva, siis isased võivad olla seal kuu või isegi kauem (Fleming 1996).

Isaslõhed muutuvad kudemisajal agressiivseks ja võitlevad üksteisega parimate pesakohtade pärast ning kaitsevad neid konkurentide eest. Tavaliselt ujuvad kalad kiirelt teineteise

poole, püüdes vastast hirmutada ning võimalusel hammustavad üksteist uimedest ja kehast. Võitlus kahe kala vahel leiab tõenäolisemalt aset siis, kui vastased on sama suured. Juhul, kui kalad on erineva suurusega, siis enamasti väiksem kala põgeneb selleks, et vältida vigastusi, mida võib tugevam isaslõhe talle tekitada (Fleming 1996).

Lähivõitluse vältimiseks kasutavad isaslõhed ka erinevaid võitlusrituaale. Näiteks, ujub välja sirutatud selja- ja pärakuuimega isaskala vastase poole. Samuti võivad kerkinud seljauimega isaslõhed kõrvuti ujuda mitu meetrit. Dominantsuse näitamiseks võib isaslõhe pea jõepõhjale langetada ja saba üles tõsta, nii et sabauim on veepinnalt nähtav (Fleming 1996). Dominantse positsiooni saamine on isaskaladele väga oluline, kuna dominantne isaskala võib kueda rohkem kui 100 korda samal ajal, kui halvema positsiooniga isane võib kueda palju vähem (Jonsson & Jonsson 2011).

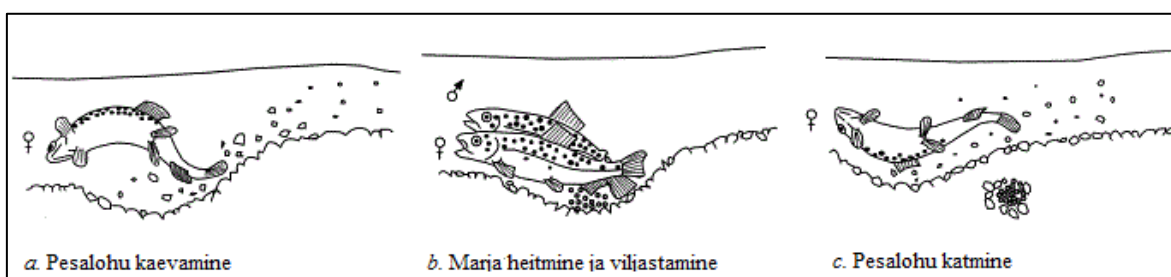
Kui emased saavad sünnijõgedesse, hakkavad nad kohe otsima sobivat kudemiskohta. Nad võivad uurida mitmeid erinevaid kohti jões, enne kui valivad sobiva kudemisala. Kudemisajal on ka emased lõhed üksteise suhtes agressiivsed ja kaitsevad valitud pesakohta oponentide eest (Fleming 1996). Tavaliselt suudab pesa ehitanud lõhe oma pesakohta vastaste eest kaitsta, kuid kaotuse korral aetakse emaskala sealt ära. Pesalohku ei võeta enam uuesti kasutusele ning tugevamaks osutunud emaskala ehitab uue pesa vana kõrvale (Crisp 1993).

3.4. Pesaehitus

Pesakühmu laius on tavaliselt 27 kuni 41 cm ja pikkus 32 kuni 54 cm (Ottaway *et al.* 1981). Pesa suurus kasvab kala suuruse kasvuga. Keskmine pesalohu sügavus on 15 kuni 25 cm. Pesalohu sügavus on populatsiooniti erinev ja on sõltuvuses emaskala suurusega. Mida suurem on kala, seda sügavam on kaevatud lohk. Näiteks Vosso jões olid põhilised pesalohu sügavused 27 ja 15 cm, kuid esines ka paari sentimeetriseid ja ka üle poole meetriseid pesalohkusi (Jonsson & Jonsson 2011).

Emased võivad kaevata mitu pesalohku ning kui kala leiab, et pesakoht on ebasobiv, siis ta hülgab selle ja kaevab uue lohu. Emaskala kudemine võib toimuda erinevates jõelõikudes. Kalad võivad liikuda rohkem kui 0,5 km eelmisest pesakohast kaugemale, et kaevata uus pesalohk. Tänu sellele väheneb risk, et kogu järglaskond hävitatakse mõne kahjuliku keskkonnatingimuse poolt (Fleming 1996).

Kui emaskala on leidnud kudemiseks sobiva koha, algab pesaehitus (Joonis 2). Esimeseks etapiks on pesalohu kaevamine. Emaslõhe keerab end küljega jõepõhja poole ja tõstab oma tugevate sabalöökidega jõe põhjast kivisid üles ja kaevab niiviisi pesalohu. Pesalohu kaevamine on energiamahukas ettevõtmine ning võib kesta paar tundi või isegi rohkem kui päev. Kui lohk on kaevatud, ujub isaskala emaskala küljele ja pärast marja heitmist isakala viljastab marja. Emaslõhe väljutab marja mitmes eri jaos. Kohe pärast viljastamist liigub emaslõhe natuke pesast ülesvoolu ja katab pesalohu liiva ning kruusaga. Ülesvoolu tekib kaevamisest uus pesalohk, kuhu emaskala saab taaskord marja heita. Pesaehitus toimub emaslõhe marjaterade otsa saamiseni (Fleming 1996; Soulsby *et al.* 2001).



Joonis 2. Lõhe pesaehituse etapid: (a) pesalohu kaevamine, (b) marja heitmine ja viljastamine, (c) pesalohu katmine (Soulsby *et al.* 2001).

Marjaterade hulk, mida koetakse, sõltub emaslõhe suurusest ning pesalohku koetava marja hulk väheneb iga järgneva kudemisega. Mida suurem on emaskala, seda rohkem marja tal on ja seda rohkem pesasid ta ehitab (Fleming 1996). Lõhe marjaterade hulk, mida ta sigimisajal heidab, on umbes 1600-1800 marjatera ühe kilogrammise isendi kohta (Bardonnat & Baglinière 2000). Marjaheitmisaeg võib kesta ühest päevast kuni nädalani. Pärast kudemist ei kaitse lõhed oma pesakohti, vaid lahkuvad koheselt. Selline käitumine suurendab võimalusi uuesti kueda ka järgmisel aastal. Kuna kudemine on väga energiakulukas protsess, siis enamik lõhesid sureb pärast sigimist (Fleming 1996).

3.5. Tingimused koelmutel

Sobiliku kudemispaiga ülesleidmine ja valimine on lõhedele sigimisedukuse seisukohast suure tähtsusega (Louchi *et al.* 2008). Koelmukoha valikut mõjutavad peamiselt jõe voluhulk, temperatuur, vee sügavus ning jõepõhja struktuur (Armstrong *et al.* 2003). Embrüote normaalseks arenguks on tähtis ka õige hapniku kontsentratsioon ning peenete

osakeste hulk pesakühmus (Chapman 1998).

Lõhed suunduvad sigima enamasti jõelõikudesse, mille kalle on alla 3 % (Mills 1989) ja aastane keskmine vooluhulk üle 1 m³/s (Jonsson *et al.* 1991). Kalad valivad kiirevoolulise liivase või kruusase põhjaga jõe osad, kus vesi on suhteliselt madal. Kudemise ajal on voolukiirus tavaliselt 0,35 kuni 0,80 m/s ja veesügavus 17-76 cm (Jonsson & Jonsson 2011).

Girnock Burni uurimustöös leiti, et keskmine veesügavus oli 0,248 m ja voolukiirus 0,536 m/s (Moir *et al.* 1998). Dee jões oli sügavuseks 0,12 kuni 0,66 m ning voolukiirused 0,22 kuni 1,29 m/s (Moir *et al.* 2002). Mõõtmised Dee jões näitasid, et sügavamates kudemiskohtades on ka suurem voolukiirus (Sear & DeVries 2008). Crisp ja Carling (1989) leidsid, et madalaim voolukiirus, mida lõhed kudemiseks kasutavad, on 0,15–0,20 m/s ning suurim voolukiirus on umbes kaks emaskala kehapikkust sekundi kohta. Lõhed ei koe tavaliselt jõelõikudes, kus veesügavus on madalam kui 1/5 kala kehapikkusest (Crisp 1993). Näiteks, kõige väikseim sügavus, kus Atlandi lõhe Kanada jõgedes kudes, oli 0,17 m (Beland *et al.* 1982). Dee jõe uurimistöö tulemustest saab järeldada, et maksimaalset veesügavust on võimalik määrata kaudselt, kasutades suhet voolukiiruse, sügavuse ning sobiva pesamaterjali olemasolu vahel (Sear & DeVries 2008).

Lõhed eelistavad kudedes jõelõikudes, kus jõepõhjas on segi erineva suurusega pesaehituseks sobivat materjali. Kalad ei koe ühtlase kruusafraktsiooniga jõelõikudes (Jonsson & Jonsson 2011). Tavaliselt koosneb pesamaterjal jämedakoelisemast (22–256 mm) ja väiksema suurusega (2–22 mm) kruusast ning peenetest osakestest (< 2 mm) (Hendry & Cragg-Hine 1997, viidatud Hendry & Cragg-Hine 2003 vahendusel). Näiteks, Dee jões kasutasid lõhed kruusafraktsiooni diameetriga 16,8–37,8 mm (Moir *et al.* 2002).

DeVriese (1997) arvates on koelmukoha valimisel kõige olulisem sobiva pesamaterjali olemasolu. Crispi (1993) väitel on kivide suurus ideaalses pesamaterjalis 20–30 mm ning peenikeste osakeste osakaal on väiksem kui 15 %. Moir *et al.* (1998) leidis, et lõhed kasutasid kive, mille diameeter oli keskmiselt 20,7 mm, ning pesamaterjali, mis sisaldas peeneid osakesi 5,4 %.

Keskmine kivikeste suurus, mida lõhe saab pesalohu kaevamisel paigast liigutada, on umbes 10 % tema enda keha suurusest (Armstrong *et al.* 2003). Seega mida suurem on emaslõhe, seda suuremaid kive jaksab ta paigast tõsta. Tänu sellele koevad suured emased

suuremate kivide ja kiirema vooluga kohtades (Kondolf *et al.* 1993) kui väiksemad kalad ning asetavad oma marjaterad sügavamale põhjasubstraati (Fleming 1996). Näiteks 20 cm suurune kala saab kasutada kuni 15 mm diameetriga kruusa samas, kui 70 cm suurune lõhe on suuteline kudema kuni 40 mm diameetriga kruusafraktsioonis (Crisp 1996). Louchi *et al.* (2008) uurimistöö näitas, et suuremates jõgedes eelistavad lõhed ehitada pesa sügavamatesse (30–55 cm) ja jämedakoelisema kruusafraktsiooniga (32–128 mm) jõelõikudesse. Väiksemates jõgedes eelistavad lõhed natuke väiksema osakeste suurusega (16–32 mm) pesamaterjali ning koevad madalamates (10–30 cm) jõelõikudes.

Tähtis on ka peenikeste osakeste osakaal pesamaterjalis. Peenikesed osakesed on diameetriga alla 1 või 2 mm (Crisp 1996). Pesamaterjal, mis sisaldab üle 8 % peenikest liiva või üle 15% muud peeneosalist materjali, on halva kvaliteediga. Peenikeste osakeste hulk peab olema väike, kuna suure sisalduse juures väheneb hapniku juurdepääs arenevatele embrüotele ning halvenev ainevahetusjääkide ärakanne pesakühmust põhjustab järglaskonna olulist ellujäävuse langust (O'Connor & Andrew 1998). Embrüote varajasi arenguetappe mõjutab kõige tugevamini savi ning setete osakaal. Saviosakesed võivad embrüo ümber tekitada vähese hapniku läbilaskvusega kihi ning sulgeda mikropoorid embrüo membraanis (Jonsson & Jonsson 2011). Samuti on tähendatud, et osakesed diameetriga 1 alla mm võivad moodustada pesakühmule kihi, mis takistab vastsete väljumist pesast (Kondolf 2000).

Sobilik vee temperatuur on kudemiseks piirkonniti erinev, kuid enamasti ei toimu see temperatuuridel alla 5 °C (Jonsson & Jonsson 2011). Embrüote arengu käigus alaneb hapniku kontsentratsioon pesakühmus tõusva veetemperatuuri tõttu ning sellepärast on vajalik piisav hapnikusisaldus jõevees (Louchi *et al.* 2008). Vähene kontsentratsioon võib põhjustada pärsitud kasvu, enneaegset koorumist ning muutusi vastsete morfoloogias (Crisp 1996). Arenevad kalaembrüod vajavad rohkem hapnikku kui äsja koetud marjaterad. Lõheembrüotel võib hapniku kontsentratsioon jõevees minimaalselt olla 7 mg/l, varajases arengujärgus embrüotel peab hapniku hulk vees olema vähemalt 0,8 mg/l (Louchi *et al.* 2008). Kõige suurem hapniku vajadus on koorumiseks valmistuvatel vastsetel (Crisp 1993).

4. Ohustatus

Tänapäeval on paljud Euroopa ja Põhja-Ameerika lõhejõed muutunud erinevatel põhjustel looduslikuks sigimiseks kõlbmatuks ning populatsioonid on neis jõgedes nõrgenenud või hävinenud. Lõhekarjade hävimise peamiseks põhjusteks on jõgede tõkestamine tammidega, reostus, ülepüük ning maaparandus (Jonsson & Jonsson 2011).

Lõhepopulatsioonide väljasuremise oluliseks põhjuseks on jõgede tõkestamine ning ümberkujundamine. Lõhejõgedele tammide ehitamine ja jõgede veerežiimi kohandamine halvendab veekvaliteeti ning takistab kalade rändeid. Samuti võib veevoolu reguleerimine muuta jõepõhja koostist ning rikkuda kaladele kudemiseks vajalikud tingimused (WWF 2001). Hüdroelektrijaamade tammid takistavad lõhede sigimisrännet ja merre laskuvate noorkalade ehk smoltide rännet. Jõgede tõkestamine tammidega on tekitanud ulatuslikku kahju Kanadas, Hispaanias, Taanis, Soomes, Prantsusmaal, Saksamaal ja Rootsis (MacCrimmon & Gots 1979). USA-s põhjustas tammide ehitamine kohalike populatsioonide hävimise Connecticuti jões (Moffitt 1982).

Teiseks probleemiks on maaparanduse eesmärgil jõgede süvendamine ja sirgendamine ning valgala kuivendamine kraavide abil. Selle tulemusel muutub jõgede hüdroloogiline režiim lõhele ebasoodsamaks. Maaparandustööde tulemusel kujuneb kevadine suurveeperiood lühemaks ning maksimum vooluhulgad on suuremad, madalvee perioodid kujunevad seevastu pikemateks ja miinimum vooluhulgad väiksemaks. Jõesängi süvendamisel ja sirgendamisel eemaldatakse jõepõhjast ka kudemiseks sobivat kruusa ning suureneb peente setete hulk vees. Tulemuseks on suurenenud vooluhulk ning setete kandumine allavoolu jõe madalamatesse osadesse, mille tagajärjel kaovad kudemiseks sobilikud jõelõigud. Suurenenud settekoormus halvendab omakorda alles jäänud koelmute kvaliteeti (WWF 2001).

Kolmas looduslikku sigimist piirav tegur on halvenenud veekvaliteet. Jõgede saastumist põhjustavad olme-, põllumajandus- ja tööstusjäätmed. Väetised, mida kasutatakse metsanduses ja põllunduses, soodustavad veetaimestiku kasvu ning lõhejõed võivad muutuda kudemiseks kõlbmatuks (WWF 2001). Happereostus on suureks probleemiks Põhja-Euroopas ja Põhja-Ameerikas (Parrish *et al.* 1998). Madal pH veekogudes põhjustab raskmetallide vabanemist pinnasest. Eriti tundlik on pH suhtes alumiinium ning vees lahustunult on see lõhe noortjärkudele mürgine. Lõhe embrüod ei ole võimelised kooruma,

kui vee pH on väiksem kui 4,5 (Crisp 1993). Merre laskuvatele smoltidele on anorgaaniline alumiinium ka madalates kontsentratsioonides ülimürgine ja tekitab soolasesse merevette jõudnud kaladel füsioloogilisi häiringuid ning surma. Eriti ohustatud on Norra, Rootsi ja Kanada populatsioonid, mille jõgedel puudub looduslik puhverdaja lubjakivi (WWF 2001). Norras suri eelmisel sajandil madala pH tõttu välja 25 lõhepopulatsiooni (Hesthagen & Hansen 1991).

Lõhe arvukust piirab oluliselt ka ülepüük. Kõrgelt hinnatud liha tõttu on püügisurve lõhepopulatsioonidele suur ning teda püütakse tihti ebaseaduslikult. Jõgedesse kudema saabuvate lõhede röövpüügi tõttu võib jõgede noorkalade arvukus suuresti väheneda. Kuni 19-nda sajandi lõpuni moodustasid põhilise osa Läänemeres püütud lõhesaagist kudekalad. Suure püügisurve tõttu kahanesis lõhevarud märgtavalt (Karlsson & Karlstörn 1994). Tänapäeval on Läänemere püügisurve võrreldes varasemaga väiksem, kuid avamerel on see endiselt suur (Kesler *et al.* 2013).

4.1. Lõhepopulatsioonide taastamine

Lõhejõgede olukorra parandamiseks on pakutud välja erinevaid võimalusi. Kalavarude säilitamiseks saab rakendada püügipiiranguid ning tammide kahjulikku mõju on võimalik vähendada kalapääsude rajamise abil (WWF 2001). Happereostust on üritatud ohjeldada lisades jõgedesse purustatud lubjakivi. Sellise meetodi kasutamine on parandanud kudemispaikade olukorda ja noorte lõhede ellujäävust happelistes jõgedes (Clair & Hindar 2005). Lõhevarusid püütakse suurendada noorkalade asustamisega jõgedesse ning kude- ja elupaikade taastamisega (Jonsson & Jonsson 2011).

4.1.1. Kude- ja elupaikade taastamine

Lõhe kude- ja elupaikade kvaliteedi halvenemine ning hävimine on tõsine probleem Euroopas ja Põhja-Ameerikas. Lõhejõgede taastamiseks on rakendatud mitmeid mooduseid. Koelmuala laiendamiseks on jõgedesse viidud uut pesamaterjali. Kruusafraktsiooni kvaliteedi parandamiseks on püütud peenikesi osakesi pesamaterjalist eemaldada. Samuti on jõgedele ehitatud erinevaid struktuure, mis kaitsevad kruusa

allavoolu kandumise eest, ning spetsiaalseid kudemiseks mõeldud kanaleid (Sear & DeVries 2008).

Kudesubstraadi peenikeste osakeste sisaldust on püütud vähendada settelõksude abil. Winconsini jõgedele, mille põhi sisaldas palju liiva ja setteid, ehitati settelõksud, et taastada forelli sigimisaala. Allavoolu settelõksusid loodi ka uusi koelmuid. Siiski ei tõusnud noorkalade arvukus jões. Põhjuseks võis olla see, et jõepõhi sisaldas looduslikult palju setteid ning liiva ning seetõttu ei paranenud pesamaterjali kvaliteet. Selleks, et settelõksude loomine oleks edukas, tuleks neid ehitada jõgedele, mille põhi koosneb põhiliselt kruusast, kuid kus inimtegevuse tagajärjel on peenikeste osakeste osakaal suurenenud (Avery 1996).

Jõepõhja saab puhastada setetest ja liivast ka mehaaniliselt (Sear & DeVries 2008). Siegi jões puhastati kolmes jõelõiguses koelmuala kogupindalaga 150 m². Alla 2 mm suuruseid osakesi eemaldati põhjasubstraadist 50 cm sügavuseni. Peenete osakeste hulk pesamaterjalis suudeti viia alla 0,2 %. Tänu puhastustöödele suurenes lõheembrüotele kättesaadava hapniku kontsentratsioon pesamaterjalis. Siiski kasvas peenete osakeste hulk põhjasubstraadis endisele tasemele (Meyer *et al.* 2008). Sear ja DeVries (2008) väitsid, et pesamaterjali puhastamine on otstarbekas ainult sellisel juhul, kui jõepõhjas leidub piisaval hulgal jämedakoelisemat substraati ning setete ja liiva transport jões on väike.

Spetsiaalsete kanalite ehitamine lõhejõgedele aitab parandada sigimistingimusi jõgedes, kus koelmuala on piiratud. Mõned kudekanalid on edukalt toimunud üle kümne aasta samas, kui mitmetel kudekanalitel on probleeme veekvaliteedi, kudesubstraadi ja kudejate arvuga (Sear & DeVries 2008). Näiteks Horsefy jõe ehitati kudekanal, mille vooluhulka oli võimalik kontrollida. Kanal oli konstrueeritud nii, et kudema suunduvad lõhed olid sunnitud kanalit kasutama. Koelmuala puuduseks oli setete kandumine pesamaterjali, mistõttu tuli kanali kruusafraktsiooni mehhaaniliselt puhastada (Petticrew & Albers 2010).

Uue pesamaterjali viimine jõgedesse on edukas moodus, kuidas taastada kudemiskohtasid. Lõhilaste koelmukoha valikul on tähtsad mitmed aspektid, mida tuleks taastamistöodel arvesse võtta (Jonsson & Jonsson 2011). Näiteks vikerforelli (*Oncorhynchus mykiss*) pesakühmade tihedust mõjutavad sobiva pesamaterjali hulk, jõe sügavus ja kruusafraktsioonide suurus (Orcutt *et al.* 1968).

Idalõhede sigimisaladel on andnud uue kruusafraktsiooni jõkke viimine mitmete projektide puhul positiivseid tulemusi. Kanadas Mokelumne jõkke viidi 976 m³ pesamaterjali (25-150 mm) tänu millele muutus vooluhulk, kruusa püsivus jõepõhjas, jõevee hapniku kontsentratsioon ja temperatuur ning samuti vähenes kudemiskoha sügavus. Pärast kahte kuud taastamistõid kudes tšavõõtša uutes jõelõikudes ning märgati, et lõheembrüote ellujäävus suurenes (Merz *et al.* 2004).

California jõe Stanislause sigimisala olukorda püüti samuti parandada uue kudesubstraadi jõkke viimisega. Kaheksateistkümnesse erinevasse jõelõiku lasti ligi 11 tonni kruusa. Kaks aastat pärast taastamistõid märgati, et tšavõõtša embrüote ellujäävus suurenes. Siiski ei kujunenud projekt nii edukaks kui loodeti, kuna vooluhulga muutuste tõttu kandus osa kruusa kudekohast allavoolu (CMC 2009; Sear & DeVries 2008).

Oregonis viidi Alsea lisajõe sigimisalale jämedakoelist kruusafraktsiooni, et parandada kisutši kude- ja elupaikade tingimusi. Pesamaterjali kaitseks paigutati jõkke ka kivirahnud. Tänu uuele koelmualale kasvas kisutši kudekalade arvukus umbes 2,5 korda. Jõkke ehitatud struktuurid püsisid kuni 10 aastat ning uut kudesubstraati jões kasutasid ka teised lõhilased (House 1996).

Sobiliku kudematerjali kasutamine on samuti forellijõgede olukorda parandanud. Põhja-Rootsi jõe taastamisel kasutati meriforelli (*Salmo trutta*) sigimisala taastamisel kahte erinevat meetodikat. Ühte jõelõiku paiguati kive diameetriga 40–70 cm ning teisse koelmu viidi nii suuremaid kive kui ka väiksema suurusega kruusafraktsiooni. Taastamistööde tulemusena suurenes meriforelli noorjärke asustustihedus märkimisväärselt uue pesamaterjaliga jõelõigis samas kui jõelõigis, kuhu viidi ainult suuremaid kive, noorkalade arvukus ei kasvanud (Palm *et al.* 2007).

Sarnaselt eelpool mainitud projektidele on ka Atlandi lõhe puhul pesamaterjali viimist sigimisalale edukalt rakendatud. Näiteks Iirimaa lõhejõe Grange 4,39 km pikkuse jõelõigu kaldad taastati ning jõkke lisati uut kudesubstraati. Tänu taastamistöödele kasvas Atlandi lõhe noorjärke arvukus jões kaks korda (Hendry *et al.* 2003).

Kude- ja elupaikade taastamisel tuleks silmas pidada, et projekti õnnestumiseks on vajalikud küllaldased teadmised lõhede kruusafraktsiooni eelistusest. Pesamaterjali hindamine on tähtis, kuna kudemiseks sobimatu pesamaterjal piirab oluliselt sigimisedukust. Vale suurusega kruusa kasutamine võib taastamistööde edukust vähendada

(Louchi *et al.* 2008). Viide Norra jõkke lisati uut kudesubstraati ning pärast uue pesamaterjali lisamist jälgiti uusi koelmukohti kaks kuni viis aastat. Matreelva jõkke lisati kruusafraktsiooni suurusega 64–124 mm. Selgus, et pesamaterjal oli kudemiseks liiga jämedakoeline ning probleemi lahendamiseks lisati jõkke 16–64 mm kruusa. Tänu lõhedele kohasema pesamaterjalile suurenes koelmukohas pesakühmude arv. Mitmes jões kandus uus pesamaterjal osaliselt või tervenisti suurenenud vooluhulga tõttu allajõge. Siiski käis lõhe kudemas enamikes uutes koelmukohtades ning lõheembrüote ellujäävus oli üle 80% (Barlaup *et al.* 2008).

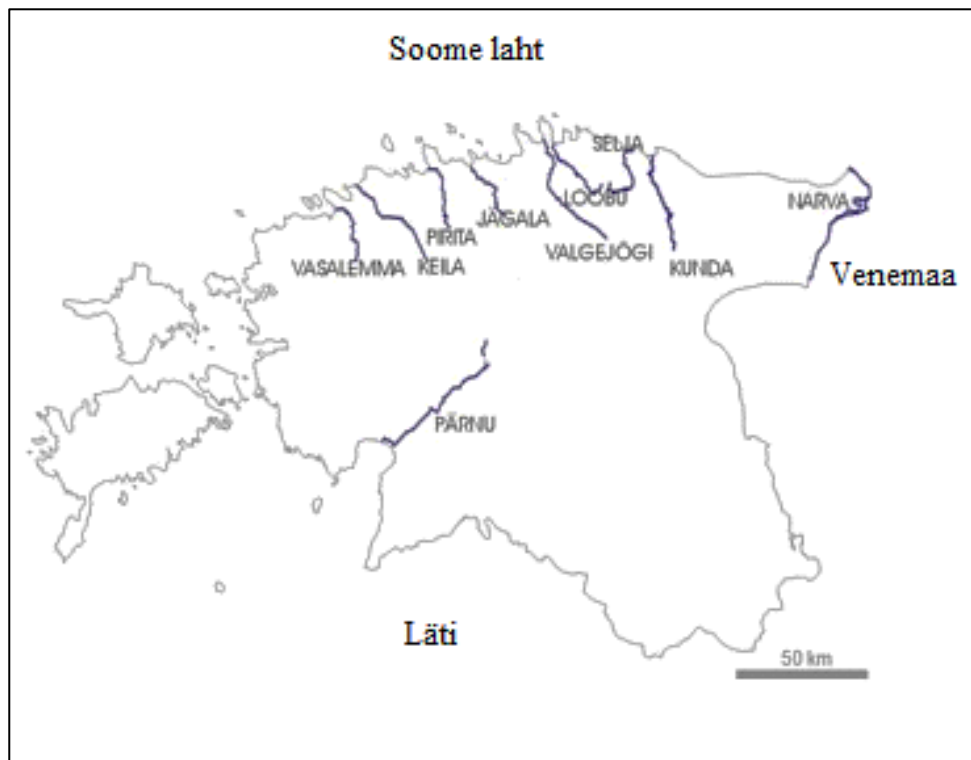
Kondolf *et al.* (1996) rõhutas, et taastamisprojektide koostamise käigus tuleb arvestada jõe geoloogiliste ja hüdrooloogiliste eripäradega. Paljudel projektidel võib positiivne mõju jääda lühiajaliseks, kuna vale voolukiiruse korral võib kruus mudastuda ning vooluhulga suurenemisel võib jõkke viidud pesamaterjal kanduda allavoolu (Sear & DeVries 2008).

Põhja-Carolina jõkke Cheoah viidi nelja erineva vooluhulgaga jõelõiku uut kudesubstraati (10–50 mm). Suurvee tõttu kandus uus kruusafraktsioon kõikides jõelõikudes allavoolu. Taastamistöodel ei arvestatud, et küllaltki suure languga kiirevoolulises jões ei pruugi uus pesamaterjal ilma täiendavate meetmeteta koelmukohas püsida (McManamay *et al.* 2010). Seetõttu on otstarbeks taastada stabiilse vooluhulgaga jõgesid või aeg-ajalt lisada koelmukohtadesse uut kruusafraktsiooni (Sear & DeVries 2008). McManamay *et al.* (2010) järeltas Cheoah uurimistöö põhjal, et peente osakeste lisamine pesamaterjali vähendaks kruusa ärakannet ning piiratud kudesubstraadi koguse korral on otstarbekam luua pigem vähem koelmukohti rohkema kruusaga kui vastupidi.

Uuringuid, mis hindavad koelmute rajamise tõhusust pikema aja jooksul, on vähe. Enamus neist on lühiajalised ja on kestnud tavaliselt kaks kuni viis aastat. Projektide tõhusust hinnatakse enamjaolt selle põhjal, kas lõhed käivad taastatud jõelõikudes kudemas. Uuringutes tihti ei arvestata jõe looduslike koelmualade rolli noorkalade arvukuse muutumises ning seetõttu võidakse taastustööde mõju lõhepopulatsioonidele valesti hinnata (Sear & DeVries 2008).

5. Eesti lõhejõed

Eestis on lõhele kudemiseks sobilikke jõgesid vähe. Läänemere looduslik lõhe käis ajalooliselt Eestis kudemas Narva, Purtse, Kunda, Selja, Loobu, Valgejõgi, Jägala, Pirita, Vääna, Keila, Vasalemma ja Pärnu jões (Nuum & Kangur 2006). 1990. aastate alguseks oli üheteistkümnest lõhe populatsioonist kuus praktiliselt hävinenud. Praeguseks on looduslikud populatsioonid välja surnud Narva ja Jägala jõest. Narva jões on lõhe veel alles tänu kalakasvanduste poolt asustatud kaladele, kuid looduslikku kudemist jões ei toimu (Paaver *et al.* 2003). Elujõulisi iseuuenevaid lõhevarusid leidub veel Kunda, Loobu, Keila, Vasalemma ja Pärnu jões. Lõhepopulatsioonid Pirita, Vääna, Selja ja Valgejões on väga nõrgad (Paaver *et al.* 2003; Kesler *et al.* 2013). 2005. aastal täheldati, et lõhe on naasnud kudema Purtse jõkke (Kesler *et al.* 2011). Eesti lõhejõed on kujutatud Joonisel 2.



Joonis 2. Eesti lõhejõed (Paaver *et al.* 2003). Pildilt puuduvad Purtse jõgi, kuhu lõhe on nüüdseks naasnud kudema, ning Vääna jõgi.

5.1. Looduslike smoltide arvukus ja tootlikkus lõhejõgedes

Lõhesmoltide arvukus on enamikes jõgedes potentsiaalsest tunduvalt madalam. Näiteks, 2013. aasta aruande järgi oli merre laskuvate noorkalade osa võimalikust arvukusest Jägala, Pirita, Vääna ning Pärnu jões alla 5 %. Ainult Kunda jões oli loodusliku lõhe laskujate osa potentsiaalsest 97 %. 2013. aasta kõigi lõhejõgede smoltide arvukus potentsiaalsest laskujate hulgast oli 16 % (8850 smolti), samas kui 2012. aastal oli see 29 % (15 700 smolti), 2011. aastal 22% (12 100 smolti) ning 2010. aastal 60% (32 700 smolti) (Kesler *et al.* 2013).

Eesti lõhejõed on väikesed ja kudemisala on neis piiratud. Siiski arvatakse, et lõhedele sobilike sigimistingimuste loomisel võib noorkalade arvukus Eesti jõgedes märkimisväärselt tõusta. Keskkonnatingimuste paranemisel võiks Eesti lõhejõgede laskujate võimalik produktiivsus olla hinnanguliselt 50–60 000 ning kalapääsude rajamisel Kunda ja Valgejõe suureneks see arv veel 33 000 võrra (Kesler *et al.* 2013).

5.2. Kude- ja elupaikade kirjeldused

5.2.1. Jägala jõgi

Lõhe 1,5–2 ha suurune kehva kvaliteediga sigimisala jääb Linnamäe tammist allavoolu. Veereostuse tagajärjel loodusliku lõhe sigimine Jägala jões lakkas ning alles 1999. aastal leiti jõest taas loodulikke noorkalu. Lõhe asustustihedus jões järk-järgult suurenes, kuid 2002. aastal kattus kogu kudemiseks sobiv ala muda alla. Kudemisala seisukord paranes ning muda kandus allavoolu. Siiski noorkalade arvukus langes ning mõnel aastal ei tabatud ühtegi lõhe noorjärku. 2011. aastal koelmualade kvaliteet taaskord halvenes setete kihi alla mattumise tõttu. 2012. aasta püügiandmed näitavad, et noorkalade arvukus jões on siiski suurenenud (Kesler *et al.* 2013).

5.2.2. Keila jõgi

Peamiseks rändetõkkeks Keila jõel on Keila-Joa kosk. Koskest allavoolu on kudemisala, mille suurus on umbes 3,5 ha (Kangur & Wahlberg 2001). Jõepõhi koosneb põhiliselt kruusast ja suurematest kividest (Nuum & Kangur 2006). Keila-Joa koskest ülesvoolu on

jõe vooluhulk lõhedele kudemiseks liiga aeglane (Kangur & Wahlberg 2001).

Keila jõe veekvaliteet on väga halb. Näiteks 2003. aasta lõhepõlvkond praktiliselt puudus tõenäoliselt reostuse tagajärjel tekkinud hapnikudefitsiidi tõttu. Vaatamata halvale veekvaliteedile, on noorjarkude asustustihedus viimase aastakümne jooksul tõusnud (Kesler *et al.* 2013).

5.2.3. Kunda jõgi

Kunda jõel takistavad lõhede rännet kolm paisu. Esimene asub 2 km, teine 2,5 km ja kolmas 5 km jõesuudmest (Kangur & Wahlberg 2001). Esimesest paisust 1 km allavoolu on 1,9 ha suurune maa-ala, mis on sobilik lõhilaste kudemiseks ja noorkalade kasvuks (Kesler *et al.* 2013). Jõepõhi koosneb seal valdavalt kruusast ja suurematest kividest. Esimese ja teise paisu vahele jääb 0,15 ha kudemisala, mis on esimesest kvaliteedilt veidi halvem. Kolmas koelmukoht, mis jääb teise ja kolmanda rändetakistuse vahele, katab 3 ha suuruse ala. Jõepõhi koosneb seal kividest, kruusast ja liivast. Sobilikke kude- ja elupaikasid leidub ka jõe kaugemates osades (Kangur & Wahlberg 2001).

Kunda jõgi kuulub veekvaliteedi alusel heasse klassi (Nuum & Kangur 2006). Jões on säilinud algupärane lõhepopulatsioon ning Põlula Kalakasvatusteskeskus asustab Soome lahe jõgedesse Kunda jõe päritolu noorkalu. Võrreldes teiste Eesti lõhejõgedega on sigimisedukus Kunda jões olnud kõige stabiilsem (Kesler *et al.* 2013). Noorkalade arvukuse suurendamiseks tuleks ehitada kalapääsusi ning alumise jõelõigu produktiivsust suurendaks sobiva kudesubstraadi jõkke paigutamine (Kangur & Wahlberg 2001).

5.2.4. Loobu jõgi

Esimeseks tõkkeks jõel on suudmest 10 km kaugusel asuv Joaveski pais. Peamised kude- ja elupaigad asuvad 1,5 kuni 5 km suudmest ning kudemisala suurus on 10 ha. Enne Joaveski paisu on umbes 1 ha suurune koelmu- ja kasvuala, kus jõepõhi koosneb põhiliselt suurematest kividest ning lubjakivi plaatidest. Kudemiseks hea koostisega jõepõhja on seal vaid 200–250 m². Samuti asub enne Adavere paisu 0,6 ha suurune hea kvaliteediga koelmusala (Kangur & Wahlberg 2001; Kesler *et al.* 2013).

Jões on sigimisedukus aastati erinev. Alates 2002. aastast asustatakse lõhe noorkalu regulaarselt Loobu jõkke (Nuum & Kangur 2006). Tänu vihmarohketele aastatele on veevaeses Loobu jões olnud sigimistingimused head ning seetõttu on looduslike noorkalade arvukus olnud aastatel 2008–2010 ja 2012 tavapärasest tunduvalt suurem (Kesler *et al.* 2013). Kudemisala olukord on rahuldav. Siiski on kudekalade arv väike, mistõttu on ka smoltide arvukus jões potentsiaalsest madalam (Kangur & Wahlberg 2001).

5.2.5. Narva jõgi

Narva jõgi oli suurim ja tähtsaim lõhejõgi Eestis. 1957. aastal ehitati jõe paremale kaldale hüdroelektrijaam, mille tõttu jaamast ülesvoolu jäävad koelmukohad jäid kuivaks ning lõhe kudemine katkes (Nuum & Kangur 2006). Narva jõe lõhed ei ehitanud jõepõhja pesakühmu, vaid kudesid paekivipragudesse (Privolnev 1962, viidatud Nuum & Kangur 2006 vahendusel). Tänapäeval leidub Narva jões veel lõhe ainult tänu noorkalade jõkke asustamisele (Nuum & Kangur 2006).

5.2.6. Pirita jõgi

Pirita jõel on lõhedele esimeseks kudemisrände takistuseks Vaskjala pais, mis asub jõe suudmest 24 km ülesvoolu (Kangur & Wahlberg 2001). Allpool Vaskjala paisu on umbes 10 ha kudemiseks sobilikke kärestikke (Kesler *et al.* 2013). Kalade rännet takistavad ka Kose ja Paunküla paisud. Jõelang on Pirita jõel suhteliselt väike. Ainult jõe esimesel 16 kilomeetril on lang 2 m/km, jõe kaugemates osades on lang umbes 0,4 m/km (Kangur & Wahlberg 2001).

Pirita jõgi kuulub veereostuse alusel halba klassi (Nuum & Kangur 2006). Suur osa Pirita jõe veest kasutatakse Tallinna varustamiseks joogiveega, mistõttu on jõe vooluhulk väike. 1970. aastal lõhe kudemine peaaegu lakkas Vaskjala paisu ehituse tõttu. Üheksakümnendatel oli lõhe asustustihedus peamistel kudealadel väga väike, kuid nüüdseks on noorkalade hulk Pirita jões tunduvalt suurem. Näiteks 2005. ja 2009. aastal oli noorjärkude arvukus rekordiliselt kõrge (Kesler *et al.* 2013). Smolditoodang suureneks Pirita jõel märgatavalt, kui jõe veekvaliteet paraneks ja vooluhulk suureneks (Nuum & Kangur 2006).

5.2.7. Purtse jõgi

Esimene rändetakistus asub 4,9 km kaugusel jõe suudmest. Paisust allavoolu on umbes 7,6 ha lõhedele sobilikku kude- ja elupaiku (Kesler *et al.* 2011). Purtse jõgi oli Narva jõe järel tähtsusest teine lõhejõegi Eestis. 1920. aastate lõpul rajati Kiviõli õlitööstus, mille heitveed juhiti Purtse jõkke. 1990. aastate alguseni oli jõgi reostunud ja praktiliselt elutu, kuid jõe vee kvaliteet hakkas tasapisi parenema. 2005. aastal asustati Purtse jõkke 28 800 noorkala ning samal sügisel täheldati, et lõhe on naasnud Purtse jõkke kudema. 2006. aastal leiti jõest lõhe noorjärke. Loodusliku sigimise seisukohast on seni olnud kõige edukam 2012. aasta (Kesler *et al.* 2013).

5.2.8. Pärnu jõgi

Pärnu jõgi on ainus Liivi lahte suubuv lõhejõgi Eestis. Lõhede rändetõkkeks jõel on suudmest 14 km kaugusel paiknev Sindi pais. Lõhele praegu saadaval olevad kude- ja elupaigad, mis jäävad allapoole Sindi paisu, on kogupindalaga kuni 7 ha (Kesler *et al.* 2013). Alamjooksu koelmute kvaliteet on enamasti kehv, sest koelmuks olevat kruusa katavad kohati pehmed setted või liiv. Sindi paisust ülesvoolu on potentsiaalseid koelmuid üle 50 ha (Kangur & Wahlberg 2001).

Pärnu jõe vee kvaliteet on hea (Nuum & Kangur 2006). Smoltide hulk jões on siiski väga madal. Põhjuseks võib olla kudelõhede madal arvukus. Olukorra parandamiseks on paisule ehitatud kalatrepp, mida lõhed enamasti ei kasuta. Alamjooksu sigimistingimuste parandamiseks on koelmualade taimestikku niidetud ja jõkke viidud pesamaterjali, kuid positiivset mõju ei ole täheldatud. 2005. aastal loodi Sindi paisust allavoolu mõnesaja ruutmeetrine koelmu, aga kalad ei käinud seal sigimas (Kesler *et al.* 2013).

5.2.9. Selja jõgi

Selja jõel takistab kalade rännet Päide pais, mis asub 34 km kaugusel jõesuudmest. Siiski ei ole pais lõhilastele rändetakistuseks, kuid sellest ülesvoolu lõhele sobivat paljunemisala ei leidu. Kokku on hea kvaliteediga sigimisala umbes 11 ha (Kesler *et al.* 2013). Põhilised kudemisalad jäävad jõesuudmest 0,5–12 km kaugusele, millest enamus asub alamjooksul

sügaval orus. Veevool on enamjaolt kiire ning jõepõhi on kivine-kruusane (Kangur & Wahlberg 2001).

Looduslik lõhe on jõkke lastava reovee tõttu vähearvukas. 1990. aastateni lõhe Selja jões looduslikult ei siginud, kuid 1995. aastal leiti jõest taas samasuviseid noorkalu. Loodulikku järelkasvu ei leitud jõest ka aastatel 2002 kuni 2004. Alates 2008. aastast on noorkalade arvukus Selja jões olnud tunduvalt suurem võrreldes varasemate aastatega (Kesler *et al.* 2013).

Halva veekvaliteedi tõttu on 11 ha suurune sigimisala alakasutatud. Lõhesmoltide tootmine on mitmeid kordi väiksem, kuigi küllaltki suur kudemisala võimaldaks suuremat lõhe asustustihedust. Lõhevarude olukorda on püütud parandada noorkalade jõkke asustamisega (Kesler *et al.* 2013).

5.2.10. Valgejõgi

Valgejõel on lõhede peamiseks takistuseks Kotka pais (Kangur & Wahlberg 2001). Nõmmeveski hüdroelektrijaama tamm on alates 2010. alla lastud ja kalade ränne ei ole seal enam takistatud (Martin Kesler, avaldamata andmed). Nõmmeveskis asub veel 1,3 m kõrgune juga, kuid ajalooliselt on teada, et lõhe ja meriforell suutsid seda ületada. Enne Kotka paisu on kude- ja elupaiku 1,5 ha. Kudemisala jaotub 7 jõelõigu vahel. Jõelõik Kotka tammist Nõmmeveski hüdroelektrijaamani on valdavalt liivase või mudase põhjaga. Enne Nõmmeveski paisu on 1,2 ha suurune hea kvaliteediga sigimisala. Kaugemates jõelõikudes on kudemisalade pindala kokku umbes 12 ha (Kangur & Wahlberg 2001). Nõmmeveski paisu likvideerimise tulemusena on varasema paisjärve piirkonnas samuti taastunud kärestikuline jõelõik, kuid selle ala suurus ei ole teada (Martin Kesler, avaldamata andmed).

Inimtegevuse mõju pole jõel nii intensiivne kui teistel valgaladel, kuna Valgejõe alamjooksu piirkond jääb suures osas Lahemaa Rahvusparki piiridesse (Nuum & Kangur 2006). Siiski on reostus olnud Valgejões tõsine probleem ja aastatel 1976–1998 looduslik lõhe jões ei paljunenud. Nüüdseks on Valgejõe lõhepopulatsiooni olukord paranenud ning noorkalade arvukus järk-järgult tõusnud (Kesler *et al.* 2013). Lõhevarusid aitaks suurendada Kotka paisu lammutamine või kalapääsu ehitamine. Samuti võib osutada vajalikuks uute kudekohtade loomine (Nuum & Kangur 2006).

5.2.11. Vasalemma jõgi

Vasalemma jõel on põhiliseks takistuseks Vanaveski pais, mis asub 4,5 km kaugusel suudmest. Peamised koelmualad asuvad Vanaveski paisu alla ja Madise sillast allavoolu. Kogu sigimisala suurus Vasalemma jõel on umbes 2,4 ha (Kesler *et al.* 2013).

Noorkalade arvukus jões on aastati varieeruv ning smolditoodang potentsiaalsest väiksem. Näiteks 2003. ja 2004. aastal noorkalu Vasalemma jõest ei leitud, kuid 2009. ja 2010. aastal oli lõhe asustustihedus kõrge (Kesler *et al.* 2013). Vanaveski paisust ülesvoolu leidub jõelõikusid, mis sobiksid lõhe koelmukohtadeks. Kui parandada Vanaveski paisu kalapääs, võiks noorkalade hulk jões oluliselt suurenedada (Kangur & Wahlberg 2001).

5.2.12. Vääna jõgi

Peamiseks rändetõkkeks jõel on Vahiküla paeastang (Nuum & Kangur 2006). Vääna jõgi on väikese vooluhulgaga, mistõttu lõhe käib seal kudemas ainult veerikastel aastatel. Sobilike koelmute pindala jões on väike, umbes 2 ha. Kiirevoolulised ja kivise-kruusese põhjaga kude- ja elupaigad asuvad Vääna-Jõesuu maantee silla ja Vääna vahelisel jõelõigul (Kesler *et al.* 2013).

Lõhe asustustihedus Vääna jões on madal. 1999.–2005. aastal asustati Vääna jõkke lõhesmolte. 2003.–2004. aastal lõhe looduslikku järelkasvu jões ei esinenud, kuid 2006., 2008. ja 2009. aastal oli samasuvine lõhe põlvkond suhteliselt arvukas. Hilisematel aastatel ei täheldatud lõhe kudemist Vääna jões ning lõhe noorjärke 2012. aastani praktiliselt ei leidunud (Kesler *et al.* 2013).

Lõhepopulatsiooni kehv olukord on tingitud eelpool mainitud jõe veerežiimi omapärast ning väga halvast vee kvaliteedist. Jõevee kvaliteet halvenes veelgi 2012 aasta juulis, kui heitveepumba avarii tõttu sattus Vääna ja Pääsküla jõkke suures koguses reovett, mille tagajärjeks oli massiline kalade suremine (Kesler *et al.* 2013). Lõhe arvukust jões aitaks tõsta jõe vooluhulga suurendamine, vee kvaliteedi parandamine, röövpüügi ohjeldamine ning uue pesamaterjali lisamine jõkke (Nuum & Kangur 2006).

Kokkuvõte

Käesoleva töö eesmärkideks on anda ülevaade Atlandi lõhe sigimisbioloogiast ja kirjeldada lõhe kude- ja elupaikadega seotud probleeme. Käsitlust leiavad lõhepopulatsioonide taastamise võimalused ning samuti antakse ülevaade Eesti lõhejõgede olukorrast ja nende iseärasustest.

Atlandi lõhe on siirdekala ning sigimisaja saabudes võtab ta ette kudemisrände. Suguküpsuse saabudes arenevad lõhel välja sekundaarsed sootunnused. Koelmukohta jõudes valib emaslõhe välja sobiva kudesubstraadiga jõelõigu. Emaskala kaevab jõepõhja pesalohud, kuhu ta asetab oma marja. Isaslõhe viljastab marja ning emaskala katab selle kruusaga. Pesakühmus arenevast marjast saab alguse uus järglaskond.

Koelmukoha valikut mõjutavaid tegureid on palju uuritud. Analüüsitud kirjanduse põhjal mõjutasid lõhe koelmukoha valikut pesamaterjali koostis, jõe sügavus, vooluhulk ja temperatuur. Selleks, et lõhepopulatsioonid püsiks elujõulistena, on oluline kudejõgedes säilitada lõhedele vajalikud tingimused.

Looduslikud lõhepopulatsioonid on kadumas nii Euroopas kui ka Põhja-Ameerikas. Peamiseks põhjuseks on kude- ja elupaikade hävimine maaparandustööde, rändetakistuste ehitamise ning veekvaliteedi halvenemise tõttu. Lõhepopulatsioonide olukorda on püütud parandada koelmukohtade taastamisega. Antud töös keskendutakse uue kruusafraktsiooni viimisele kudejõgedesse. Uue pesamaterjali lisamine on edukalt parandanud lõhilaste kudejõgede sigimistingimusi. Siiski on mitmetes projektides esinenud puudujääke sobiva pesamaterjali kasutamises ning pole piisava põhjalikkusega uuritud kudejõgede geoloogilisi ja hüdrooloogilisi iseärasusi.

Eestis on lõhejõgesid vähe ning sigimisala neis on piiratud. Seega on oluline, et koelmukohtade taastamine oleks edukas. Vale suurusega kruusafraktsiooni kasutamine või kruusa lisamine sobimatutesse jõelõikudesse võib loodetud kasu asemel jääda tulemusteta või halvemal juhul veelgi nõrgestada hävimisohus lõhepopulatsioone. Seetõttu on oluline põhjalikult uurida koelmu kvaliteeti kujundavaid faktoreid ka Eesti kontekstis.

Reproduction of Atlantic salmon (*Salmo salar*) and factors controlling the quality of the spawning grounds.

Summary

The aim of this paper is to give an overview of reproduction of Atlantic salmon and to describe the problems regarding to spawning and nursery habitats. Possibilities of remediation for salmon populations are discussed and also an overview of Estonian salmon rivers and their individualities is given.

Atlantic salmon is diadromous which means that during mating season it returns to its native stream. In preparation for breeding secondary sexual characters are being developed. Arrived to the spawning grounds female salmon chooses a nesting site with suitable gravel. Female salmon digs a nest pit where she deposits her eggs. The male fertilizes the eggs and the female covers it with gravel. Fertilized eggs in the nest will give a start to new generation.

Factors affecting the selection of spawning sites are widely examined. Analyzed literature revealed that salmon spawning site selection is regulated by substrate size, water depth, velocity and temperature. In order salmon populations to remain viable it is important to conserve suitable conditions at spawning streams.

Native salmon populations are diminishing in Europe and North-America. The main reasons are destroying habitats with land development, migration barriers and water contamination. The situation of salmon populations has been tried to improve by restoring the quality of spawning sites. This paper is focused on remediation of spawning grounds by gravel augmentation. Adding new gravel has successfully improved spawning conditions of salmonids. However, in many projects there have been shortages in using suitable gravel and consideration of geological and hydrological aspects.

There aren't many salmon rivers in Estonia and their spawning area is limited. Thus it is important that restoration projects would be successful. Using wrong sized gravel or dumping bed material in wrong spawning sites could have no positive effect or even damage weak salmon populations. That is why it is very important to examine factors controlling the quality of spawning grounds in Estonian rivers.

Tänuavaldus

Soovin tänada oma juhendajat, Martin Keslerit, soovitude ja näpunäidete eest töö ülesehituse ja sisu kohta.

Kasutatud kirjandus

- Armstrong JD, Kempa PS, Kennedy GJA, Ladle M, Milner NJ (2003) Habitat requirements of Atlantic salmon and brown trout in rivers and streams. *Fisheries Research* 62: 143–170
- Avery EL (1996) Evaluations of sediment traps and artificial gravel riffles constructed to improve reproduction of trout in three Wisconsin streams. *North American Journal of Fisheries Management* 16: 282–293
- Bardonnet A, Baglinière JL (2000) Freshwater habitat of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 57: 497–506
- Barlaup BT, Gabrielsen SE, 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 Research and Applications* 24: 543–550
- Beland KF, Jordan RM, Meister AL (1982) Water depth and velocity preferences of spawning Atlantic salmon in Maine rivers. *North American Journal of Fisheries Management* 2: 11–13
- Chapman DW (1988) Critical review of variables used to define effects of fines in redds of large salmonids. *Transactions of the American Fisheries Society* 117: 1–121.
- Clair TA, Hindar A (2005) Liming to mitigate the effects of acid rain on freshwaters: a review of recent results. *Environmental Reviews* 13: 91–128
- CMC (2009) Knights Ferry gravel replenishment project, 2004 and 2005 phase II studies. Produced for Anadromous Fish Restoration Program, Stockton, California: 43 pp.
- Crisp DT (1993) The environmental requirements of salmon and trout in fresh water. *Freshwater Forum* 3: 176–202.
- Crisp DT (1996) Environmental requirements of common riverine European salmonid fish species in fresh water with particular reference to physical and chemical aspects. *Hydrobiologia* 323: 201–221.

- Crisp DT, Carling PA (1989) Observations on siting, dimensions and structure of salmonid redds. *Journal of Fish Biology* 34: 119–134
- DeVries P (1997) Riverine salmonid egg burial depths: review of published data and implications for scour studies. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 54: 1685–1698
- Dumas J, Prouzet P (2003) Variability of demographic parameters and population dynamics of Atlantic salmon *Salmo salar* L. in a south-west French river. *ICES Journal of Marine Science* 60: 356–370
- Einum S, Fleming IA (2000) Selection against late emergence and small offspring in Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Evolution* 54: 628–639
- Fleming IA (1996) Reproductive strategies of Atlantic salmon: ecology and evolution. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 6: 379–416
- Groot C, Margolis L (1991) Pacific salmon life histories. UBC Press: 564 pp.
- Heggberget TG (1988) Timing of spawning in Norwegian Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 45: 845–849
- Hesthagen T, Hansen LP (1991) Estimates of the annual loss of Atlantic Salmon, *Salmo salar* L., in Norway due to acidification. *Aquaculture and Fisheries Management* 22: 85–91
- Hendry K, Cragg-Hine D (1997) Restoration of riverine salmon habitats. Fisheries Technical Manual 4 Environment Agency, Bristol: 168 pp. Viidatud Hendry K, Cragg-Hine D (2003). Ecology of the Atlantic Salmon. Conserving Natura 2000 Rivers Ecology Series No. 7. English Nature, Peterborough: 32 pp. vahendusel.
- Hendry K, Cragg-Hine D, O’Grady M, Sambrook H, Stephen A (2003) Management of habitat for rehabilitation and enhancement of salmonid stocks. *Fisheries Research* 62: 171–192
- House R, (1996) An Evaluation of Stream Restoration Structures in a Coastal Oregon Stream, 1981–1993. *North American Journal of Fisheries Management* 6: 272–281

- Jonsson N, Hansen LP, Jonsson B (1991) Variation in age, size and repeat spawning of adult Atlantic salmon in relation to river discharge. *Journal of Animal Ecology* 60: 937–947
- Jonsson N, Jonsson B, Hansen LP (1990) Partial segregation in timing of migration of Atlantic salmon of different ages. *Animal Behaviour* 40: 313–321
- Jonsson N, Jonsson B (2011) *Ecology of Atlantic salmon and brown trout*. Springer: 708 pp.
- Järvi T (1990) The effect of male dominance, secondary sexual characteristics and female mate choice on the mating success of Atlantic salmon *Salmo salar*. *Ethology* 84: 123–132
- Kangur M, Wahlberg B (toim.) (2001) *Present and potential production of salmon in Estonian rivers*. Tallinn: Estonian Academy Publishers: 95 pp.
- Karlsson L, Karlström Ö (1994) The Baltic salmon (*Salmo salar* L.): its history, present situation and future. *Dana* 10: 61–85
- Kazakov RV (1992) Distribution of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., in freshwater bodies of Europe. *Aquaculture and Fisheries Management* 23: 461–475
- Kesler M, Kangur M, Vetemaa M (2011) Natural re-establishment of Atlantic salmon reproduction and the fish community in the previously heavily polluted River Purtse, Baltic Sea. *Ecology of Freshwater Fish* 20: 472–477
- Kesler M, Taal I, Svirgsden R (2013) *Lõhe ja meriforelli aruanne*. Tallinn: Tartu Ülikooli Eesti Mereinstituut: 50 pp.
- Klemetsen A, Amundsen P-A, Dempson JB, Jonsson B, Jonsson N, O'Connell MF, 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. *Ecology of Freshwater Fish* 12: 1–59.
- Kondolf GM (2000) Assessing salmonid spawning gravel quality. *Transactions of the American Fisheries Society* 129: 262–281

- Kondolf GM, Sale MJ, Wolman MG (1993) The size of salmonoid spawning gravel. *Water Resources Research* 29: 2275–2285
- Kondolf GM, Vick JC, Ramirez TM (1996) Salmon spawning habitat rehabilitation on the Merced River, California: an evaluation of project planning and performance. *Transactions of the American Fisheries Society* 125: 899–912
- Lilleleht V (toim.) (1998) Eesti punane raamat: ohustatud seened, taimed ja loomad. Tartu: Eesti Teaduste Akadeemia Looduskaitse Komisjon: 150 pp.
- Louchi P, Mäki-Petäys A, Erkinaro J (2008) Spawning habitat of Atlantic salmon and Brown trout: General criteria and intragravel factors. *River Research and Applications* 24: 330–339
- MacCrimmon HR, Gots BL (1979) World distribution of Atlantic salmon, *Salmo salar*. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 36: 422–457.
- McManamay RA, Orth DJ, Dolloff CA, Cantrell MA (2010) Gravel Addition as a Habitat Restoration Technique for Tailwaters. *North American Journal of Fisheries Management* 30: 1238–1257
- Merz JE, Setka JD (2004) Evaluation of a spawning habitat enhancement site for Chinook salmon in a regulated California river. *North American Journal of Fisheries Management* 24: 397–407
- Meyer EI, Niepagenkemper O, Molls F, Spänhoff B (2008) An experimental assessment of the effectiveness of gravel cleaning operations in improving hyporheic water quality in potential salmonid spawning areas. *River Research and Applications* 24: 119–131
- Mills D (1989) *Ecology and Management of Atlantic Salmon*. London: Chapman and Hall: 351 pp.
- Moffitt CM, Kynard B, Rideout S (1982) Fish passage facilities and anadromous fish restoration in the Connecticut River basin. *Fisheries* 7: 2–11.
- Moir HJ, Soulsby C, Youngson AF (1998) Hydraulic and sedimentary characteristics of habitat utilized by Atlantic salmon for spawning in the Girnock Burn, Scotland. *Fisheries Management and Ecology* 5: 241–254

- Moir HJ, Soulsby C, Youngson AF (2002) Hydraulic and sedimentary controls on the availability and use of Atlantic salmon (*Salmo salar*) spawning habitat in the River Dee system, north-east Scotland. *Geomorphology* 45: 291–308
- Nelson JS (1994) *Fishes of the world* third edition. John Wiley and Sons, Inc. New York: 600 pp.
- Nuum T, Kangur M (2006) *Lõhe Eesti jõgedes*. Tartu: Eesti Roheline Liikumine: 79 pp.
- O'Connor WCK, Andrew TE (1998) The effects of siltation on Atlantic salmon, *Salmo salar* L., embryos in the river Bush. *Fisheries Management and Ecology* 5: 393–401
- Orcutt DR, Pulliam BR (1968) Characteristics of Steelhead Trout Redds in Idaho Streams. *Transactions of the American Fisheries Society* 97: 42–45
- Ottaway EM, Carling PA, Clarke A *et al.* (1981) Observations on the structure of brown trout, *Salmo trutta* Linnaeus, redds. *Journal of Fish Biology* 19: 593–607
- Paaver T, Kupper P, Kangur M (2003) The effect of stocking on weak and endangered salmon populations in Estonia. *Atlantic salmon: biology, conservation and restoration*. Petrozavodsk: Russian Academy of Sciences: 176 pp.
- Palm D, Bränäs E, Lepori F, Nilsson K, Stridsman S (2007) The influence of spawning habitat restoration on juvenile brown trout (*Salmo trutta*) density. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 64: 509–515.
- Parrish DL, Behnke RJ, Gephard SR., McCormick SD, Reeves GH (1998) Why aren't there more Atlantic salmon (*Salmo salar*)? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 55: 281–287
- Peterson NP, Quinn TP (1996) Persistence of egg pocket architecture in redds of chum salmon, *Oncorhynchus keta*. *Environmental Biology of Fishes* 46: 243–253
- Petticrew EL, Albers SJ (2010) Salmon as biogeomorphic agents: temporal and spatial effects on sediment quantity and quality in a northern British Columbia spawning channel. *International Association of Hydrological Sciences Publication* 337: 251–257

- Privolnev TI (1962) Lõhekoelmute iseloomustus Narva jões. GosNIORH Bülletään 15: 25–26 (vene keeles). Viidatud Nuum T, Kangur M (2006) Lõhe Eesti jõgedes. Tartu: Eesti Roheline Liikumine: 79 pp. vahendusel.
- Quinn TP, Myers KW (2004) Anadromy and the marine migrations of Pacific salmon and trout: Rounsefell revisited. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 14: 421–442
- Schindler DE, Scheuerell MD, Moore JW, Gende SM, Francis TB, Palen JW (2003) Pacific salmon and the ecology of coastal ecosystems. *Frontiers in Ecology and the Environment* 1: 31–37
- Sear D, DeVries P (2008) Salmonid spawning habitat in rivers: physical controls, biological responses, and approaches to remediation. American Fisheries Society: 376 pp.
- Soulsby C, Youngson AF, Moir HJ, Malcolm IA (2001) Fine sediment influence on salmonid spawning habitat in a lowland agricultural stream: a preliminary assessment. *Science of The Total Environment* 265: 295–307
- Stabell OB (1984) Homing and olfaction in salmonids: a critical review with special reference to the Atlantic salmon. *Biological Reviews* 59: 333–388
- Verspoor E, Olesen I, Bentsen HB, Glover K, McGinnity P, Norris A (2006) Atlantic salmon – *Salmo salar*. In: Crosetti D, Lapègue S, Olesen I, Svaasand T (eds) Genetic effects of domestication, culture and breeding of fish and shellfish, and their impacts on wild populations. GENIMPACT project: evaluation of genetic impact of aquaculture activities on native populations. A European network WP1 workshop, Viterbo, Italy: 8 pp.
- Verspoor E, Stradmeyer L, Neilsen JL (2007) The Atlantic salmon: genetics, conservation and management. Oxford, Blackwell 9: 270–298
- WWF (2001) The status of wild Atlantic salmon: a river by river assessment. AGMV Marqius: 172 pp.

Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja lõputöö üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina Lilli Lakkur

(sünnikuupäev: 27.05.1991)

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) enda loodud teose Ülevaade lõhe (*Salmo salar*) sigimisbioloogiast ning koelmute kvaliteeti kujundavatest faktoritest,

mille juhendaja on MSc Martin Kesler,

- 1.1.reprodutseerimiseks säilitamise ja üldsusele kättesaadavaks tegemise eesmärgil, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace-is lisamise eesmärgil kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni;
- 1.2.üldsusele kättesaadavaks tegemiseks Tartu Ülikooli veebikeskkonna kaudu, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace'i kaudu kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni.
2. olen teadlik, et punktis 1 nimetatud õigused jäävad alles ka autorile.
3. kinnitan, et lihtlitsentsi andmisega ei rikuta teiste isikute intellektuaalomandi ega isikuandmete kaitse seadusest tulenevaid õigusi.

Tartus, 22.05.2013.