

Eesti Maaülikool
Veterinaarmeditsiini- ja loomakasvatuse instituut
Vesiviljeluse õppetool

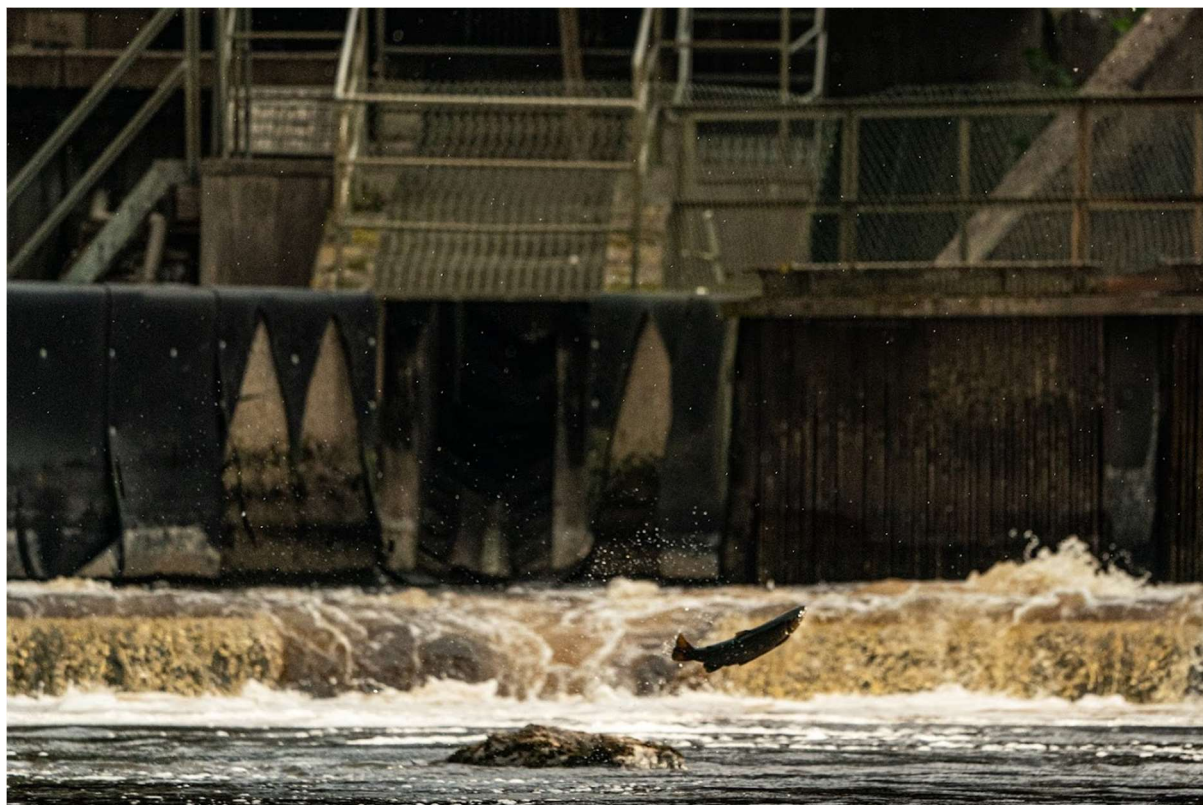


Foto: Duncan Philpott, 12.11.2023

Vohavat neeruhaigust põhjustava parasiidi *Tetracapsuloides
bryosalmonae* leviku ja mõju uuring Eesti lõhilastel

Projekti T220023VLVI lõpparuanne

Täitjad: Magnus Lauringson

Anti Vasemägi

Tartu 2023



REGIONAAL- JA
PÕLLUMAJANDUSMINISTEERIUM



Eesti Maaülikool
Veterinaarmeditsiini ja
loomakasvatuse instituut

Sisukord

1 Sissejuhatus.....	1
2 Kirjanduse ülevaade.....	3
Lõhilaste vohandiline neeruhaigus (PKD).....	3
Paisude ning paisjärvede mõju vooluveekogudele ning lõhilastele.....	10
Paisude mõju veetemperatuurile	11
Paisude mõju vooluhulkadele	12
Paisude mõju gaasirežiimile	13
Paisude mõju elupaikadele.....	14
3 Uuringu hüpoteesid.....	17
4 Materjal ja metoodika	18
Uuritud paisud, paisjärved ning seirekohad.....	18
Ahja jõgi, Saesaare paisjärv	18
Elva jõgi, Hellenurme paisjärv	19
Loobu jõgi, Kadrina paisjärv ja Undla veskijärv	19
Mustoja , Vihula paisjärv ja Vihula veskijärv	20
Nõmme jõgi, Nõmme veskijärv	21
Pärlijõgi, Alaveski paisjärv	22
Pedja jõgi, Mällu veskijärv ja Käruveski pais	22
Põltsamaa jõgi, Ao paisjärv	23
Rannametsa jõgi, Laiksaare paisjärv.....	24
Selja jõgi, Päide paisjärv.....	24
Vainupea jõgi, Pajuveski paisjärv.....	25
Vasalemma jõgi, Töökmani paisjärv	25
Vigala jõgi, Kuusiku veehoidla.....	26
Võhandu jõgi, Hutita veskijärv	27
Proovide kogumine ja haigustunnuste hindamine	27

Molekulaargeneetilised analüüsid.....	29
Statistiline andmetöötlus.....	31
5 Tulemused.....	32
Veetemperatuur paisjärvedest üles- ja allavoolu	32
<i>T. bryosalmonae</i> esinemise sagedus paisudest üles- ja allavoolu.....	43
<i>T. bryosalmonae</i> suhteline arvukus paisudest üles- ja allavoolu	45
Vohandilise neeruhaiguse sümptomid ning seosed parasiidi suhtelise arvukusega	47
6 Kokkuvõte.....	56
Uuringu tulemused ja järeldused	56
Prognoos ning leevendusmeetmed.....	57
7 Kasutatud kirjandus	60

1 Sissejuhatus

Magevees elavate organismide ning nende elupaikade kaitseks inimtekkelise kliimasoojenemise mõjude eest tuleb rakendada kiireloomulisi meetmeid (Dudgeon 2019, Reid *et al.* 2019, Dauwalter *et al.* 2020, Tickner *et al.* 2020). Alates 1970ndatest on vooluveekogude temperatuur Kesk-Euroopas tõusnud 0.3 – 0.4 °C kümnendi kohta (Daufresne & Boet 2007, Webb & Nobilis 2007, Kędra 2020, Michel *et al.* 2020). Suurenenud aurustumine kombineeritult muutustega sademete muustrites ning hooajalisuses intensiivistab veelgi inimesepoolset survet veekasutusele (IPCC 2021). Samas on veemajandus juba hetkel vee-ökosüsteemide terviklikkuse tagamisega vastuolus (Dudgeon 2019). Näiteks paisjärved mõjutavad lisaks elupaikade killustamisele (Spinti *et al.* 2023) ka vooluveekogude hüdroloogilist ja füüsikalist režiimi läbi suurenenud aurumise ning veetemperatuuri tõusu (Shiklomanov 2000, Zaidel *et al.* 2021). See mõjutab muuhulgas tugevalt külmaveelembeseid kalaliike nagu lõhilased. Näiteks Atlandi lõhe (*Salmo salar*) ning jõe- ja meriforell (*Salmo trutta*) vajavad eluks magevees puhast, jahedat ning hapnikurikast keskkonda (Jonsson & Jonsson 2011), mistõttu võib neid lugeda ka magevee ökosüsteemide üheks hea seisundi indikaatorliikideks. Kliimasoojenemine kombineeritult veemajanduse poolt tingitud füüsikalise-keemiliste muutustega veekeskkonnas mõjutab laiemalt kogu elustikku, sealhulgas haiguste ja patogeenide virulentsust, nakatamisvõimet, levikut ning esinemist (Pörtner *et al.* 2022). Üheks olulisemaks ning laialt levinumaks parasiithaiguseks Eesti lõhilastel on vohandiline neeruhaigus (*proliferative kidney disease* – PKD), mis on põhjustatud limaeoslooma *Tetracapsuloides bryosalmonae* poolt ning millega haigestuvad peamiselt noorkalad oma esimese elusuve jooksul (Okamura *et al.* 2011). PKD põhjustab neeru- ja põrna vohandilisust ning aneemiat, haiguse välisteks sümptomiteks peetakse tumenenud keha värvust, kõhuturset ning lõpuste tuhmumist (Hedrick *et al.* 1993). Haiguse kulg on sõltuvuses veetemperatuurist. Katsetes vikerforelliga on näidatud, et 12 C juures hukub 5-10% kaladest, kuid veetemperatuuri tõustes üle 19 °C võib suremus olla pooleteise kuu jooksul kuni 90% (Bettge *et al.* 2009). Samas esineb liikidevahelist erinevust haiguse vastuvõtlikkuse osas ning forelli suremuseks on laboritingimustes olnud sama perioodi jooksul 50% (Waldner *et al.* 2021). Samuti on Soome lahe jõgedes leitud, et lõhe ei ole haiguse suhtes nii tundlik kui forell (Lauringson *et al.* 2021). Kuna PKD mõju kalale sõltub veetemperatuurist, seostatakse haiguse laialdasemat esilekerkimist just kliimasoojenemisega (Okamura *et al.* 2011, Ros *et al.* 2022). Eestis on *T. bryosalmonae* levikut ja vohandilise neeruhaiguse mõju lõhilastele uuritud üle

kümne aasta keskendudes põhiliselt looduslike forelli- ja lõhe asurkondadele (Dash & Vasemägi 2014, Bruneaux *et al.* 2017, Debes *et al.* 2017, Ahmad *et al.* 2021, Lauringson *et al.* 2021, Lauringson *et al.* 2023). Samas inimtekkeliste paisude ja paisutuste mõju parasiidi esinemisele ning vohandilise neeruhaiguse sümptomitele pole varasemalt põhjalikult uuritud. Käesoleva uuringu eesmärgiks oli seepärast hinnata paisude mõju jõgede temperatuurirežiimile ning vohandilise neeruhaiguse levikule ja sümptomitele. Selleks valisime välja 14 lõhilaste elupaigaks olevat jõge, kus oli võimalik seirata eelpool nimetatud näitajaid paisjärvedest vahetult alla- ning ülesvoolu.

Lepingu lähteülesanne:

- 1.1 Selgitada kirjanduse põhjal välja paisjärvedega seotud negatiivsed või positiivsed mõjud lõhilastele seoses ennustatavate kliimamuutustega järgneva 20 aasta perspektiivis. Lõhilaste all tuleb töö kontekstis arvestada lõhe, meriforelli ja jõeforelliga;
- 1.2 Selgitada lõhe, meriforelli ja jõeforelli ohustava ja neile neeruhaigust põhjustava parasiidi *Tetracapsuloides Bryosalmonae* esinemist Eesti vooluveekogudes;
- 1.3 Analüüsida *T. bryosalmonae* poolt lõhilastele põhjustatud haiguse hetkeolukorda ning selle seost jõgedel asuvate paisjärvedega. Paisude mõjuanalüüsis kasutada vähemalt kolme paisjärve näiteid;
- 1.4 Analüüsida *T. bryosalmonae* poolt lõhilastele põhjustatud probleemide tõenäolist edasist arengut ja ulatust ning *T. bryosalmonae* poolt põhjustatud proliferatiivse neeruhaiguse (PKD) mõju lõhilaste populatsioonide jätkusuutlikkusele Eestis, arvestades kliimamuutuste mõjusid;
- 1.5 Analüüsida PKD levikut ning tekkepõhjuseid lõhilaste elupaikade kaheksa erineva jõetüübi kaudu. Kui erinevused ei ole olulised (ei mõjuta suremust), siis võib käsitleda jõgesid ühtsena või ühtsete komplektidena piisavalt sarnaste PKD levikutingimuste korral. Kui erinevate jõetüüpide lõikes on PKD levik oluliselt erinev (suremus on teatud jõetüübi lõikes suurem kui teisel), siis tuleb seda vastavalt selgitada.
- 1.6 Soovitused olukorra parandamiseks (välja pakkuda võimalikud leevendusmeetmed võttes arvesse uuringu tulemusi).

Uuringust jäi välja lähteülesande alapunkt 1.5 seetõttu, et jõetüüpide klassifikatsioon veetüübi ning valgla suuruse järgi on *T. bryosalmonae* esinemise ning PKD võrdluseks liialt pealiskaudne. Parasiidi esinemises mängivad rolli spetsiifilisemad hüdrokeemilised- ja

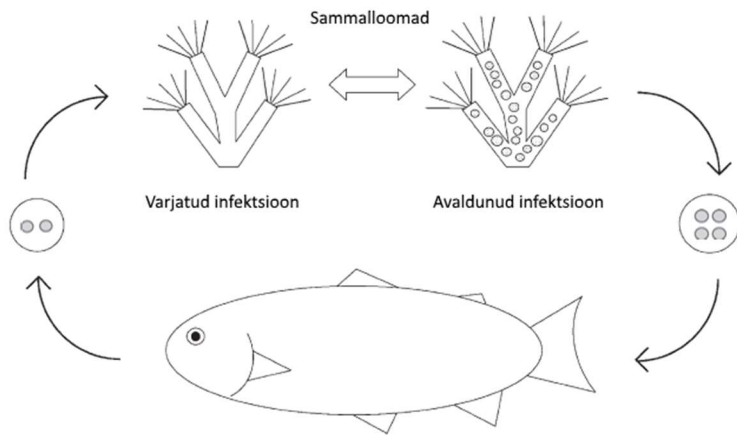
füüsikalised faktorid, mis mõjutavad parasiidi obligatoorse peremeesorganismi ning *T. bryosalmonae* esinemist ja haiguse kulgu.

Lepingu aruande ja andmeanalüüsi koostasid EMÜ vesiviljeluse õppetooli nooremteadur Magnus Lauringson ning EMÜ vanemteadur ja Rootsi Põllumajandusülikooli professor Anti Vasemägi. Välitöödel osalesid Anti Vasemägi, Karl-Erik Haavik, Lilian Pukk, Magnus Lauringson ja Siim Kahar. Laboritöid teostasid Magnus Lauringson ja Oksana Burimski. Lepingu täitjad tänavad abi eest Duncan Philpotti, Gustav Lauringsoni, Peeter Laasi, Riho Grossi, Tanel Aderit ja Veljo Kisandit.

2 Kirjanduse ülevaade

Lõhilaste vohandiline neeruhaigus (PKD)

Lõhilaste vohandiline neeruhaigus (PKD – *proliferative kidney disease*) on parasitoloogiline haigus, mis ohustab lõhilasi nii Euroopas kui ka Põhja-Ameerikas (Feist *et al.* 2002). PKD-d kirjeldati esmakordselt 1924. aastal Saksamaal (Plehn 1924) ning läks üle poole sajandi, kuni selgitati välja, et haigust põhjustab limaeosloom (selts *Myxozoa*) (Kent & Hedrick 1985). Sajandivahetusel avastati, et limaeoslase obligatoorseks peremeheks on magevee sammalloomad ning kirjeldati esmakordselt uut limaeoslaste klassi *Malacosporea*, kuhu kuulub vohandilise neeruhaiguse haigustekitaja, kes sai nimeks *Tetracapsuloides bryosalmonae* (Anderson *et al.* 1999, Canning *et al.* 2000). Haiguse põhjuste väljaselgitamiseni jõuti samuti alles 20. sajandi lõpul, kui täheldati et PKD põhjustas Euroopa kalakasvandustes vikerforelli (*Oncorhynchus mykiss*) kõrget suremust. Varased uuringud näitasid, et veetemperatuuri alandamine vesiviljelus-süsteemides oli haiguse tekitatud kahju vähendamisel võtmetähtsusega (Clifton-Hadley *et al.* 1986). PKD esilekerkimist seostatakse inimesepoolse mõjuga, väljendudes läbi jõgede paisutamise, eutrofeerumise ning üldisemalt ka kliimasoojenemise (Ros *et al.* 2022) Proliferatiivse neeruhaiguse haigustekitajaks on ainuõssete hõimkonna *Malacosporea* klassi ja *Saccosporidae* perekonda kuuluv limaeoslane *Tetracapsuloides bryosalmonae*, kelle peamiseks vaheperemeheks Euroopas on magevee sammalloomad perekondadest *Plumatella* ja *Fredericella* (Ros *et al.* 2022). *T. bryosalmonae* elutsüklit kirjeldab joonis 1.



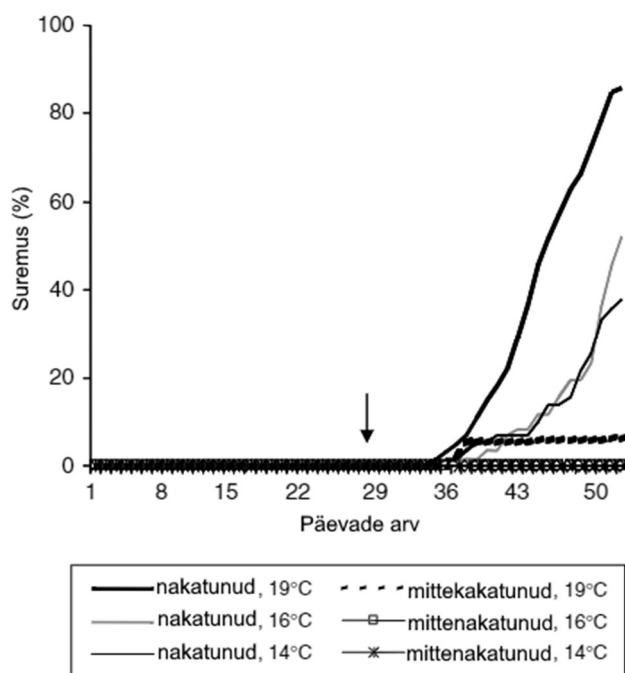
Joonis 1: *T. bryosalmonae* elutsükkel. Kala poolt väljutatud kahe polaarkapsliga spoor nakatab sammallooma. Varjatud infektsiooni käigus jõuab haigustekitaja sammallooma kehaõõnsusse, kus avaldunud infektsiooni käigus paljuneb. Eoskottides tekivad nelja polaarkapsli ning kahe amöobidse rakuga spoorid, mis väljutatakse vette. Väljutatud spoorid nakatavad läbi lõpuste ja epiteelkoe lõhilase. Parasiit paljuneb kala vereringes ning jõuab neerudesse ning põrna. Neerukoos tekivad sporogoonia käigus uued, kahe polaarkapsli ning ühe amöobidse rakuga spoorid, mis uriiniga vette väljutatakse (Okamura *et al.* 2011).

PKD on suureks ohuks lõhilaste noorjärkudele, sümptomiteks kala haigestumisest on tumenenud keha värvus, kõhuturse, paisunud neerud ning intensiivne aneemia (Okamura *et al.* 2011). Sammalloomade (Joonis 2) poolt vette väljutatud spoorid kinnituvad kalade lõpuste või naha külge ning tungivad amööbsete rakkude abil läbi koe vaskulaarsüsteemi (Longshaw *et al.* 2002), mille kaudu jõuavad neerudesse, kuid võivad vahada ka teistes organites.



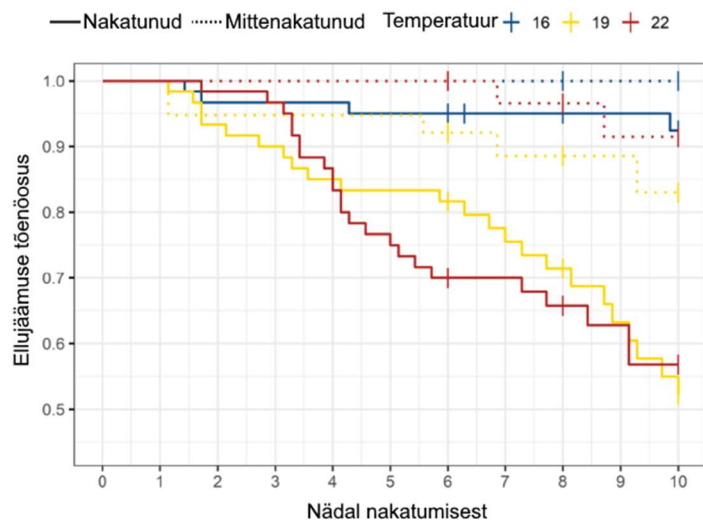
Joonis 2. Sammallooma (*Plumatella fungosa*) koloonia Mustojast (foto: Anti Vasemägi).

Sporogoonia tulemusel paljunevad veres haigustekitaja rakud enne neerukoos vohamist, sporogoonia jätkub ka neerudes, kutsudes esile põletikulise reaktsiooni ning neerukoe kahjustuse (Feist & Longshaw 2006). Neerukoos arenevad spoorid pseudoplasmas edasi, koosnedes ühest amööbsest rakust ning kahest polaarkapslist (Morris & Adams 2007). Läbi uriini jõuavad spoorid jälle väliskeskkonda (Hedrick *et al.* 2004), olles võimelised sammalloomi nakatama (Grabner & El-Matbouli 2008). Parasiidi arenguga seoses tekkiva vohandilise ja põletikulise immuunvastuse sümptomiteks on lõhilasest peremeesorganismis neerude ning põrna hüperplaasia ehk koevohamine ning aneemia ehk vere punaliblede hulga langus. Kuna peremeesorganismi immuunvastus on alla surutud madalal temperatuuril, on PKD kulg sõltuvuses veetemperatuuri tõusust. Infektsioon on kõige intensiivsem suveperioodil (Wahli *et al.* 2002). Ühtlasi on haiguse kulg kõrgema veetemperatuuri juures letaalsem, laboritingimustes on täheldatud vikerforelli puhul, et 5 - 10 °C juures hukub 5 – 10 % kaladest, 19 °C veetemperatuuriga 80 - 90 % kaladest (Bettge *et al.* 2009) (Joonis 3).



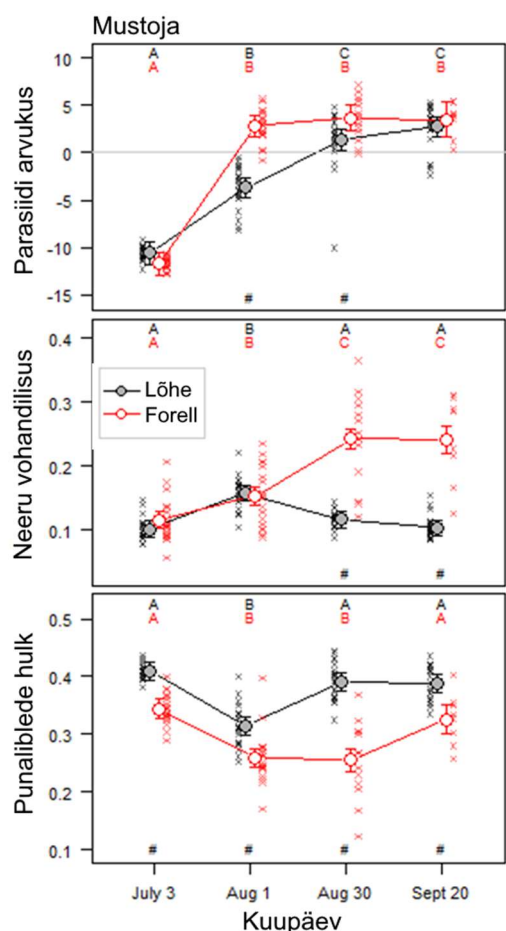
Joonis 3. Erineva temperatuuri kumulatiivne mõju vohandilisest neeruhaigusest tingitud vikerforelli suremusele (Bettge *et al.* 2009).

Forelli (*Salmo trutta*) nakatamiskatsed on näidanud, et vohandilise neeruhaigusega nakatudes väheneb ellujäämise tõenäosus oluliselt 19 °C juures. Lisaks ei olnud suremuse osas suurt vahet ka kõrgema, 22 °C veetemperatuuri juures, kuna mõlemal juhul hakkas suremus tõusma neljandal haigusnädalal ning jõudis kümnendaks nädalaks ligikaudu 50 % juurde (Joonis 4, Waldner *et al.* 2021).



Joonis 4. Erineva temperatuuri kumulatiivne mõju vahandilisest neeruhaigusest tingitud forelli suremusele (Waldner *et al.* 2021)

Mitmed uuringud on näidanud, et vahandilise neeruhaiguse vastuvõtlikkuse osas esineb olulisi liikide vahelisi erinevusi (Grabner & El-Matbouli 2009, Kumar *et al.* 2013, Kumar *et al.* 2015, Bailey *et al.* 2019, Lauringson *et al.* 2021). Haigustunnuste avaldumise dünaamikat ongi



peamiselt võrreldud laboritingimustes vikerforelli ja forelli vahel. Vähem on teada, kuidas avalduvad haigustunnused teiste liikide võrdluses, veel vähem on PKD mõju uuritud looduslikus keskkonnas. Üheks selliseks tööks on näiteks 2018. aasta suvel teostatud uuring Eesti põhjarannikul, kus võrdlesime lõhe ja forelli noorjärkude vahel haigustunnuste avaldumise ning suhtelise parasiidi arvukuse dünaamika erinevusi esimese elusuve jooksul. Selgus et parasiit paljuneb forelli neerukoos intensiivsemalt ning juuni lõpuks on suhteline parasiidi arvukus forellide hulgas oluliselt kõrgem, kuid saavutab kasvuperioodi lõpuks liikide vahel samasuguse taseme. Neeru vahandilisus tõuseb mõlemal liigil juuli lõpuni sarnaselt, kuid siis hakkab normaalse neerukoe struktuur lõhe puhul taastuma, samal ajal kui forelli neeru vahandilisus saavutab augustis maksimumi.

Joonis 5. Parasiidi suhtelise arvukuse, neeru vahandilisuse ning punavereliblede hulga ajaline võrdlus lõhe ja forelli noorjärkudel Mustojas (Lauringson *et al.* 2021)

Samasugune tendents esineb ka punavereliblede hulga puhul, kus lõhe erütrotsüütide hulk hakkab juulikuus taastuma, kuid jääb forelli puhul augusti lõpuni samale tasemele ning punavereliblede hulk taastub juuli alguse tasemele alles septembri teises pooles (Joonis 5, Lauringson *et al.* 2021). Siiski on Norras kirjeldatud PKD puhangust tingitud massilist suremust lõhede seas (Sterud *et al.* 2007), seega võib haigus ka lõhel tõsiselt kulgeda. Lisaks erinevale haigustunnuste avaldumisele liikide vahel on välja pakutud, et PKD avaldumine võib erineda ka sõltuvalt peremeesorganismi populatsioonist. Erinevus võib olla tingitud limaskesta struktuurist ning on võimalik, et Norra lääneranniku lõhe puhul suudavad *T. bryosalmonae* spoorid lõhe limaskesta edukamalt läbida (Ros *et al.* 2022).

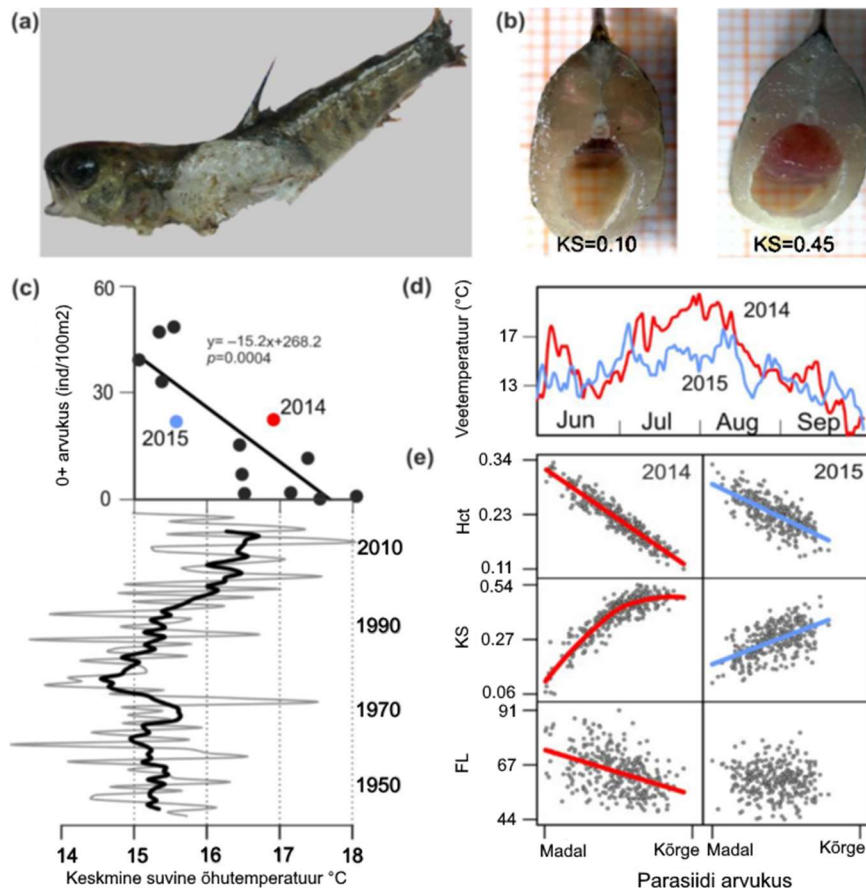
PKD puhangu ajal on immuunsüsteemi reguleerivate tsütokiinide produktsioon madal ning ühtlasi toimuvad patoloogilised muutused neerukoos – lümfotsüütide arvu suurenemine, tekivad granulomatoossed haiguskolded ning neerude atroofia (Chilmonczyk *et al.* 2002). Lisaks on pärsitud granulotsüütide aktiivsus, mistõttu tõuseb bakteriaalhaigustesse nakatumise oht (Chilmonczyk *et al.* 2002), seda eriti veetemperatuuride tõustes, mil suureneb võimalus teiste patogeenidega tabanduda (Okamura *et al.* 2011).



Joonis 6. 2023. aasta septembris Mustoja alamjooksult leitud surnud samasuvine forell, kelle lahanguel tuvastati vohandilise neeruhaiguse peamine sümptom, neerukoos vohandilisus (all paremal millimeeterskaalal, vohandiline neer on täitnud peaaegu terve kõhuõõne) (foto: Anti Vasemägi).

Siiski näitavad forellide ning vikerforellidega teostatud laborikatsed, et PKD infektsioon võib olla letaalne ka ilma teiste haigustekitajateta, seega võib ka ainult *T. bryosalmonae* tabandumine kala surma põhjustada (Bettge *et al.* 2009, Waldner *et al.* 2021). Lisaks temperatuurile on leitud, et veekogu toitelusel on PKD dünaamikas oma roll ning on näidatud,

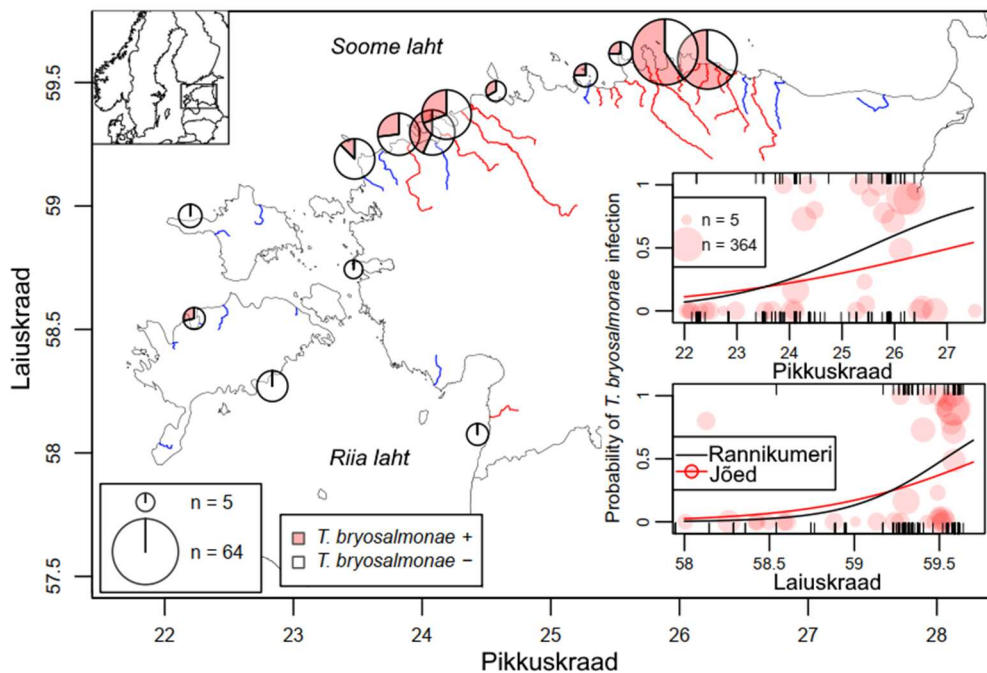
et eutrofeerumine mõjub soodsalt sammalloomade arvukusele ning ühtlasi PKD levikule (Hartikainen *et al.* 2009). PKD ja veetemperatuuri tugevat seost illustreerib hästi hiljuti avaldatud teadusartikkel parasiidi mõjust Altja jõe forelliasurkonnas (Ahmad *et al.* 2021). Selles uuringus tuli äärmiselt selgelt välja veetempertuuri mõju haigustunnuste avaldumisele (Joonis 7).



Joonis 7. PKD ja temperatuurisõltuvus Altja 0+ forellil (a) Surnud samasuvine forell Altja jõest millel esinevad PKD sümptomid (neeru vahandilisus) (b) Indiviidide vaheline muutlikkus neeru vahandilisuse suhtes (vasakpoolne kala normaalse neeruga, parempoolne kala PKD haige). (c) Keskmise suvise õhutemperatuuri ja samasuviste forellide arvukuse vaheline seos Altja ojas 2005-2017 aasta andmetel. Paksem joon tähistab 7 aasta keskmist õhutemperatuuri viimase 73 aasta jooksul. (d) Veetemperatuuri variatsioon Altja ojas aastatel 2014 ja 2015. (e) Parasiidi suhtelise arvukuse ja 0+ forelli hargipikkuse (FL), neeru paistetuse (KS), ja punavereliblede hulga (Hct) vahelised seosed 2014 ja 2015 aastal (Ahmad *et al.* 2021).

Haiguse läbipõdenud isenditel noorjärkudele iseloomulikud haigustunnused kaovad ning tekib immuunsus järgmiste nakatumiste suhtes. Haiguse läbipõdenud kaladel jäävad haigustekitaja spoorid neerutuubulitesse alles. Seda nimetatakse *T. bryosalmonae* subkliiniliseks faasiks ning sammalloomi nakatavate parasiidisporide produktsioon võib lõhilastes toimuda ka hilisemas eas (Okamura *et al.* 2011). Teadaolevalt on forellid võimelised eritama *T. bryosalmonae* spore subkliinilise infektsiooni faasis viis aastat peale esmast haigustekitajaga nakatumist (Soliman

et al. 2018). Parasiiti on leitud näiteks täiskasvanud, kuni kuue aastaste Eesti põhjarannikult püütud toitumisrändel olevate meriforellide neerukoest (Lauringson et al. 2023). Seejuures kasvas parasiidi esinemine pikkus- ja laiuskraadiga, olles selgelt seotud regioonis olevate jõgedega, kus on teada parasiidi esinemine noorkaladel (Joonis 8). Eesti lõhilastest ohustab PKD forelli (*Salmo trutta*), lõhe (*Salmo salar*) ja harjuse (*Thymallus thymallus*) noorjärke.



Joonis 8. *T. bryosalmonae* infektsiooniga kalade hulk Eesti rannikumeres ning jõgedes. Iga seirekoht on tähistatud sektordiagrammiga ning näitab meriforelli isendite arvu infektsiooniga (*T. bryosalmonae* +) ning ilma (*T. bryosalmonae* -). Diagrammi suurus näitab uuritud isendite arvu. Parasiit esineb punase markeeringuga jõgedes ning ei esine sinise markeeringuga jõgedes. Alamjoonistel on kujutatud *T. bryosalmonae* esinemise tõenäosus regressioonanalüüsi alusel sõltuvalt pikkus- ning laiuskraadist meres (mustad jooned, meriforelli andmete põhjal) ja jõgedes (punased jooned, parasiidi esinemise põhjal noorjärkudel jõgedes); mustad kriipsud tähistavad parasiidiga nakatunud ning mittenakatunud meriforelle, punased ringid tähistavad nakatunud noorkalade suhtarvu jõgedes sõltuvalt jõesuudmete koordinaatidest ning ringi suurus näitab nakatunud kalade arvu (Lauringson et al. 2023).

Seni on *T. bryosalmonae* esinemist uuritud Eestis 36-s vooluveekogus ning parasiiti on leitud 20-s jões ja ojas. Nakatunud lõhilasi on siiani leitud järgmistes vooluveekogudes: Ahja jõgi, Altja jõgi, Keila jõgi, Kunda jõgi, Kuusalu oja, Leevi jõgi, Loo oja, Loobu jõgi, Mustoja, Pedja jõgi, Pudisoo jõgi, Selja jõgi, Sõmeru jõgi, Timmkanal, Vääna jõgi, Vainupea jõgi, Valgejõgi, Valkla oja, Vasalemma jõgi, Vihterpalu jõgi. PKD haigustekitajat ei ole leitud järgnevates vooluveekogudes: Höbringi oja, Jämaja oja, Kaberla oja, Möldri jõgi (Kiruma pkr), Kloostri jõgi, Lige oja, Männiku oja, Nõva jõgi, Nuutri jõgi, Pada jõgi, Pidula oja, Pühajõgi, Punabe

jõgi, Pihlajõgi (Taaliku pkr), Toolse jõgi, Vanajõgi, Tatra jõgi, Onga jõgi, Kaave jõgi, Vodja jõgi, Preedi jõgi, Esna jõgi. Käesoleva uuringu raames lisandus uute. *T. bryosalmonae* leiukohtadena Elva jõgi, Võhandu jõgi ja Pärlijõgi (vt. allpool). Eesti *T. bryosalmonae* seiretulemused on visualiseeritud interaktiivses ArcGIS Online kaardirakenduses: <https://gis-slu.maps.arcgis.com/apps/instant/interactivelegend/index.html?appid=332c2e722fb6410eb7b1ab7c265d0b57>

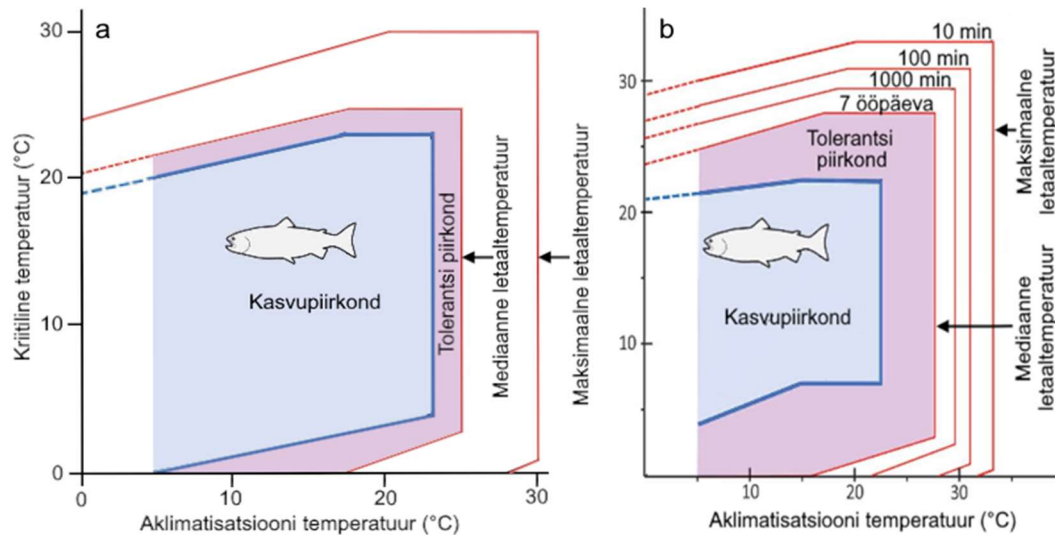
Paisude ning paisjärvede mõju vooluveekogudele ning lõhilastele

Eesti vooluveekogudel puuduvad pikaajalised elustiku seireandmed ning seetõttu on keeruline hinnata pikaajalisi muutusi vooluvete elustikus. Siiski on selge et kliimamuutustest tulenev sekundaarne mõju vooluveekogudele on seotud inimesepoolse veekasutusega, nagu näiteks vooluveekogude paisutamine (Nõges *et al.* 2012). Vooluveekogude paisutamise tulemusel salvestub ligikaudu 15% ülemaailmsest jõgede äravooluhulgast ning selle tulemusel on vooluhulkade reguleerimise ning elupaikade killustatuse poolt globaalselt mõjutatud 48 % jõgedest (Likens 2010, Schmutz & Moog 2018). Euroopas on vooluveekogudel tõkestusrajatisi üle 1.2 miljoni, sellest 32 % on kõrgemad kui 2 meetrit (Belletti *et al.* 2020). Eesti vooluveekogudel on rändetakistusi, sh. paise hinnanguliselt üle 1000 (*Tõkestusrajatiste mõju hinnang kalastikule...2013*) ning 539 paisjärve (<https://register.keskkonnaportaal.ee/>). Seejuures on hinnatud et 38% Eesti rändetakistustest omab elustikule negatiivset mõju (*Tõkestusrajatiste mõju hinnang kalastikule...2013*). Paisud mõjutavad negatiivselt kõiki vooluveeliste ökosüsteemide elemente (Marcinkowski & Grygoruk 2017), nagu muutused sette ärakandes (Sedláček *et al.* 2022), vee äravoolus ja vooluhulkades (Bejarano *et al.* 2017, Kibler & Alipour 2017) ning temperatuuri- ja gaasirežiimis (Maxted *et al.* 2005, Maheu *et al.* 2016a, Maheu *et al.* 2016b, Seyedhashemi *et al.* 2021). Antud faktoritest omab temperatuuritõus lõhilastele eeldatavalt kõige suuremat mõju. Samas on paisudest tulenevad negatiivsed ilmingud omavahel seotud ning mõjutavad elustikku kumulatiivselt. Paljud teadustööd on kirjeldanud suurte paisude mõju veekogude hüdroloogilisele- ja temperatuurirežiimile (Magilligan & Nislow 2005, Angilletta Jr *et al.* 2008, Olden & Naiman 2010), kuid vähem on uuritud madalate, kuni 15 m (ICOLD 2011) kõrgete (ülevoolu) paisude mõju (Lessard & Hayes 2003, Auffray *et al.* 2023). Sellised paisud on ka Eestis kõige levinumad. Paisude mõju vooluveekogude veekvaliteedile on sõltuv paisutuse alla jääva ala, st. paisjärve omadustest. Selleks on kihistumine, vee sügavus ja viibeaeg paisjärves ning paisu väljalaske tüüp (alt- või

ülevoolne) (Olden & Naiman 2010, Kędra & Wiejaczka 2018, Seyedhashemi *et al.* 2021). Kihistumine ning termokliini sügavus mõjutab allavoolu jäävat jõeosa olenevalt väljalaske tüübist. Ülevoolsete (sh. eeskätt madalate) paisude puhul paisjärve termokliini jahutav mõju puudub, kuna üle paisu harja voolab soe vesi pinnakihtidest, põhjustades kevadel ning suvel allavoolu jäävates jõelõikudes soojusreostust (Lessard & Hayes 2003).

Paisude mõju veetemperatuurile

Muutused veekogude temperatuurirežiimis mõjutavad veorganismide elutsüklit ning levikut (Auffray *et al.* 2023). See mõju on eriti tähelepanev lõhilaste puhul, kes on kohastunud eluks kitsas temperatuurivahemikus (Angilletta *et al.* 2002). Veetemperatuur mõjutab lõhilaste füsioloogiat ja käitumist, nagu arengu- ning kasvukiirus ja rändedünaamika (Jonsson & Labeelund 1993). Kõrge veetemperatuur ning sellest tulenev madalam lahustunud hapnikuhulk tõstab lõhilaste ainevahetuslikku energiakulu ning limiteerib kalade aktiivsust (Brett 1964). Lõhe ja forelli optimaalne kasvutemperatuur on vastavalt 16 - 20 °C ja 13 – 17°C (Joonis 9), seejuures on mediaanne letaaltemperatuur vastavalt 27.8 °C ja 24.7 °C (Elliott 1991, Jonsson & Jonsson 2009).



Joonis 9. Forelli (a) ning lõhe (b) temperatuuritolerantsi graafikud. Kasvupiirkond tähistab liikide optimaalset kasvutemperatuuri piirkonda. Tolerantsi piirkond tähistab temperatuuripiirkonda, mida liik on võimeline pikema aja vältel taluma. Mediaanne letaaltemperatuur tähistab temperatuuripiirkonda, mis on surmav pooltele isenditele katsepopulatsioonist teatud aja jooksul. Lõhe puhul on välja toodud mediaanse letaaltemperatuuri ajalised kestvused erinevate veetemperatuuride juures, mida liik talub enne kui temperatuur surmavaks muutub. Maksimaalne letaaltemperatuur tähistab temperatuuripiirkonda, mis on surmav kõikidele isenditele katsepopulatsioonist. Mida kõrgema temperatuuriga on kala aklimatiseerunud ehk kohanenud, seda kõrgemad on kriitilise temperatuuri piirkonnad (Elliott 1991).

Prognooside järgi on kliimasoojenemisest tulenevate muutuste osas suvine temperatuuritõus lõhilaste ellujäämusele kõige suurema negatiivse mõjuga (Jonsson & Jonsson 2009, Moore *et al.* 2012). Siinkohal on paisude näol tegemist võimendava faktoriga, kus ülevoolsete paisude mõju avaldub keskmiste veetemperatuuride tõusus allavoolu jäävatel jõelõikudel. See väljendub suurenenud päevastes veetemperatuuride kõikumistes ning ekstreemsete soojaperioodide esinemissageduse ning ajalise kestvuse tõusus (Sinokrot *et al.* 1995, Maheu *et al.* 2016b, Chandesris *et al.* 2019). Eesti näitel ilmestab seda hästi Põltsamaa jõel asuv madal kuid üsna suure veepeeglika Ao paisjärv, kus suvine veetemperatuuri erinevus üles- ja allavoolu paisjärve küündib suvistel ekstreemperioodidel koguni 7 kraadini (vt. ptk. 5). Paisudest tulenev soojusreostuse ulatus allavoolu on seejuures sõltuv põhjaveetoite lisandumisest jõe pikiprofilis.

Temperatuuri tõustes võivad mitmed haigustekitajad muutuda virulentsemaks, samal ajal on lõhilased kõrgete temperatuuride tõttu stressis ja nende vastupanuvõime patogeenidele ning haigustele on langenud (Marcogliese 2001). Haiged kalad satuvad suurema tõenäosusega kiskluse ohvriks ning on vähem võimelised täitma olulisi funktsioone, nagu toitumine, ränne ja territooriumi kaitse (Jonsson & Jonsson 2009). Seejuures esineb mitmes Eesti lõhilaste jões suvel paisudest allavoolu jäävatel jõelõikudel temperatuuriperioode, mis on väljaspool nende liikide kasvuoptimumi ning liginevad mediaanse letaaltemperatuurini forelli puhul (vt. ptk. 5). Seega mõjutab paisudest tulenev soojusreostus allavoolu jäävates jõelõikudes oluliselt lõhilaste elutegevust, seda eriti juhul kui allavoolu jäävas jõeosas puudub märkimisväärne põhjaveetoite, mis vett jahutaks. Allikatoite sissekanne võib samas pakkuda ka refuugiumi ehk pagulat, kus lõhilased saavad (paisude poolt intensiivistatud) ebasoodsate keskkonnatingimuste eest varjupaika otsida (Breau *et al.* 2007, Dugdale *et al.* 2016, Corey *et al.* 2020, Wilbur *et al.* 2020).

Paisude mõju vooluhulkadele

Prognoositud kliimamuutuste mõju Eesti vooluveekogudele seisneb peamiselt suvise veetemperatuuri tõusus, toitainete ärakande suurenemises, maksimaalse ning minimaalse äravoolu ühtlustumises ning suurenenud vooluhulgas miinimumäravooluperioodidel (Nõges *et al.* 2012). Samas eeldatakse, et kliimamuutuste mõjul toimub oluline äravoolu vähenemine aprillis ning mais, tuues kaasa suvise miinimumäravooluperioodi pikenemise kevade poole

(Nõges *et al.* 2012). Eesti osas puuduvad kindlad andmed paisude mõjust vooluveekogude hüdroloogilisele režiimile, kuid on teada et madalad ülevoolupaisud võimendavad vooluhulkade vähenemist miinimumäravooluperioodidel (Hoess *et al.* 2022). Seetõttu on tõenäoline, et veekasutuse poolt põhjustatud surve kombineeritult kliimasoojenemisega intensiivistab lähima 20 aasta jooksul ka Eestis suviste vooluhulkade vähenemist paisutatud vooluveekogudel, millele võib pikemas perspektiivis lisanduda ka paisude negatiivne mõju kevadiste miinimumäravoolude perioodil. Seejuures sagenevad paratamatult ajavahemikud, kus ei ole võimalik tagada sanitaarvooluhulka paisudest allavoolu. Madalveeperioodid on üheks peamiseks lõhilaste vastsete ja tähnikute ning ühtlasi laskujate arvukuse vähendajaks (Hvidsten *et al.* 2015, Jespersen *et al.* 2021). Esiteks võib madalveeperioodide pikenemine ohustada lõhe ja forelli järelkasvu läbi kudepesade kuivalejäämise, mistõttu hukkub koorumata mari. Teiseks mõjutab paisude poolt intensiivistatud vooluhulkade vähenemine lõhilasi madalveeperioodidel ka läbi vähenenud elupaigakasutuse. Madalveeperioodide esinemisel migreeruvad tähnikud sügavamatesse basseinidesse ja lompidesse (Huntingford *et al.* 1999) ning tõuseb kiskluse risk (Jonsson & Jonsson 2009). Vooluhulkade vähenemine tõstab ka patogeenidega tabandumise ohtu, kuna kalad koonduvad väikeste alade peale kokku, mis tõstab patogeenide edasikandumise ning haiguspuhangute tekkimise tõenäosust (Schisler *et al.* 1999). Seetõttu on tõenäoline, et suureneb suremus läbi patogeenidega tabandumise ning tapvate haiguspuhangute esinemise. Väikestes rannikuojudes on täheldatud vooluhulkade vähenemisel ka samasuviste forellide rännet riimvette (Landergrén 2004). Enne smoltifitseerumist riimvette laskumine tõstab seejuures suremust seoses noorjärkude limiteeritud osmoregulatsioonivõimega (Jonsson & Jonsson 2009), lisaks tõuseb merekeskkonnas tõenäosus sattuda mitmete röövlindude, nagu kajakate ning kormoranide saagiks. Suvise madalveeperioodi pikenemine ning veetemperatuuri tõus võib mõjutada ka smoltifitseerumise ning riimvette laskumise ajastust (Vehanen *et al.* 2023).

Paisude mõju gaasirežiimile

Vees lahustunud hapnikuhulk on üks peamisi veekvaliteedi näitajaid ning olulisemaid biogeokeemiliste protsesside ja elustiku kujundajaid. Lahustunud hapniku hulka vees mõjutavad nii füüsikalised (temperatuur ja turbulents) kui ka bioloogilised mehhanismid (fotosüntees ja hingamine) (Allan *et al.* 2021). Nende mehhanismide muutmine mõjutab gaasirežiimi ja vooluveekogude võimet töödelda ning transportida orgaanilist ainet ning toitaineid (Allan *et al.* 2021). Paisud vähendavad vee turbulentsi ja atmosfäärse hapniku

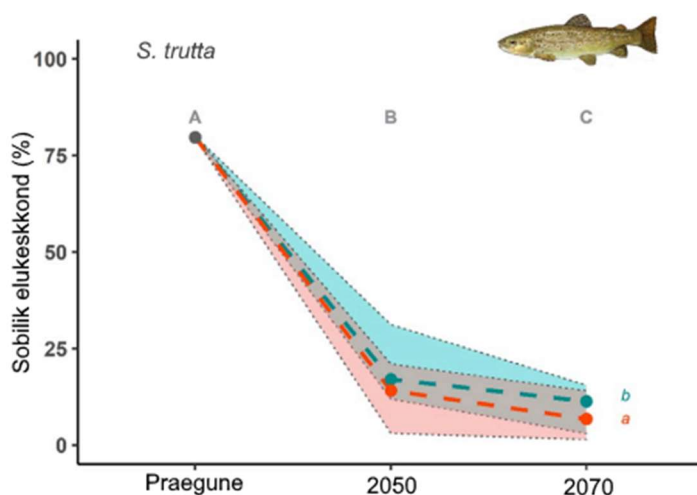
segunemist läbi veevoolu takistamise, suurendavad primaarproduksiooni ning lagunemisprotsesse, soodustavad setete kuhjumist ja tõstavad veetemperatuuri (Uehlinger 2000, Lessard & Hayes 2003, Maxted *et al.* 2005). Seega võib paisjärvesid käsitleda kui eraldiseisvaid, sageli eutroofseid ökosüsteeme, mis muudavad allavoolu jääva jõeosa ööpäevase ning sesoonse hapnikurežiimi ebastabiilsemaks ning jahedaveelistele organismidele vähem sobivaks. See väljendub läbi päevase fotosünteesi ajal toimuva hapniku üleproduksiooni. Samal ajal toimub öösel hapniku intensiivne tarbimine, põhjustades hapnikudefitsiiti. Paisjärves kuhjunud setetes toimub orgaanilise aine lagunemine, mis aitab kaasa hüpoksia tekkele ning sesoonselt võib esineda hapniku defitsiiti, seda eriti sügistalvisel perioodil, kui toimub vetikate lagunemine. Madalam lahustunud hapniku sisaldus tõstab lõhilaste ainevahetuslikku energiakulu ning limiteerib kalade aktiivsust (Brett 1964). Hapnikuolude halvenemine mõjutab negatiivselt ka zooplanktoni ja põhjaloomastiku biomassi (Doubek *et al.* 2019), mis omakorda vähendab noorkalade toidubaasi. Kliima soojenemine põhjustab ka seisuveekogude kiirenenud eutrofeerumist (Ficke *et al.* 2007), mistõttu intensiivistub paisude ja paisjärvede negatiivne mõju vooluveekogude gaasirežiimile veelgi.

Paisude mõju elupaikadele

Inimesepoolse veekasutuse tagajärjel on vooluveekogud läbi rändetakistuste loomise kõige fragmenteeritumad ökosüsteemid maailmas (Jager *et al.* 2001). Rändetakistused mõjutavad ökosüsteemide terviklikkust ning vee-elustikku negatiivselt tänu elupaikade killustumisele (Petts 1984, Ward & Stanford 1987, Kanehl *et al.* 1997). Elupaikade killustumine vähendab populatsioonide suurust ja elukäigu strateegiate mitmekesisust (Ligon *et al.* 1995, Beechie *et al.* 2006). Elupaikade killustatuse pikaajaline mõju seisneb asurkondade geneetilise mitmekesisuse languses ning pidurdab võimet adapteeruda muutuvate keskkonnatingimustega (Hanski & Gaggiotti 2004). Juhuslikust geenitriivist on eriti mõjutatud ülesvoolu rändetakistust asuvad väikesed isoleeritud populatsioonid, mistõttu on suurenenud tõenäosus selliste asurkondade väljasuremiseks (Swatdipong *et al.* 2010, Junker *et al.* 2012, Gousskov *et al.* 2016). Eriti selgelt joonistub killustumise negatiivne mõju välja anadroomsete liikide osas, nagu näiteks lõhe ja meriforell, kellel sageli puudub rändetakistuste tõttu ligipääs neile paljunemiseks sobivatele elupaikadele (Ligon *et al.* 1995). Anadroomsete lõhilaste asurkonnad on seotud peamiselt kindlate kodujõgedega, mistõttu elupaikade killustumine võib omakorda viia reproduktiivse isolatsioonini (Van Leeuwen *et al.* 2018). Lisaks ei võimalda rändetakistused migreeruda jõgede ülemjooksudele ning ülesvoolu jäävatesse

kõrvalharudesse, mis võivad sageli pakkuda soodsamaid elutingimusi ning soojeneva kliima kontekstis ka refuugiime ehk pagulaid, kus on säilinud sobilikud elutingimused liikide ellujäämiseks. Kuigi läbi kalapääsude rajamise on mingil määral tagatud lõhilaste ränne ülesvoolu jäävatesse jõeosadesse ning see vähendab elupaikade killustumist, jäävad alles ülejäänud paisudest tulenevad negatiivsed keskkonahäiringud. Samuti põhjustavad paisjärved sageli lõhilaste noorjärkude kõrget suremust kiskluse tõttu. Näiteks on leitud, et ligi pool laskuvatest lõhe smoltidest kes paisjärve läbivad, langevad röövkalade (Eestis peamiselt haugi), lindude ning imetajate saagiks (Mensing *et al.* 2023). Ei ole võimalik täpselt prognoosida, millisel määral mõjutab paisude poolt tekitatud elupaikade killustumine lõhilaste asurkondi järgmise paarikümne aasta jooksul. Siiski on selge, et kui olukord ei muutu läbi rändetakistuste eemaldamise, süveneb juhusliku geenitriivi mõju ning geneetilise mitmekesisuse langus. Isoleeritud asurkonnad võivad teatud määral hääbuda. Samuti ei tõuse arvukus lõhilaste populatsioonides, mis on saavutanud limiteeritud elupaigakasutuse tõttu oma maksimaalse potentsiaali, näiteks väikeste vooluhulkadega jõed ja ojad, mis on näiteks anadroomsete forellipopulatsioonide tähtsaks sigimispaiaks.

Mõõduka ning pessimistliku kliimastsenaariumi (RCP 4.5 ja 8.5) keskmiste prognooside järgi eeldatakse, et Kesk-Euroopas kaob järgmise 50 aasta jooksul kuni 72.3 % forellile sobilikest elupaikadest (Basen *et al.* 2022, Ros *et al.* 2021, Joonis 10).



Joonis 10. Forellile sobilike elupaikade kadumine Kesk-Euroopas (Lõuna Saksamaal) RCP 4.5 (roheline) ja 8.5 (punane) kliimastsenaariumite järgi aastani 2070. Andmed põhinevad 13 erineva kliimamudeli mediaanide (punktid, katkendjoon) ning tõenäolisel variatsioonireal (25 – 75 % kvartiilide vahe, varjutatud ala). Olulised muutused ajavahemike vahel on näidatud trükitähtedega (Basen *et al.* 2022).

Kuigi Põhja – Euroopas on lõhilaste arvukus kliimamuutustest tingitult kasvutrendis, on näiteks Rootsi lõunapoolsetes regioonides (55 – 60 laiuskraadil) forelli keskmine arvukus viimase 30 aasta jooksul märkimisväärselt langenud (Donadi et al. 2023). Selle põhjuseks on suviste vooluhulkade langus koos ekstreemsete soojaperioodide esinemisega (Donadi et al. 2023). Kuigi Eestis puuduvad pikaajaliste vaatlusandmete põhjal tehtud analüüsid jõgede elustiku muutuste osas, on prognoositud et kümnendi keskel saabub regioonis veevaene periood (Nõges et al. 2012). Paisud on siinkohal võimendavaks faktoriks ning tõenäoliselt süvendavad lähitulevikus kliimamuutuste poolt põhjustatud negatiivseid keskkonnahäiringuid, nagu suvine veetemperatuuri tõus, hapnikuolude halvenemine, vooluhulkade vähenemine miinimumäravooluperioodil ning miinimumäravooluperioodide pikenemine. Samuti ei võimalda paisud külmaveelistel liikidel asustada soodsamaid elukeskkondasid ning takistavad ligipääsu pagulatele. Paisudest tulenevad negatiivsed ilmingud peaksid teoreetiliselt mõjutama ka *T. bryosalmonae* esinemist ning PKD kulgu, kuid paisude mõju parasiidi esinemisele ning haigustunnustele pole siiani uuritud. Paisude mõju vooluveekogudele ning lõhilastele on kokkuvõtvalt esitatud tabelis 1.

Tabel 1. Paisude mõju vooluveekogudele ning lõhilastele.

Paisude mõju vooluveekogudele	Mõju lõhilastele
1. Miinimumäravooluhulkade vähenemine	Elupaikade vähenemine Suurenenud konkurents Suurenenud kisklus Hapnikuolude halvenemine Suurenenud haiguspuhangute tõenäosus Suurenenud suremus
2. Muutused gaasirežiimis	Hapnikuolude halvenemine Suurenenud metaboolne stress Aktiivsuse langus
3. Veetemperatuuri tõus	Hapnikuolude halvenemine Metaboolne stress Aktiivsuse langus Suurenenud patogeenide virulentsus Vähenenud vastupanuvõime patogeenidele Suurenenud kisklus Suurenenud suremus
4. Elupaikade killustumine	Elupaikade vähenemine Arvukuse langus Juhusliku geenitriivi suurenemine Geneetivahetuse vähenemine Vähenenud ligipääs pagulatele

3 Uuringu hüpoteesid

Vaatamata mitmetele varasemale *T. bryosalmonae* uuringule Eestis, pole paisjärvede otsest mõju vohandilise neeruhaiguse kulgemisele põhjalikult uuritud ning sellekohased andmed puuduvad ka mujalt maailmast. Lähtudes varasemalt kirjeldatud PKD ja temperatuuri seostest ja meie varasemate välitööde käigus tehtud tähelepanekutest, testisime käesoleva uuringu raames nelja nullhüpoteesi:

H1: Paisud ja paisjärved ei tõsta oluliselt vooluveekogude suvist veetemperatuuri;

H2: *T. bryosalmonae* sagedus ei erine paisudest ja paisjärvedest üles- ja allavoolu jäävates jõelõikudes;

H3: *T. bryosalmonae* arvukus (nakatumise intensiivsus) ei erine paisudest ja paisjärvedest üles- ja allavoolu jäävates jõelõikudes;

H4: Vohandilise neeruhaiguse sümptomid ei erine üles- ja allavoolu jäävates jõelõikudes.

4 Materjal ja metoodika

Uuritud paisud, paisjärved ning seirekohad

Aastatel 2022 ning 2023 uuriti käesoleva projekti raames kuueteistkümnest paisust üles- ja allavoolu jäävaid jõelõike kokku neljateistkümmel jõel ja ojal, et hinnata paisude ning paisjärvede mõju veetemperatuurile, lõhilaste vahandilise neeruhaiguse ning parasiit *T. bryosalmonae* esinemisele ja arvukusele. Et võrrelda paisude võimalikult otsest mõju eelpool nimetatud parameetritele, valiti uuringu kohad sõltuvalt lõhilaste sigimisalade paiknemisest võimalikult lähedal paisjärvedest üles- ja allavoolu. PKD osas esineb liikide vahelisi erinevusi nii parasiidi paljunemises kui haigustunnuste avaldumises lõhilastest peremeesorganismides. Seepärast valiti võrreldavate andmete saamiseks uurimisobjektiks forell. Tegu on liigiga, keda esineb nii ranniku- kui sisemaajõgedes ning kalapääsude puudumisel isegi paisudest ülesvoolu olevate isoleeritud asurkondadena. Samuti on forell lõhest haigustundlikum. Järgnevalt on välja toodud uuringuks valitud paisude ja paisjärvede parameetrid ning seirekohtade asukohad.

Ahja jõgi, Saesaare paisjärv

Ahja jõel, ligikaudu 50 km suudmest asuv Saesaare paisjärv on kaladele ületamatu rändetakistus. Tegu on ainukese paisuga, mida seirati käesoleva uuringu käigus kahel järjestikusel aastal. Kuna 2022. aastal ei õnnestunud Saesaare paisjärvest allavoolu tabada ühtegi samasuvist jõeforelli, teostati katsepüügid ka 2023. aasta augusti lõpus, kuid ka need ei andnud tulemust. Seejuures oli püügilõigu pikkus üle 1 kilomeetri, alates Suur-Taevaskoja ripp sillast kuni Saesaare paisuni. Seetõttu ei ole võimalik hinnata Saesaare paisu mõju parasiidi arvukusele ning haigustunnuste avaldumisele allpool paisjärve, kuna allavoolu puudub võrdluseks jätkusuutlik jõeforelli asurkond. Siiski tabati mõned vanemad isendid, mis näitab, et jõeforell on allpool Saesaare paisu olemas, kuid augusti lõpus puudus uuritava lõigul kahel järjestikusel aastal samasuviste forellide järelkasv. 2022. aasta välitööde käigus leiti jõe vasakul kaldal oleva hüdroelektrijaama väljavoolukanalist ka massiline sammalloomade koloonia. Lisaks jõeforellile elutseb lõhilastest Ahja jões teadaolevalt ka harjus, keda uuringu käigus teostatud elektripüükide käigus samuti ei tabatud. Varasemalt on teada vahandilise neeruhaiguse põhjustaja *T. bryosalmonae* esinemine Ahja jões Saesaare järvest ülesvoolu Valgemetsas (Kahar 2022).

Saesaare järv

Kaugus suudmest (km)	50
Paisutuse kõrgus (m)	8.5
Keskmine sügavus (m)	4
Veepeegli pindala (ha)	48.5
Läbivoolav veekogu	Ahja jõgi VEE1047200
Alumine seirepunkt, kaugus suudmest (km); (N,E)	Suur-Taevaskoda, 49; 58°06'30.1", 27°02'59.0"
Ülemine seirepunkt, kaugus suudmest (km); (N,E)	Valgemetsa raudteesild; 62.6; 58°08'39.6", 26°58'30.1"
<i>T. bryosalmonae</i> esinemine	Varasema informatsiooni alusel olemas

Elva jõgi, Hellenurme paisjärv

Elva jõel 47.6 km suudmest asuv Hellenurme paisjärv on kaladele ületamatu rändetakistus ning jagab jões elutseva jõeforelliasurkonna ülem- ning keskjooksu vahel kaheks. Elva jõe ülemjooksul asub veel kaks ületamatut paisu, Elva küla pais ning Loodi pais, mõlema kõrguseks 2 meetrit (Järvekülg *et al.* 2018). Kuna Hellenurme järvest ülesvoolu asub isoleeritud jõeforelliasurkond, on võimalik hinnata paisjärve otsest mõju parasiidi arvukusele ning vahandilise neeruhaiguse intensiivsusele. Allpool Hellenurme paisu elutseb ka aastal 2019 introductseeritud harjuse asurkond. Varasemalt puuduvad andmed vahandilise neeruhaiguse haigustekitaja *T. bryosalmonae* esinemise kohta Elva jões.

Hellenurme paisjärv

Kaugus suudmest (km)	47.6
Paisutuse kõrgus (m)	2.4
Keskmine sügavus (m)	1.5
Veepeegli pindala (ha)	5.5
Läbivoolav veekogu	Elva jõgi VEE1036500
Alumine seirepunkt, kaugus suudmest (km); (N,E)	Lustimäe koole, 45.6; 58°08'33.8", 26°23'51.7"
Ülemine seirepunkt, kaugus suudmest (km); (N,E)	Maratoni sild, 51.3; 58°06'54.8", 26°23'17.7"E
<i>T. bryosalmonae</i> esinemine	Varasem informatsioon puudub

Loobu jõgi, Kadrina paisjärv ja Undla veskijärv

Loobu jõe ülemjooksul asuvad kaks järjestikust paisu. Kaladele ületamatu, 49.2 km suudmest paiknev Undla veskijärve pais ja 3 km ülesvoolu asetsev kalapääsuga Kadrina pais. Kahe paisu vahelisel jõelõigul jõeforelli sigimist tõendatud ei ole (Kesler *et al.* 2017). Kuna Undla pais on kaladele ületamatu, asub ülesvoolu isoleeritud jõeforelli asurkond. Allavoolu, 28.5 km suudmest asetseb kalapääsuga 2 meetri kõrgune Loobu pais ja 2.8 ha veepeegli paisjärv.

Loobu jões elutseb lõhilastest lõhe, forell ja harjus. Varasemalt teostatud uuringute käigus on tõendatud vohandilise neeruhaiguse põhjustaja esinemine Loobu jõe alamjooksul.

Kadrina paisjärv

Kaugus suudmest (km)	52.3
Paisutuse kõrgus (m)	0.9
Keskmine sügavus (m)	-
Veepeegli pindala (ha)	15.5
Läbivoolav veekogu	Loobu jõgi VEE1077900
Alumine seirepunkt, kaugus suudmest (km); (N,E)	Undla paisu alune lõik, 49; 59°21'00.5", 26°06'31.8"
Ülemine seirepunkt, kaugus suudmest (km); (N,E)	Neeruti mõis, 55.9; 59°18'46.5", 26°09'53.4"E
<i>T. bryosalmonae</i> esinemine	Varasema informatsiooni alusel olemas

Undla veskijärv

Kaugus suudmest (km)	49.2
Paisutuse kõrgus (m)	2.2
Keskmine sügavus (m)	-
Veepeegli pindala (ha)	0.5
Läbivoolav veekogu	Loobu jõgi VEE1077900
Alumine seirepunkt, kaugus suudmest (km); (N,E)	Undla paisu alune lõik, 49; 59°21'00.5", 26°06'31.8"
Ülemine seirepunkt, kaugus suudmest (km); (N,E)	Neeruti mõis, 55.9; 59°18'46.5", 26°09'53.4"E
<i>T. bryosalmonae</i> esinemine	Varasema informatsiooni alusel olemas

Mustoja , Vihula paisjärv ja Vihula veskijärv

Mustoja keskjooksul asuvad lähedikkudele kaks kaladele ületamatut paisjärve, alumine Vihula veskijärv ning ülemine Vihula paisjärv. Paisjärvedest ülesvoolu asub isoleeritud jõeforelli asurkond. Vihula veskijärvest allavoolu asuv 6.5 km pikkune jõeosa on elupaigaks nii lõhele kui forellile (Järvekülj *et al.* 2008). Kuna Vihula veskijärve paisutuse mõju ulatub ülesvoolu kuni Vihula paisjärveni, on kahte paisjärve võimalik vaadelda ühtse süsteemina ning hinnata mõlema paisjärve kumulatiivset mõju allavoolu veetemperatuurile, parasiidi arvukusele ning vohandilise neeruhaiguse intensiivsusele. Varasemalt on tõendatud *T. bryosalmonae* esinemine Mustoja alamjooksul, kuid mitte ülemjooksul.

Vihula paisjärv

Kaugus suudmest (km)	6.5
Paisutuse kõrgus (m)	6
Keskmine sügavus (m)	3.68
Veepeegli pindala (ha)	10.6
Läbivoolav veekogu	Mustoja VEE1076000
Alumine seirepunkt, kaugus suudmest (km); (N,E)	Jahimaja, 5; 59°33'09.9", 26°10'59.3"
Ülemine seirepunkt, kaugus suudmest (km); (N,E)	Antsu koole, 10.2; 59°31'48.0", 26°10'44.4"
<i>T. bryosalmonae</i> esinemine	Varasema informatsiooni alusel olemas

Vihula veskijärv

Kaugus suudmest (km)	8.2
Paisutuse kõrgus (m)	2.55
Keskmine sügavus (m)	-
Veepeegli pindala (ha)	2.2
Läbivoolav veekogu	Mustoja VEE1076000
Alumine seirepunkt, kaugus suudmest (km); (N,E)	Jahimaja, 5; 59°33'09.9", 26°10'59.3"
Ülemine seirepunkt, kaugus suudmest (km); (N,E)	Antsu koole, 10.2; 59°31'48.0", 26°10'44.4"
<i>T. bryosalmonae</i> esinemine	Varasema informatsiooni alusel olemas

Nõmme jõgi, Nõmme veskijärv

Nõmme jõgi on rohke allikatoitega ja jahedaveeline. Põltsamaa jõest 6 km kaugusel asuv Nõmme veskijärve pais on tänu kalapääsule kaladele ületatav ning paisjärvest üles- ja allavoolu elutseb ka jõeforelli asurkond. Nõmme Veskijärve mõjualas asub ka Nõmmeveski kalakasvatus, mille väljavool suubub Nõmme jõkke paremalt kaldalt vahetult kalapääsu all. Varasemalt puuduvad andmed vohandilise neeruhaiguse haigustekitaja *T. bryosalmonae* esinemise kohta Nõmme jões.

Nõmme veskijärv

Kaugus suudmest (km)	6
Paisutuse kõrgus (m)	1
Keskmine sügavus (m)	-
Veepeegli pindala (ha)	5.7
Läbivoolav veekogu	Nõmme jõgi VEE1030200
Alumine seirepunkt, kaugus suudmest (km); (N,E)	Vahetult allavoolu, 5.9; 59°02'32.8", 26°13'29.7"
Ülemine seirepunkt, kaugus suudmest (km); (N,E)	Tartu-Rakvere maantee, 7; 59°02'42.1", 26°14'20.1"
<i>T. bryosalmonae</i> esinemine	Varasem informatsioon puudub

Pärlijõgi, Alaveski paisjärv

Pärli jõe alamjooksul asuv Alaveski järve pais on tänu kalapääsule kaladele ületatav. Alaveski järvest 1 km ülesvoolu asub 1.5 meetrit kõrge Mäeveski pais, millel on samuti kalapääs. Mäeveski paisu mõjuala ülesvoolu on tagasihoidlik, osa veest on suunatud paremal kaldal asuvasse tiiki, siiski ei oma see oluliselt negatiivset mõju vooluhulkadele (Järvekülg & Leiner, 2019). 0.23 hektari suuruse tiigi väljavool Pärlijõkke on 170 meetrit Mäeveski paisust allavoolu. Jõe keskjooksul asub ka Saarlase pais, kuid viimastel andmetel ei ole pais funktsionaalne. Jões elutseb forelli ning harjuse asurkond, märkimisväärne on ka meriforelli sigimine Pärlijõe alamjooksul. Varasemalt puuduvad andmed *T. bryosalmonae* esinemise kohta Pärlijões.

Alaveski järv

Kaugus suudmest	6
Paisutuse kõrgus (m)	-
Keskmine sügavus (m)	-
Veepeegli pindala (ha)	0.5
Läbivoolav veekogu	Pärlijõgi VEE1155700
Alumine seirepunkt, kaugus suudmest (km); (N,E)	Luhametsa - Tsooru sild, 1.8; 57°45'23.6", 26°45'55.6"
Ülemine seirepunkt, kaugus suudmest (km); (N,E)	Mäeveski kalapääs; 6.1; 59°02'42.1", 26°14'20.1"
<i>T. bryosalmonae</i> esinemine	Varasem informatsioon puudub

Pedja jõgi, Mällu veskijärv ja Käruveski pais

Pedja jõel asuv Mällu veskijärv asub jõe ülemjooksul, jõe lähtest Simuna allikatest ainult 1.01 km allavoolu. Seega ei ole võimalik hinnata Mällu veskijärve otsest mõju parasiidi arvukusele ning vohandilise neeruhaiguse intensiivsusele, kuna paisjärv on kaladele ületamatu ning ülesvoolu asuvas lühikeses jõelõigus puudub võrdluseks vajalik jõeforelli asurkond. Varasemalt teostatud uuringute käigus on tõendatud vohandilise neeruhaiguse põhjustaja esinemine Mällu paisjärvest allavoolu, mistõttu on võimalik, et paisjärv suurendab parasiidi arvukust ning vohandilise neeruhaiguse arengut allavoolu jääval jõelõigul. Seetõttu toome siin välja ka Mällu paisjärve olulisemad näitajad.

Mällu veskijärv

Kaugus suudmest (km)	123
Paisutuse kõrgus (m)	1.6
Keskmine sügavus (m)	-
Veepeegli pindala (ha)	4.3
Läbivoolav veekogu	Pedja jõgi VEE1023700
Alumine seirepunkt, kaugus suudmest (km); (N,E)	Kõrvelaane veskikoht, 105.6; 57°45'23.6", 26°45'55.6"
Alumine seirepunkt, kaugus suudmest (km); (N,E)	Karaski – Luhe sild, 114.8; 58°56'52.8", 26°30'25.4"
<i>T. bryosalmonae</i> esinemine	Varasema informatsiooni alusel olemas

Mällu paisjärvest 13.9 km allavoolu asub Käruveski pais, mis on samuti kaladele ületamatu rändetakistus (Järvekülge *et al.* 2021). Kuna Mällu veskijärve ning Käruveski paisu vahel eksisteerib isoleeritud jõforelli asurkond, on võimalik hinnata Käruveski paisu otsest mõju parasiidiarvukusele ning vohandilise neeruhaiguse intensiivsusele läbi üles- ja allavoolu teostatud seire. Käruveski paisu kohal asub Käruveski kalakasvandus, mille läbivoolutiikide kogupindala on ligikaudu üks hektar. Varasemalt tehtud uuringute käigus on tõendatud *T. bryosalmonae* esinemine nii Käruveski paisust üles- kui allavoolu.

Käruveski pais

Kaugus suudmest (km)	109.1
Paisutuse kõrgus (m)	1.6
Keskmine sügavus (m)	-
Veepeegli pindala (ha)	1
Läbivoolav veekogu	Pedja jõgi VEE1023700
Alumine seirepunkt, kaugus suudmest (km); (N,E)	Kõrvelaane veskikoht, 105.6; 57°45'23.6", 26°45'55.6"
Ülemine seirepunkt, kaugus suudmest (km); (N,E)	Karaski – Luhe sild, 114.8; 58°56'52.8", 26°30'25.4"
<i>T. bryosalmonae</i> esinemine	Varasema informatsiooni alusel olemas

Põltsamaa jõgi, Ao paisjärv

Põltsamaa jõe ülemjooksul asuv Ao pais on tänu kalapääsule kaladele ületatav, seejuures voolab enamus vooluhulgast madalveeperioodil läbi kalapääsu. Siiski on paisjärve probleemiks suur setete hulk, massiline vetikate vohamine ning temperatuurireostus. Kuigi paisust vahetult allavoolu olevas kiirevoolulises jõesosas õnnestus seirepüügi käigus tabada mõned samasuvised forellid, oli kogu 200 meetrine püügilõik Ao paisust allavoolu äärmiselt liigi- ning kalavaene. Paisjärvest 1.5 kilomeetrit allavoolu asub ka madalam Ao alumine pais, mis on kaladele ületatav. Kahe paisu vahepeal suubub Põltsamaa jõkke Nõmme jõgi, mis tõenäoliselt

parandab oluliselt jõe veekvaliteeti. Ao paisjärvest üles- ja allavoolu eksisteerib jõforelli asurkond. Varasemalt puuduvad andmed *T. bryosalmonae* esinemise kohta Põltsamaa jões.

Ao paisjärv

Kaugus suudmest	112
Paisutuse kõrgus (m)	1.3
Keskmine sügavus (m)	3.1
Veepeegli pindala (ha)	10.3
Läbivoolav veekogu	Põltsamaa jõgi VEE1030000
Alumine seirepunkt, kaugus suudmest (km); (N,E)	Vahetult allavoolu, 111.9; 59°00'22.7", 26°12'27.7"
Ülemine seirepunkt, kaugus suudmest (km); (N,E)	Kiltsi – Nõmme sild, 112; 59°03'30.8", 26°10'38.8"
<i>T. bryosalmonae</i> esinemine	Varasem informatsioon puudub

Rannametsa jõgi, Laiksaare paisjärv

Rannametsa jõe ülemjooksul asuv Laiksaare pais ning paisjärv asub 15.4 km suudmest. Tänu 2012. aastal rajatud kalapääsule ei ole kalade ränne takistatud. Rannametsa jõgi on piirkonnas oluline meriforelli sigimisjõgi, seda eriti allpool Timmkanali suuet. Ülemjooksul on jõgi küllaltki veevaene ning vaatamata hea kvaliteediga sigmisalade esinemisele võib vooluhulk Laiksaare järvest üles- ning allavoolu põuperioodidel olematuks muutuda (Järvekülge et al. 2015). Varasemalt puuduvad andmed vohandilise neeruhaiguse põhjustaja *T. bryosalmonae* esinemise kohta Rannametsa jões, kuid parasiiti on leitud Timmkanalist (Dash & Vasemägi, 2014), mis suubub Rannametsa jõkke alamjooksul

Laiksaare järv

Kaugus suudmest (km)	15.4
Paisutuse kõrgus (m)	2.5
Keskmine sügavus (m)	-
Veepeegli pindala (ha)	1.2
Läbivoolav veekogu	Rannametsa jõgi VEE1150800
Alumine seirepunkt, kaugus suudmest (km); (N,E)	Vahetult allavoolu; 15.2; 58°05'46.5", 24°40'02.7"
Ülemine seirepunkt, kaugus suudmest (km); (N,E)	RMK Laiksaare, 15.8; 58°05'40.3", 24°40'23.6"
<i>T. bryosalmonae</i> esinemine	Varasem informatsioon puudub

Selja jõgi, Päide paisjärv

Selja jõe keskjooksul, 39.1 ja 39.5 km suudmest asuvad Päide paisud koosnevad kahest järjestikusest paisutusest kõrgustega 1.05 ja 1.5 m (Järvekülge et al. 2008). Tegu on kaladele ületamatute rändetakistustega. Selja jõgi on lõhe ja forelli elupaigaks ning avatud

sigimisirändeks kuni Päideni. Päide järvest ülesvoolu asub isoleeritud jõeforelli asurkond, mistõttu on võimalik hinnata Päide paisu mõju parasiidi arvukusele ning vohandilise neeruhaiguse väljakujunemisele. Varasemalt teostatud uuringute käigus on tõendatud vohandilise neeruhaiguse põhjustaja *T. bryosalmonae* esinemine Päide järvest allavoolu jääval Arkna lõigul.

Päide järv

Kaugus suudmest (km)	39.1
Paisutuse kõrgus (m)	1.05 + 1.5
Keskmine sügavus (m)	1.5
Veepeegli pindala (ha)	3.1
Läbivoolav veekogu	Selja jõgi VEE1074600
Alumine seirepunkt, kaugus suudmest (km); (N,E)	Arkna sild, 31.5; 59°23'27.4", 26°23'30.4"E
Ülemine seirepunkt, kaugus suudmest (km); (N,E)	Kloodi truup, 42.2; 59°22'31.5", 26°17'13.6"E
<i>T. bryosalmonae</i> esinemine	Varasema informatsiooni alusel olemas

Vainupea jõgi, Pajuveski paisjärv

Vainupea jõe alamjooksul, 2.76 km kaugusel suudmest asuv Pajuveski pais on läbi kalapääsu kaladele ületatav. Jõgi on peamiselt meriforelli sigimisalaks, suurem taastootmispotentsiaal asub Pajuveski järvest allavoolu (Järvekülg *et al.* 2008). Varasemalt teostatud uuringute käigus on tõendatud vohandilise neeruhaiguse põhjustaja *T. bryosalmonae* esinemine jõe alamjooksul.

Pajuveski järv

Kaugus suudmest (km)	2.8
Paisutuse kõrgus (m)	2.7
Keskmine sügavus (m)	-
Veepeegli pindala (ha)	0.6
Läbivoolav veekogu	Vainupea jõgi VEE1075800
Alumine seirepunkt, kaugus suudmest (km); (N,E)	Vahetult allavoolu; 2.5; 59°34'02.4", 26°15'28.7"
Ülemine seirepunkt, kaugus suudmest (km); (N,E)	Ongnõmme tee sild; 4.56; 59°33'44.8", 26°14'29.4"
<i>T. bryosalmonae</i> esinemine	Varasema informatsiooni alusel olemas

Vasalemma jõgi, Töökmani paisjärv

Vasalemma jõe keskjooksul, suudmest 32.5 km kaugusel asuv Töökmani (Laitse) pais on tänu kalapääsule kaladele ületatav. Jõe alamjooksul asuva Vanaveski paisu amortiseerumise tõttu on tegu kõige alumise paisuga Vasalemma jõel. Samuti on likvideerimisel Töökmani paisjärvest ülesvoolu, 34.8 km suudmest asetsev Ruila pais. Küll aga oli Ruila pais

funktsionaalne 2022. aastal toimunud välitööde ajal, seetõttu võis antud pais mõjutada ka käesoleva uuringu tulemusi. Ülesvoolu, 41.6 km suudmest asub ka 2.1 m kõrge kaladele ületamatu Kernu pais, mille veepeegli pindala on 14.6 ha (Järvekülg *et al.* 2014). Vasalemma jõgi on elupaigaks lõhele ja forellile, meriforelli sigimisrännet on täheldatud vähemalt Ruila paisuni. Varasemalt teostatud uuringute käigus on tõendatud *T. bryosalmonae* esinemine jõe alamjooksul.

Töökmani järv

Kaugus suudmest (km)	32.5
Paisutuse kõrgus (m)	1.1
Keskmine sügavus (m)	1.85
Veepeegli pindala (ha)	0.6
Läbivoolav veekogu	Vasalemma jõgi VEE1099200
Alumine seirepunkt, kaugus suudmest (km); (N,E)	Vahetult allavoolu, 33.3; 59°12'25.1", 24°25'06.7"
Ülemine seirepunkt, kaugus suudmest (km); (N,E)	Hobuniidu kinnistu; 34.7; 59°12'10.4", 24°26'10.6"
<i>T. bryosalmonae</i> esinemine	Varasema informatsiooni alusel olemas

Vigala jõgi, Kuusiku veehoidla

Vigala jõe ülemjooksul, 68.9 km suudmest asuv Kuusiku veehoidla on tänu kalapääsule kaladele ületatav (*Jõgede eeluuringud elupaikade parandamiseks...2023*). Kuna seirepüükide käigus tabati ülesvoolu olevast seirepunktist vaid üks samasuvine jõeforell, ei olnud võimalik võrrelda võimalikku haigustunnuste avaldumist ning parasiidi suhtelist arvukust Vigala jões. Samuti ei tabatud ühtegi jõeforelli Kuusiku paisust ülesvoolu teistes potentsiaalsetes peajõe sigimispäikades. Seetõttu sooritasime ülesvoolu püügi Rõue jões (Vigala vasaku kalda lisajõgi), mis suubub peajõkke 70.8 kilomeetrit suudmest. Varasemalt puuduvad andmed vohandilise neeruhaiguse põhjustaja *T. bryosalmonae* esinemise kohta Vigala ja Rõue jões.

Kuusiku veehoidla

Kaugus suudmest (km)	68.9
Paisutuse kõrgus (m)	2.15
Keskmine sügavus (m)	1.4
Veepeegli pindala (ha)	5.4
Läbivoolav veekogu	Vigala jõgi VEE1110400
Alumine seirepunkt, kaugus suudmest (km); (N,E)	Vahetult allavoolu, 95.5; 58°57'54.3", 24°43'01.4"
Ülemine seirepunkt, kaugus suudmest (km); (N,E)	Kehtnapere tee sild; 107.21; 58°55'25.7", 24°51'09.0"
<i>T. Bryosalmonae</i> esinemine	Varasem informatsioon puudub

Võhandu jõgi, Hutita veskijärv

Hutita veskijärv asub Vagula järve suubumisest 22.5 km ülesvoolu. Veskijärve pais on tänu kalapääsule kaladele ületatav. Võhandus elutsevad lõhilastest jõforell ja harjus. Varasemalt puuduvad andmed *T. bryosalmonae* esinemise kohta Võhandu jões. Hutita paisjärvest ülesvoolu olulised paisud puuduvad, kuid jõestikus on kõrge looduslike järvedede osakaal.

Hutita veskijärv

Kaugus suudmest (km)	22.5
Paisutuse kõrgus (m)	2.25
Keskmine sügavus (m)	-
Veepeegli pindala (ha)	2.1
Läbivoolav veekogu	Võhandu jõgi VEE1003000
Alumine seirepunkt, kaugus suudmest (km); (N,E)	Kalapääs; 22.4; 57°53'00.1", 26°44'32.5"
Ülemine seirepunkt, kaugus suudmest (km); (N,E)	Mikitajõe kinnistu, 27.8; 57°55'32.7", 26°45'05.5"
<i>T. Bryosalmonae</i> esinemine	Varasem informatsioon puudub

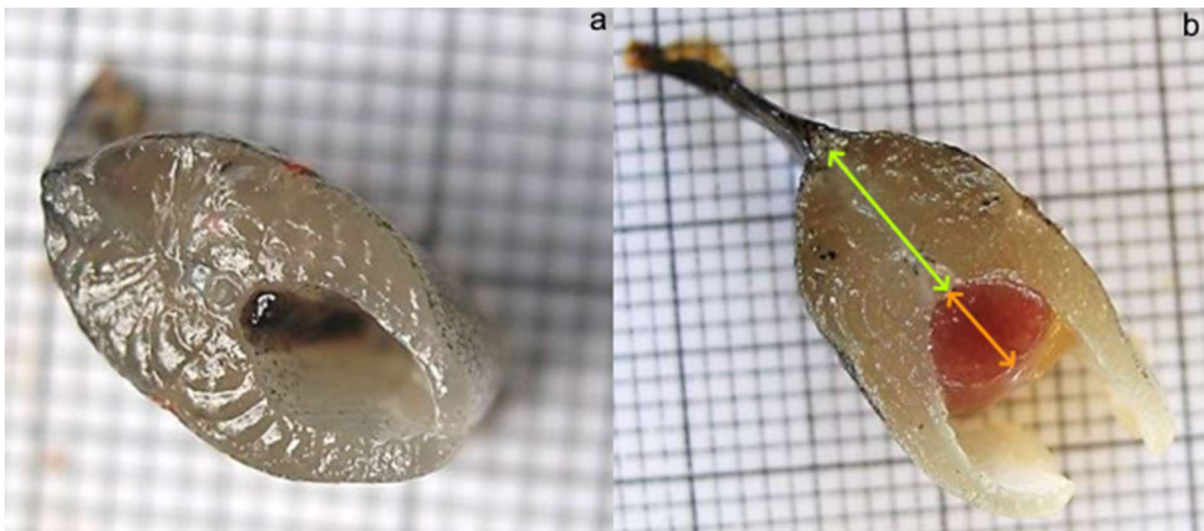
Proovide kogumine ja haigustunnuste hindamine

Välitööd toimusid 2022. aasta augusti lõpus ja septembri alguses ning 2023. aasta suve lõpus seirati lisaks Loobu jõel asuvaid Kadrina ning Undla paise ning korrati katsepüüke Ahja jõel, Saesaare paisjärve all. Proovide kogumisel kasutati dubleeritud vahendeid (kahvad, ämbrid, riietus jne.), vältimaks võimalikku parasiidi transporti veekogude sees või vahel. Kalad püüti veekogudest kasutades standardset teaduslikuks otstarbeks mõeldud elektripüügiagregaati ja meetodikat (eripüügiloa numbrid 10-1/22/42-2 ja 10-1/23/50-2). Võimalusel jäeti erinevate jõgede proovipüükidele vähemalt ööpäevane vahe või kasutati dubleeritud püügivahendeid, lisaks desinfitseeriti püügivahendid Virkon™ S lahusega enne teise püügi algust ja erinevate uurimispunktide vahel. Parasiidi detekteerimiseks ja haigustunnuste analüüsimiseks koguti võimalusel igast seirepunktist 20 samasuvist forelli. Kalad eutaniseeriti üksikhaaval trikaiinmetaansulfonaadi (MS-222) lahuses (kooskõlas Euroopa Parlamendi direktiiviga 2010/63/EL teaduslikel eesmärkidel kasutatavate loomade kaitse kohta). Igal kalal määrati kaal (+/- 0.01 g) ja mõõdeti täispikkus (lähima millimeetrini). Järgnevalt võeti sabaveenist kapillaariga vereproov, mida tsentrifugeeriti 12 000 g juures 5 minutit, et mõõta punavereliblede mahtu veres (hematokrit ehk punavereliblede hulk, Joonis 11) (Bruneaux *et al.* 2017). Neeru vohandilisuse hindamiseks lõigati kala seljauime kohapealt läbi ristlõike 10 mm laiune sektor koos neerudega. Ristlõike proov nummerdati ja fotograferiti millimeetriskaalal hilisemaks neeru läbilõike mõõtmiseks, et arvutada neeru vohandilisuse

indeks (NVI, Joonis 12) (Bruneaux *et al.* 2017). Kala ristlõike proov fikseeriti 96% etanoolis, et hilisemate molekulaargeneetiliste analüüside käigus hinnata *T. bryosalmonae* esinemist ja arvukust neerus. Neeru vohandilisuse indeksi (NVI) arvutamiseks fotodelt kasutati fototöötlustarkvara ImageJ.



Joonis 11. Verekapillaarid välilaboris enne tsentrifugeerimist, haigustunnusteta isendite veres on kõrge punaste vereliblede osakaal (kaks vasakpoolset kapillaari), PKD põhjustatud tugeva aneemia tagajärjel on punaste vereliblede hulk äärmiselt madal (kaks parempoolset kapillaari) (Foto: Anti Vasemägi).



Joonis 12. Normaalse (a) ning vohandilise (b) neeru ristlõige. Neeru vohandilisuse indeks arvutatakse lihaskoe (roheline joon) ja neerukoe (oranž joon) diameetri suhtena $NVI = \frac{d}{d}$ (neerukude)/d (lihaskude).

Temperatuuriandmete kogumiseks paigaldati igasse seirepunkti 2022. aasta suve alguses kaks vee- ning üks õhutemperatuuri mõõtur (Hobo Pendant MX, ONSET, USA). Automaatmõõturid salvestasid temperatuuriandmeid neli korda ööpäevas (12:00, 18:00, 00:00, 06:00). Salvestatud andmed loeti mõõturitelt maha suve lõpus.

Molekulaargeneetilised analüüsid

Vohandilise neeruhaiguse molekulaargeneetilised analüüsid viidi läbi EMÜ vesiviljeluse õppetooli kalageneetikalaboris. Iga kala etanoolis fikseeritud neeruproovist võeti ca 1 mm³ suurune osaproov, millest eraldati DNA kasutades kahte erinevat protokollit: 1) DNA eraldamine QIAcube® HT DNA eraldamise roboti (QIAGEN, Saksamaa) abil, kasutades QIAamp 96 DNA QIAcube HT DNA eraldamise komplekti (QIAGEN, Saksamaa) ja 2) manuaalne DNA eraldamine NucleoSpin Tissue DNA eraldamise komplekti (MACHEREY-NAGEL GmbH & Co. KG) abil. Allpool on kirjeldatud DNA eraldamise erinevad etapid.

1) Teostati proovide inkubatsioon vastavalt DNA eralduskomplekti protokollile. Neerukoest lõigati ~ 1 mm³ tükid, mis üleliigsest etanoolist kuivatati ning seejärel lisati igale proovile 180 µl ATL puhvrit (ATL – tissue lysis buffer) ja 20 µl proteinaas K ensüümi lahust (20 mg/ml). Peale proovide segamist inkubeeriti neid üleöö 56 °C juures. Järgmisel päeval tsentrifugiti lagunenuid proove 5 minutit 11 000 g juures ning asetati robotisse. Seejärel lisati proovidele 100 µl puhvrit VXL ja inkubeeriti toatemperatuuril 1 minut. Pärast kudede lagundamist toimus DNA sadestamine 350 µl ACB puhvriga, millele oli eelnevalt lisatud isopropanooli. Siis tõsteti proovid filterplaadile, kus toimus DNA sidumine filtriga (vaakum 5 minutit 35 kPa). Järgnevalt DNA puhastati 600 µl pesupuhvril AW1 (vaakum 2 minutit 35 kPa), 600 µl pesupuhvril AW2 (vaakum 1 minutit 35 kPa) ning 600 µl 96% etanooliga (vaakum 30 sekundit 35 kPa). Seejärel kuivatati filterplaat vaakumiga: 1 minutit 55 kPa ja 2 minutit 35 kPa. Lõpetuseks lahustati filterplaadi filtrile seondunud DNA 100 µl AE (10 mM Tris-Cl, 0.5 mM EDTA, pH 9.0) ja 15 µl TopElute puhvril (inkubatsioon 2 minutit ja seejärel vaakum 8 minutit 70 kPa juures) ning proovid säilitati -20 °C juures.

2) Igale koeproovile lisati 180 µl puhvrit T1 ja 25 µl proteinaas K ensüümi lahust. Seejärel inkubeeriti proove 56 °C juures kaks kuni kolm tundi koeproovide täieliku lahustumiseni. Järgnevalt lisati proovidele 200 µl lüüsipuhvrit B3 ning inkubeeriti 10 minutit 70 °C juures. Pärast kudede lagundamist tsentrifugiti proove 5 minutit (12 000 g) ning proov valati uude tuubi. DNA sadestamiseks lisati 210 µl etanooli (96%) ja loksutati tugevalt. Seejärel toimus DNA sidumine filtriga, kus saadud segu kanti NucleoSpin Tissue filtertuubi, mida tsentrifugiti üks minut (11 000 g). Järgmiseks puhastati DNAd 500 µl pesupuhvri BWga ning

600 µl pesupuhvri B5ga (mõlemal korral tsentrifuugiti proove ühe minuti jooksul 11 000 g juures). Lõpetuseks lahustati filtertuubi filtrile sadestatud DNA 100 µl 70 °C BE puhvril (5 mM Tris*HCl, pH 8.5) ning säilitati -20 °C juures. DNA kvaliteeti ja kontsentratsiooni mõõdeti spektrofotomeetriga NanoDrop 2000 (Thermo scientific, USA), kontsentratsioonid ühtlustati 20 ng/µl juurde ning DNA säilitati edasiseks analüüsiks -20 °C juures.

Parasiidi detekteerimiseks ja kvantifitseerimiseks kasutati TaqMan sondil põhinevat kvantitatiivset polümeraasahelreaktsiooni (qPCR). Kasutati *T. bryosalmonae* spetsiifilisi päri- ja vastassuunalisi praimereid PKD Real-F/R (Grabner & El-Matbouli 2009), millega amplifitseeriti 166 aluspaari pikkune fragment *T. bryosalmonae* 18s rRNA geenist ning PKX18s sondi (Hutchins *et al.* 2018). Antud sond seondub 91 aluspaari ulatuses parasiidi 18S ribosomaalse RNA geeniga, mis on märgistatud 5'-otsas ehk reporteris FAM™ fluorestsentsvärviga ning sisaldab 3'-otsas mittefluorestsentsvärvilist kustutusvärvi (ing. k. quencher) (BHQ1).

Tabel 2. *T. bryosalmonae* päri- ja vastassuunaliste praimerite ja sondi järjestus.

PKD Real-F 5'-TGTCGATTGGACACTGCATG-3'
PKD Real-R 5'-ACGTCCGCAAACCTTACAGCT-3'
PKX18s: 5' - FAM- CCCTTCAATTAGTTGATCTAAACCCCAATT -BHQ1 - 3'

Kõik reaktsioonid sooritati kolme tehnilise kordusena. Iga 10 µl reaktsioon sisaldas: 0,2 µl 200 nmol parasiidi pärisuunaline praimer, 0,2 µl 200 nmol parasiidi vastassuunaline praimer, 0,2 µl 200 nmol sond, 2 µl 1x mastermix, 4,4 µl RNA-vaba vesi ning 3 µl neerukoest eraldatud DNA. Selleks, et erinevatel plaatidel hinnatud tulemused oleksid võrreldavad, lisati igale qPCR plaadile (384 kaevu) *T. bryosalmonae*'ga tugevalt nakatunud nn. referentsforellilt eraldatud genoomse DNA (mis lisaks forelli DNA-le sisaldas ka teadmata koguse *T. bryosalmonae* DNA-d) lahjendusseeria. Referentsforelli DNA oli kokku segatud kümne tugevalt *T. bryosalmonae*'ga nakatunud Mustoja forelli genoomse DNA põhjal (Lauringson *et al.* 2021). Selleks, et hinnata qPCR tundlikkust absoluutskaalal kasutasime ka *T. bryosalmonae* sünteetilise fragmendi lahjendusseeriat. Kvantitatiivne polümeraasahelreaktsioon viidi läbi qPCR seadmega LightCycler® 480, kasutades järgmist temperatuuriprofiili:

1. Algne denaturatsioon 95 °C 10 minutit;
2. 40 tsükli: denaturatsioon 95 °C 15 minutit, hübridiseerimine ja süntees 60 °C 60 sekundit;

3. Viimane hübridiseerimine ja süntees 60 °C 60 sekundit.

qPCR käigus määrati iga proovi puhul lävendtsükkel (C_q), mis näitab tsüklite arvu, mille juures reaktsiooni fluorestsents ületab teatud läviväärtuse. Mida madalam on C_q väärtuse, seda rohkem on polümeraasi ahelreaktsioonis uuritava DNA molekule.

Statistiline andmetöötlus

qPCR tulemusel saadud iga proovi korduste lävitsükli väärtused keskmistati tabelarvutussüsteemis MS Excel ning edasisest analüüsis jäeti välja kordused, mille standardhälbe väärtus oli üle 1. Referentsforelli genoomse DNA lahjendusseeriade põhjal arvutati igale qPCR plaadile vastav lineaarse regressiooni võrrand ning uuritavate proovide C_q väärtused teisendati regressioonivõrrandit kasutades suhteliseks DNA kontsentratsiooniks (referentsforelli neeruproovist eraldatud kogu genoomse DNA lähtekontsentratsiooni suhtes, ng/ μ l), mis näitab mitte parasiidi DNA absoluutset kontsentratsiooni uuritavas proovis vaid seda kui palju uuritava isendi neerust eraldatud kogu genoomne DNA sisaldas parasiidi DNA-d rohkem või vähem kui referentsproov. Sünteetilise lahjendusseeria abil arvutati detekteerimise piir (LOD – *limit of detection*) ning kvantifitseerimise piir (LOQ – *limit of quantification*) (Klymus *et al.* 2020). Veetemperatuuri erinevusi paisudest üles- ja allavoolu testiti Wilcoxon'i testiga ning paisjärvede veepeegli ja temperatuuri vahelist seost testiti kasutades lineaarset regressiooni analüüsi. *T. bryosalmonae* esinemise sagedust uuritud paisudest üles- ja allavoolu testiti jõe põhisel kahemõõtmelise sagedustabeli ning Fisher'i testiga (<https://www.graphpad.com/quickcalcs/contingency1/>) ning kogu valimi põhjal Wilcoxon'i testiga. Parasiidi suhtelise arvukuse erinevusi uuritud paisudest üles- ja allavoolu võrreldi Wilcoxon'i testiga, arvukuse ning veetemperatuuri seost testiti kasutades lineaarse regressiooni analüüsi. Neeru vohandilisuse ja punavereliblede hulga suhet parasiidi suhtelise arvukusega testiti samuti kasutades lineaarse regressiooni analüüsi. Neeru vohandilisust ning punavereliblede hulka võrreldi igas jões eraldi üles- ja allavoolu Mann-Whitney U-testiga ning kõikide parasiidiga jõgede vahel Wilcoxon'i testiga. Statistilised testid on tehtud andmetöötlusprogrammiga Past 4.14 (Hammer *et al.* 2001). Joonised on koostatud andmetöötlusprogrammides R 4.2.2 (*R Foundation for Statistical Computing*) ja MS Excel. Statistiliselt oluliseks loeti tulemused, mille olulisuse nivoo oli $p < 0.05$.

5 Tulemused

Veetemperatuur paisjärvedest üles- ja allavoolu

Tabel 3. Paisjärvede pindala, aasta, keskmine veetemperatuur, keskmise veetemperatuuri erinevus uuritud paisjärvedest alla (AV) - ja ülesvoolu (ÜV) asuvates seirepunktides.

Jõgi - Pais	Pindala (ha)	Aasta	Juuni keskmine (°C)		Erinevus (°C)	Juuli keskmine (°C)		Erinevus (°C)	Augusti keskmine (°C)		Erinevus (°C)	Juuni - August keskmine (°C)		Erinevus (°C)
			AV	ÜV		AV	ÜV		AV	ÜV		AV	ÜV	
Ahja - Saesaare	48.5	2022	17.52	16.23	+ 1.29	19.20	16.60	+ 2.60	18.74	16.36	+ 2.38	18.38	16.32	+ 2.06
Elva - Hellenurme	5.5	2022	17.89	16.85	+ 1.04	19.16	16.01	+ 3.15	18.36	15.68	+ 2.68	18.42	16.14	+ 2.28
Loobu – Kadrina/Undla	16	2023	-	-	-	18.45	15.60	+ 2.85	18.59	17.02	+ 1.57	18.68	16.34	+ 2.33
Mustoja - Vihula	12.8	2022	18.26	15.29	+ 2.97	19.81	16.50	+ 3.31	19.38	17.08	+ 2.31	19.15	16.26	+ 2.89
Nõmme - Veskijärv	5.7	2022	13.59	11.51	+ 2.08	15.08	12.82	+ 2.26	16.66	14.25	+ 2.41	15.03	12.79	+ 2.24
Pedja - Kärveski	1	2022	15.24	13.50	+ 1.74	17.10	14.99	+ 2.11	17.78	15.77	+ 2.01	16.67	14.73	+ 1.95
Põltsamaa - Ao	10.3	2022	17.35	12.97	+ 4.37	18.86	13.51	+ 5.35	19.60	13.36	+ 6.25	18.52	13.28	+ 5.24
Pärli - Alaveski	0.5	2022	15.64	15.73	- 0.09	15.49	15.29	+ 0.21	15.58	15.22	+ 0.36	15.53	15.37	+ 0.16
Rannametsa - Laiksaare	1.2	2022	16.80	14.95	+ 1.85	19.65	16.16	+ 3.50	19.44	16.64	+ 2.81	18.61	15.87	+ 2.74
Selja - Päide	3.1	2022	15.78	13.13	+ 2.65	17.97	13.81	+ 4.16	18.74	14.53	+ 4.21	17.43	13.77	+ 3.66
Vainupea - Pajuveski	0.6	2022	17.38	16.32	+ 1.06	19.63	17.47	+ 2.16	19.04	17.33	+ 1.70	18.67	17.03	+ 1.64
Vasalemma - Töökmani	0.6	2022	14.97	14.75	+ 0.22	16.54	16.31	+ 0.22	18.00	17.77	+ 0.22	16.61	16.38	+ 0.22
Vigala - Kuusiku	5.4	2022	17.24	16.03	+1.21	18.02	16.57	+1.45	18.33	16.86	+1.47	17.89	16.50	+1.39
Võhandu - Hutita	2.1	2022	16.50	16.06	+ 0.44	16.81	15.82	+ 1.00	16.64	15.87	+ 0.77	16.57	15.85	+ 0.72

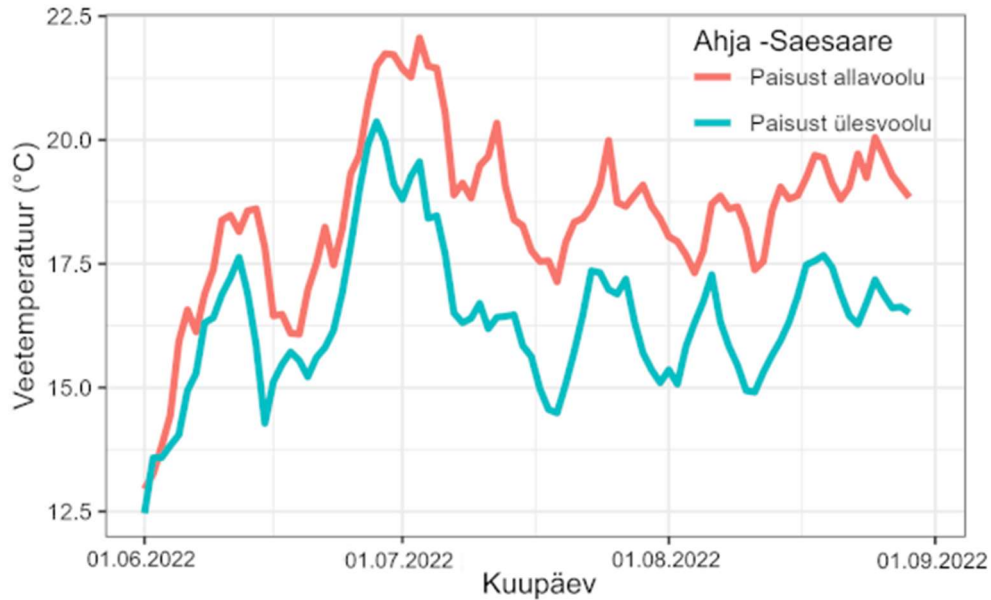
Tabel 4. Kumulatiivsed veetemperatuuride erinevused üles- ja allavoolu uuritud paisel. Ööpäevade arv > 15 °C (vohandilise neeruhaiguse kliinilise kulu lävendtemperatuur), > 17 °C (forelli optimaalse kasvutemperatuuri ülemine piir) ning > 20 °C (lõhe optimaalse kasvutemperatuuri ülemine piir) uuritud paisjärvedest alla (AV) - ja ülesvoolu (ÜV) asuvates seirepunktides suvise kasvuperioodi jooksul (juuni-august).

Jõgi - Pais	Ööpäevad > 15 °C <i>p</i> = 0.001 (wilcoxon test)		Erinevus (ööpäevad)	Ööpäevad > 17 °C <i>p</i> = 0.001 (wilcoxon test)		Erinevus (ööpäevad)	Ööpäevad > 20 °C <i>p</i> = 0.002 (wilcoxon test)		Erinevus (ööpäevad)
	AV	ÜV		AV	ÜV		AV	ÜV	
	Ahja - Saesaare	86	78	8	77	23	54	12	1
Elva - Hellenurme	88	72	16	70	19	51	12	6	6
Loobu – Kadrina/Undla	63	54	9	61	16	45	6	3	3
Mustoja - Vihula	82	64	18	78	30	48	30	0	30
Nõmme - Veski	44	8	36	17	0	17	0	0	0
Pedja - Kärveski	72	44	28	43	6	37	1	0	1
Põltsamaa - Ao	83	6	77	63	0	63	29	0	29
Pärli - Alaveski	61	55	6	12	11	1	0	0	0
Rannametsa - Laiksaare	76	53	23	60	21	39	23	0	23
Selja - Päide	73	17	56	52	0	52	6	0	6
Vainupea - Pajuveski	81	75	6	64	37	27	24	5	19
Vasalemma - Töökmani	64	61	3	38	38	0	3	2	1
Vigala - Kuusiku	73	58	15	45	31	14	11	1	10
Võhandu - Hutita	78	67	11	34	15	19	4	1	3

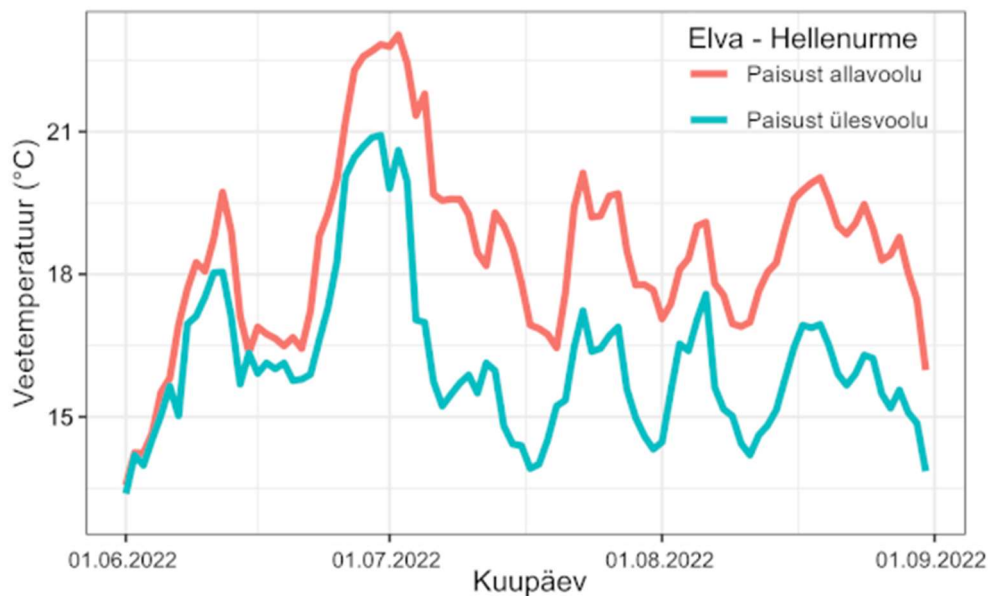
Kogutud veetemperatuuri andmed näitavad ilmekalt (Tabel 3), et paisud tõstavad suvekuudel oluliselt vee temperatuuri allavoolu jäävatel jõelõikudel. Veetemperatuur tõusis kogu suveperioodi vältel kõikide paisude lõikes allavoolu jäävas jõeosas 2.11 °C võrra, juunis 1.60 °C võrra, juulis 2.45 °C ning augustis 2.22 °C võrra. Seejuures oli uuritud paisjärvede veetemperatuuri tõusu vahemik kõikide paisude vahel väga lai - suvekuude keskmine alates +0.16 °C (Pärli – Alaveski) kuni +5.24 °C (Põltsamaa – Ao). Kõige rohkem tõusis veetemperatuur allpool paisusid suvise kasvuperioodi vältel (vähenev järjestus alates suurima temperatuuritõusuga paisust): Põltsamaa – Ao, Selja – Päide, Mustoja – Vihula, Rannametsa – Laiksaare, Loobu – Kadrina/Undla, Elva – Hellenurme, Nõmme – Veski, Ahja – Saesaare, Pedja – Käruveski, Vainupea – Pajuveski, Vigala - Kuusiku paisjärvede all. Alla 1 °C mõju veetemperatuuri tõusule oli Pärli – Alaveski, Vasalemma – Töökmani ning Võhandu – Hutita paisude all. Seega võib järeldada, et veetemperatuuri tõus on erinevate paisude vahel erinev ning seda mõjutavad paljud kumulatiivsed faktorid. Samuti selgub kõiki paisusid võrreldes, et paisud tõstavad oluliselt 15 °C (vohandilise neeruhaiguse kliiniline temperatuurilävend, $p = 0.001$, Wilcoxon test), 17 °C (forelli optimaalse kasvutemperatuuri ülemine lävend, $p = 0.001$, Wilcoxon test) ning 20 °C (lõhe optimaalse kasvutemperatuuri ülemine lävend, $p = 0.002$, Wilcoxon test) ööpäevade arvu paisudest allavoolu jäävas jõeosas (Tabel 4).

Joonistel 13 kuni 26 on välja toodud kõikide paisjärvede suvised veetemperatuuri graafikud üles- ja allavoolu jäävates jõeosades. Punane joon tähistab veetemperatuuri paisjärvedest allavoolu jäävates seirepunktides ja sinine joon veetemperatuuri paisjärvedest ülesvoolu olevates seirepunktides. Joonisel 27 on kujutatud Mustoja aastane temperatuurigraafik, kust on näha et jõe temperatuuriprofiil on peale suveperioodi üles- ja allavoolu paisusid sarnane. Loobu jõe temperatuuriandurid paigutati jõkke 2023. aasta juuni teises pooles, mistõttu algab mõõterida 28. juuniga. Siiski on näha, kuidas juunikuise soojalaine perioodil oli jõgi Kadrina ning Undla paisudest allavoolu rohkem kui 5 °C soojem kui ülesvoolu. Vigala jõel mõõdeti 2022. aasta suvel temperatuuri Kuusiku paisust vahetult üles- ja allavoolu asuvates seirepunktides. Kuna seirepüükide käigus tabati ülesvoolu olevast seirepunktist vaid üks samasuvine forell, ei olnud võimalik võrrelda võimalikku haigustunnuste avaldumist ning parasiidi suhtelist arvukust Vigala jões. Samuti ei tabatud ühtegi forelli peajõe teistes potentsiaalsetes sigimispaikades. Seetõttu sooritati ülesvoolu püük Rõue jões (Vigala vasaku kalda lisajõgi), mis suubub peajõkke 2.4 kilomeetrit Kuusiku paisust ülesvoolu. Joonisel 24 on kujutatud 2023. aasta suvine temperatuuridünaamika Kuusiku paisjärvest üles- ja allavoolu, kus ülesvoolu temperatuuriandmed pärinevad jahedaveelise Rõue jõe seirepunktist. Keskmiste

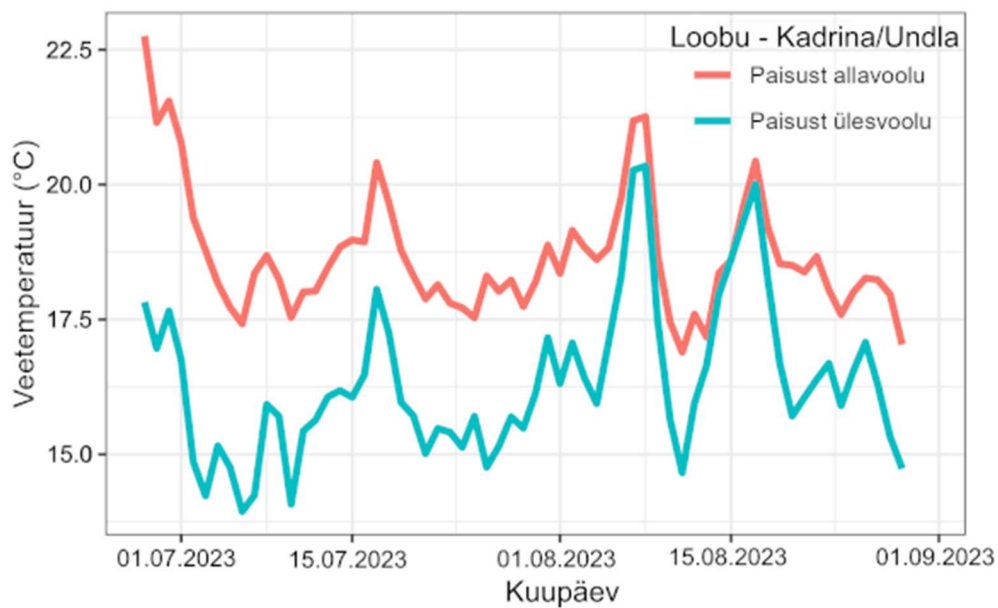
temperatuuride arutamisel on seejuures kasutatud 2022. aasta suve peajõe temperatuuriandmeid, mis on graafiliselt kujutatud joonisel 25 ning annab paisu mõjust peajõe temperatuuriprofiilile selgema pildi.



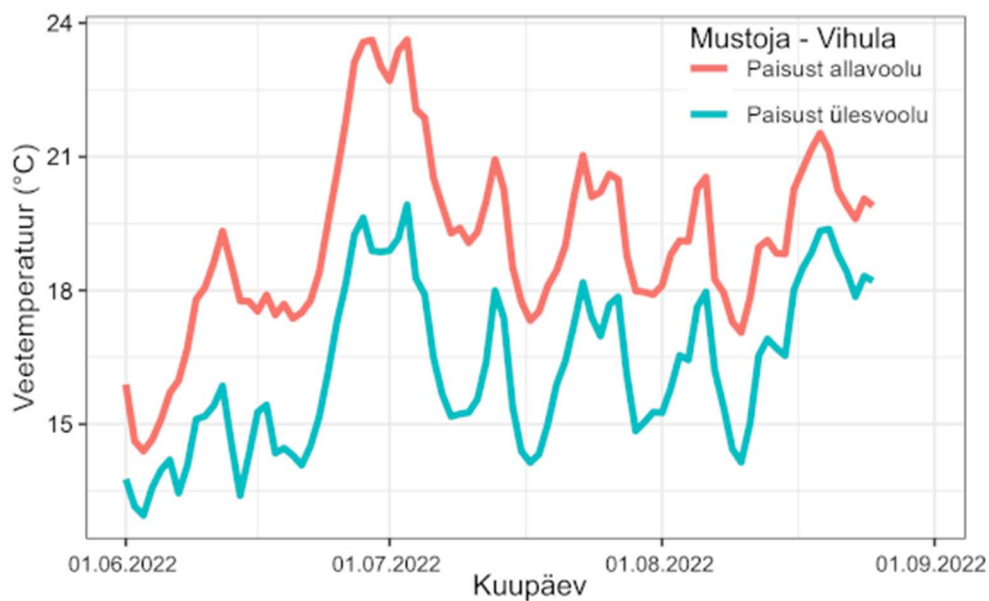
Joonis 13. Ahja jõe temperatuuridünaamika Saesaare paisust alla- ja ülesvoolu 2022. aasta suvel.



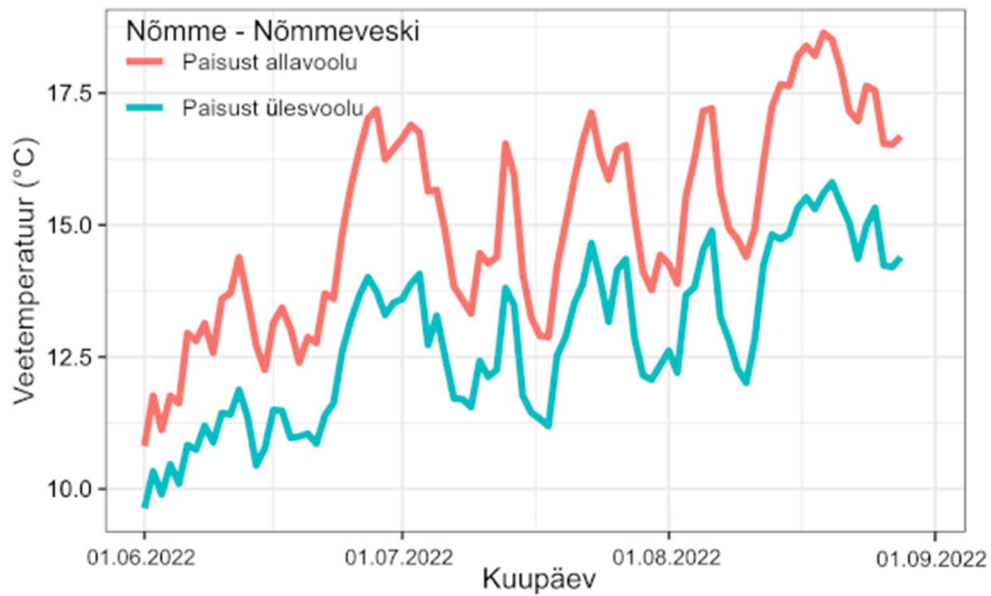
Joonis 14. Elva jõe temperatuuridünaamika Hellenurme paisust alla- ja ülesvoolu 2022. aasta suvel.



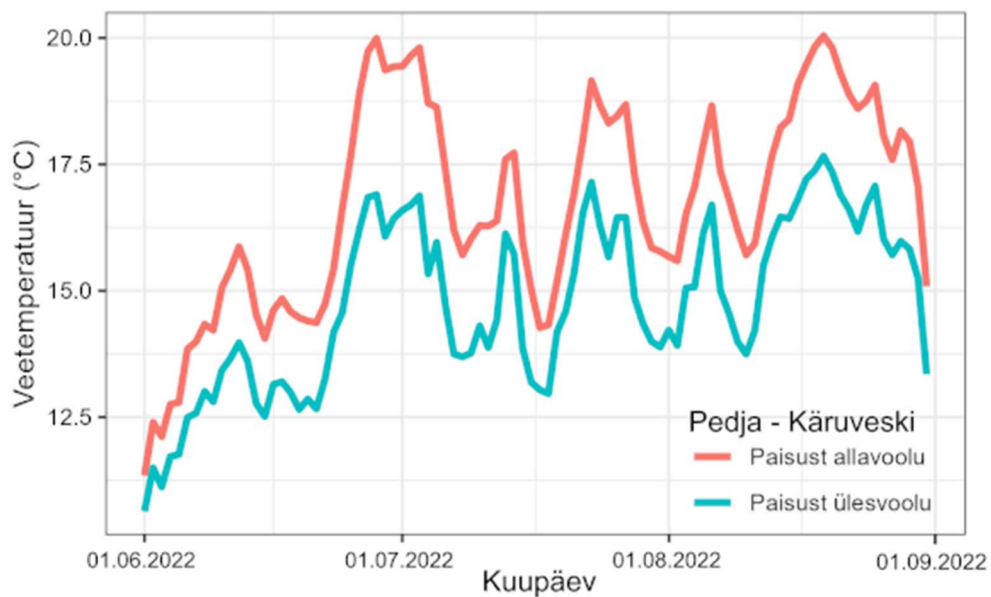
Joonis 15. Loobu jõe temperatuuridünaamika Kadrina ja Undla paisudest alla- ja ülesvoolu 2023. aasta suvel.



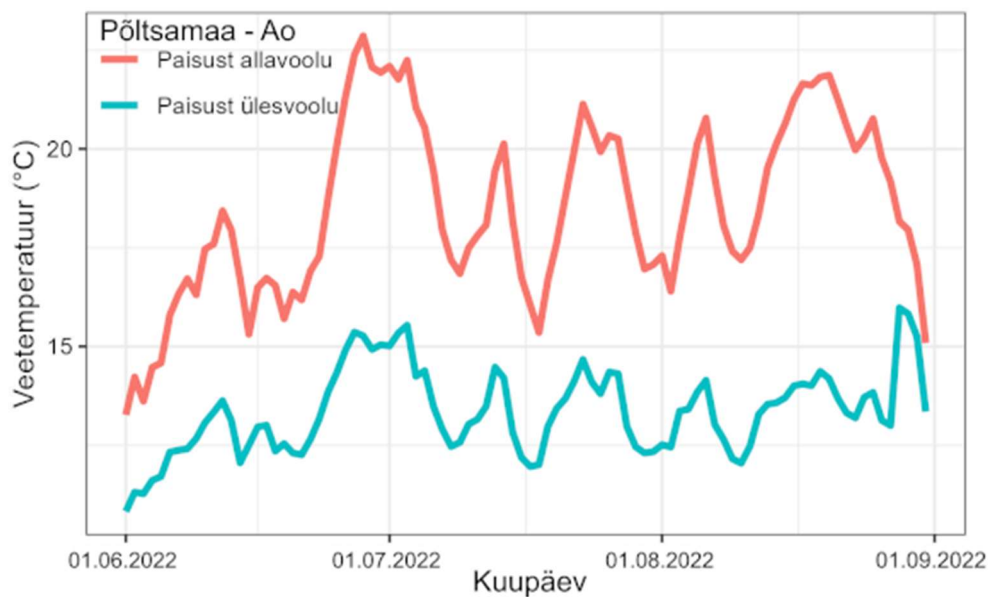
Joonis 16. Mustoja temperatuuridünaamika Vihula paisudest alla- ja ülesvoolu 2022. aasta suvel.



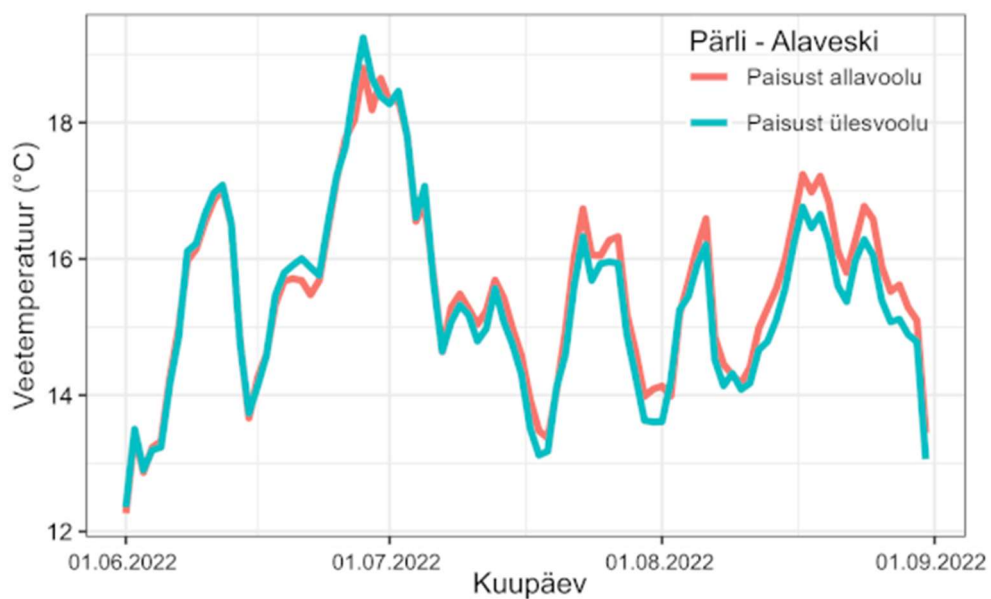
Joonis 17. Nõmme jõe temperatuuridünaamika Nõmmeveski paisust alla- ja ülesvoolu 2022. aasta suvel.



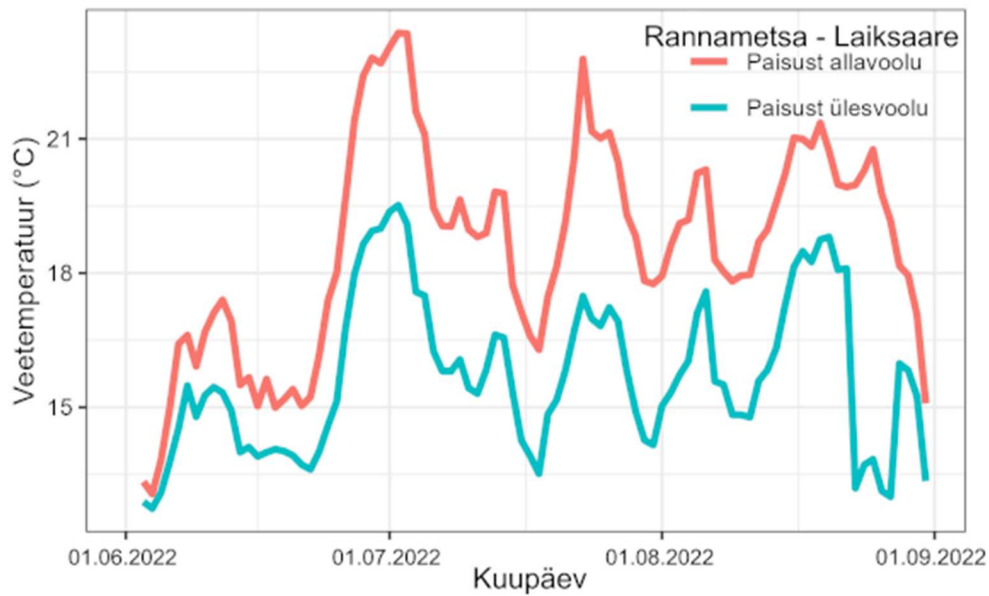
Joonis 18. Pedja jõe temperatuuridünaamika Kärüveski paisust alla- ja ülesvoolu 2022. aasta suvel.



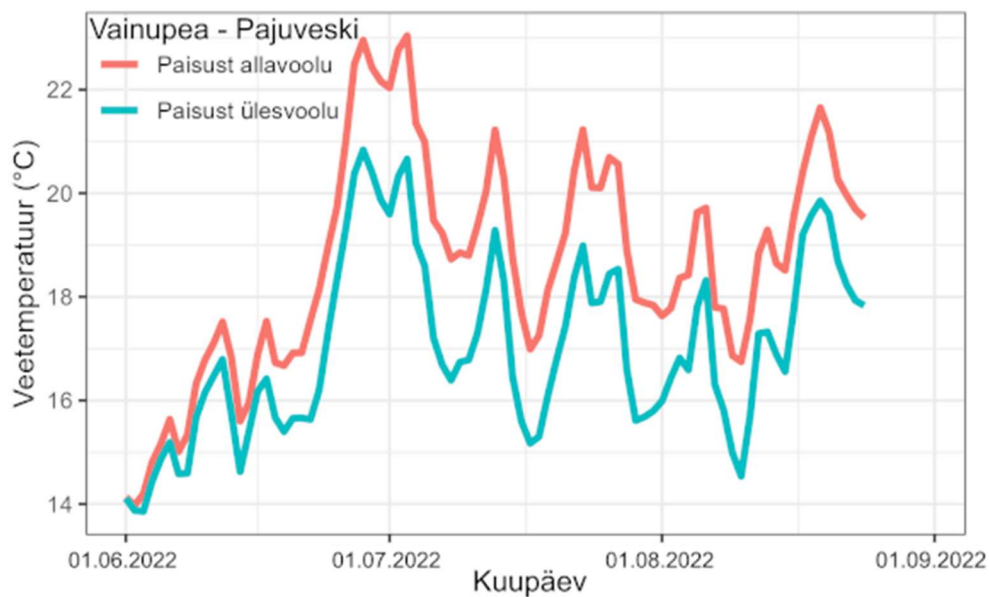
Joonis 19. Põltsamaa jõe temperatuuridünaamika Ao paisust alla- ja ülesvoolu 2022. aasta suvel.



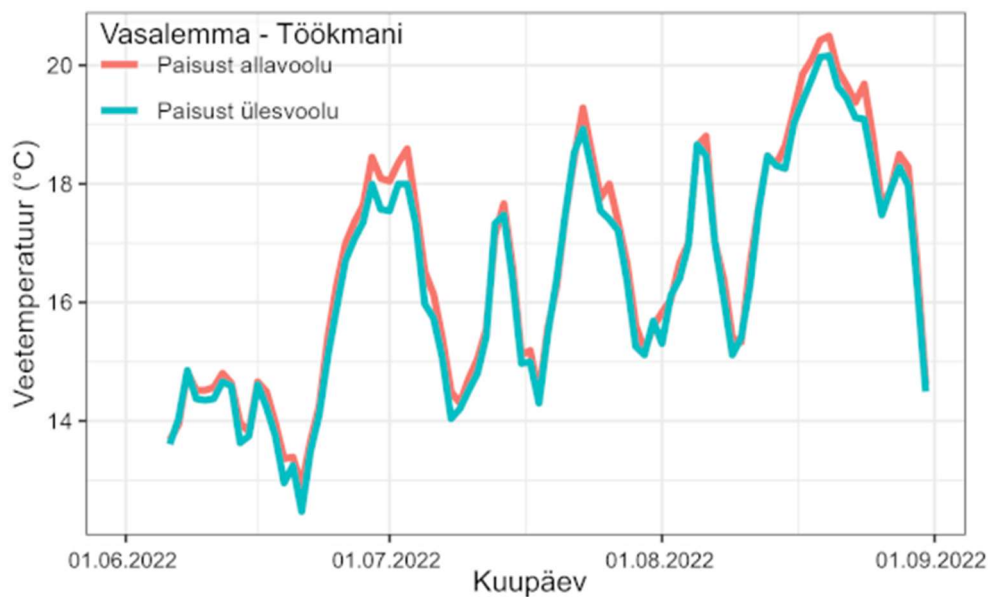
Joonis 20. Pärlijõe temperatuuridünaamika Alaveski paisust alla- ja ülesvoolu 2022. aasta suvel.



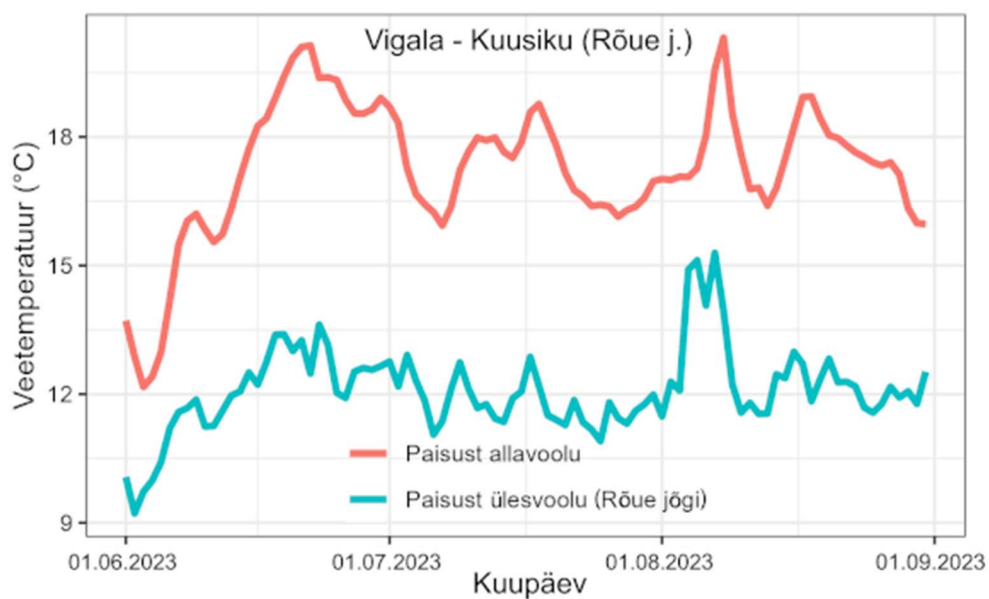
Joonis 21. Rannametsa jõe temperatuuridünaamika Laiksaare paisust alla- ja ülesvoolu 2022. aasta suvel.



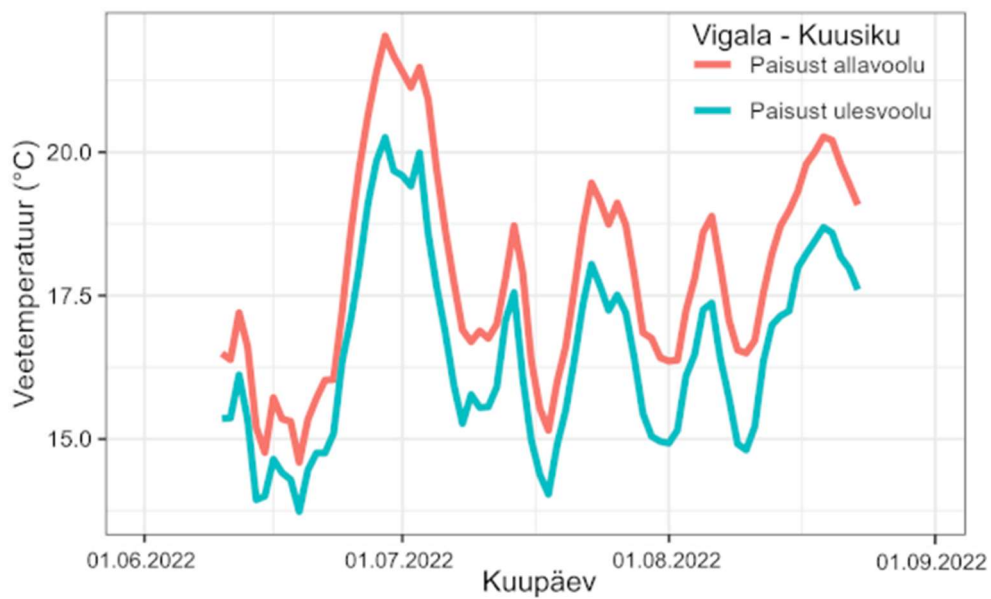
Joonis 22. Vainupea jõe temperatuuridünaamika Pajuveski paisust alla- ja ülesvoolu 2022. aasta suvel.



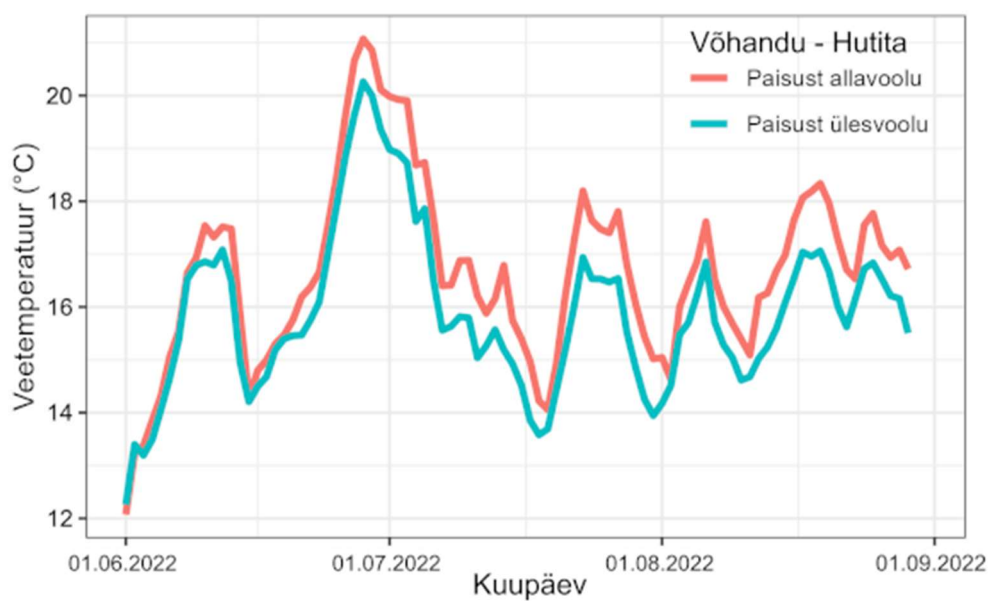
Joonis 23. Vasalemma jõe temperatuuridünaamika Töökmani paisust alla- ja ülesvoolu 2022. aasta suvel.



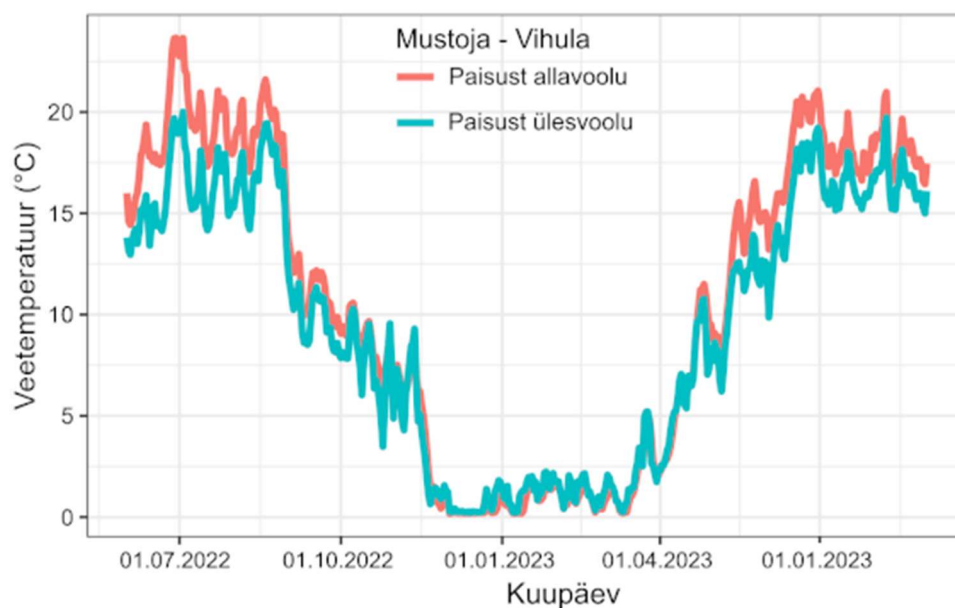
Joonis 24. Vigala jõe temperatuuridünaamika Kuusiku paisust alla- ja ülesvoolu (Rõue jõgi) 2023. aasta suvel.



Joonis 25. Vigala jõe temperatuuridünaamika Kuusiku paisust alla- ja ülesvoolu (peajõgi) 2022. aasta suvel.

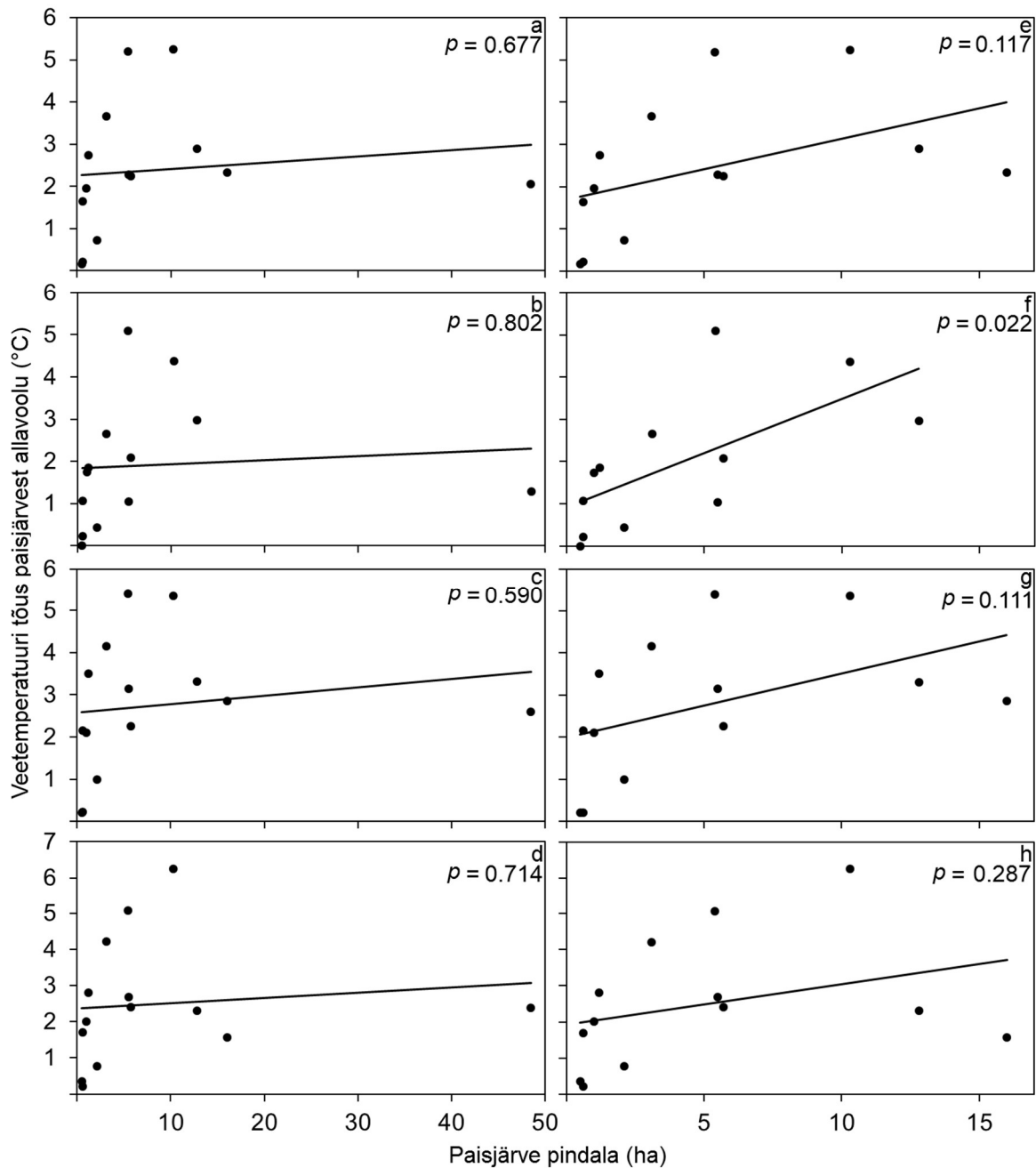


Joonis 26. Võhandu jõe temperatuuridünaamika paisust alla- ja ülesvoolu 2022. aasta suvel.



Joonis 27. Mustoja temperatuuridünaamika Vihula paisudest alla- ja ülesvoolu perioodil 01.06.2022 – 31.08.2023.

Joonisel 28 a-d on näidatud paisjärve pindala ning veetemperatuuri tõusu võimalikud seosed allavoolu jäävas jõeosas koos Saesaare järvega (48.5 ha). Joonisel 28 e-g on näidatud paisjärve pindala ning allavoolu jääva veetemperatuuri seosed väikeste ja keskmiste paisjärvede puhul, st. ilma Saesaare järvega. Sulgudes on välja toodud regressioonianalüüsi olulisuse nivoo. Veetemperatuuri tõus allavoolu jäävas jõeosas sõltuvalt paisjärve pindalast oli statistiliselt oluline vaid väikeste- ja keskmiste paisjärvede puhul juunis (Joonis 28, $f p = 0.022$, $y = 1.66x + 0.799$, lineaarse regressiooni analüüs). Teistel juhtudel ei esinenud paisjärve pindala ning allavoolu jääva jõeosa veetemperatuuri tõusu vahel statistiliselt olulist seost, mis viitab sellele, et lisaks paisjärvede pindalale mõjutavad veetemperatuuri muud faktorid nagu näiteks vooluhulk, varjatuse protsent ning paisjärve maht ja sügavus. Siiski on väikeste paisude puhul olemas tendents, kus veetemperatuuri tõus on seotud paisjärvede pindalaga (Joonis 28).



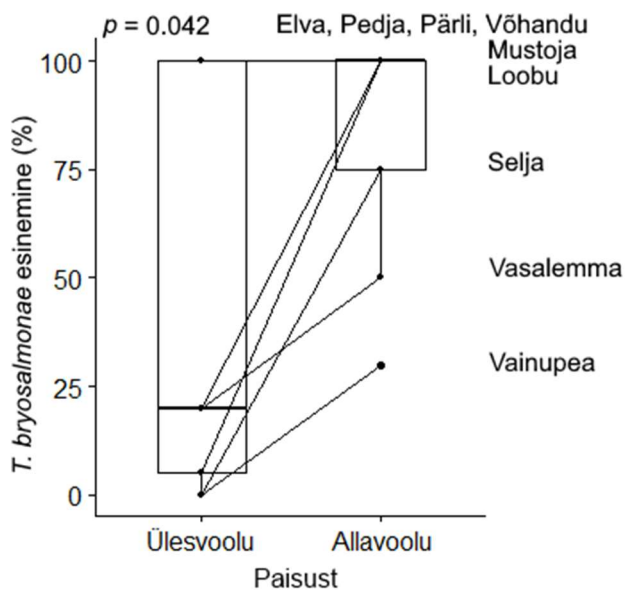
Joonis 28. Vee soojenemise ja paisjärve pindala vahelised seosed ajavahemikes juuni-august (a, e), juuni (b, f), juuli (c, g) ning augustikuus (d, h) kõikide paisjärvede (a – d, koos Saesaare järvega) ning väikeste ja keskmiste paisjärvede puhul (e - h) (lineaarne regressiooni analüüs).

T. bryosalmonae esinemise sagedus paisudest üles- ja allavoolu

Samasuviseid forelle esines seirepüükides üles- ja allavoolu paise 13 jões 14-st. Seetõttu põhineb neeruhaiguse analüüs 13 jõe andmetel. Analüüsides jäi välja Ahja jõel asuv Saesaare paisjärv, kuna seal ei tabatud allpool paisu kahel järjestikusel aastal ühtegi samasuvist jõeforelli. Siiski tabati mõned vanemad isendid, mis näitab et jõeforell on allpool Saesaare paisu olemas, kuid paraku kahe aasta andmete põhjal ei pruugi edukas sigimine õnnestuda.

Seda võivad mõjutada mitmed kumulatiivsed faktorid. Esiteks on vanemate kalade arvukus kilomeetrisel lõigul Suur-Taevaskojast Saesaare paisuni väga madal ning võib eeldada et koorujate arv allpool paisjärve on samuti madal. Samuti oli üle 17 °C ööpäevi juunist augustini allpool Saesaare paisjärve 77, mida on 54 võrra rohkem kui ülesvoolu olevas Valgemetsa seirepunktis ning see on lõhilastele allpool paisu kindlasti limiteerivaks faktoriks. Katsepüügil esines lõigul arvukalt karpkalalisi ning röövkaladest haugi ja ahvenat, mistõttu on tõenäoliselt allavoolu olev jõelõik pigem haugi-särjejõe tüüpi ning kindlasti on forelli asurkonnale limiteerivaks faktoriks kisklus. Varasemate uuringute põhjal on selgunud et Saesaare paisjärvest ülesvoolu esineb forellil *T. bryosalmonae* (Kahar 2022). Seepärast on tõenäoline, et samasuvised forellid, kes allpool Saesaare paisjärve kooruvad, tabanduvad samuti parasiidiga. Võib eeldada, toetudes käesoleva uuringu tulemustele teiste paisude osas, et potentsiaalne PKD kulg on tõenäoliselt allpool Saesaare paisjärve oluliselt ägedam ning võib osutada ka surmavaks. Meie vaatlusandmete põhjal esineb allpool Saesaare järve suures koguses sammalloomade kolooniaid, seetõttu on võimalik, et parasiidi arvukus on vahetult paisjärve all väga kõrge. Lisades siia juurde madala forelli asustustiheduse ning teised limiteerivad faktorid, on tõenäoline, et samasuvised forellid on suve teiseks pooleks allpool paisu hukkunud.

Vohavat neeruhaigust põhjustavat parasiiti esines kokku üheksas jões kolmeteistkümnest. Neljas jões oli parasiidiga tabandunud kalade osakaal paisudest allavoolu oluliselt suurem (Mann-Whitney U-test) (Loobu – Kadrina/Undla, Mustoja – Vihula, Selja – Päide ning Vainupea – Pajuveski), sealhulgas esines ainult paisust allavoolu parasiiti Selja ning Vainupea jõgedes. Neljas jões olid parasiidiga tabandunud kõik üles- ja allavoolu uuritud samasuvised kalad (Tabel 5). Kõiki jõgesid koos analüüsid esinemise sagedus allpool paise oluliselt kõrgem võrreldes ülesvoolu olevate seirepunktidega (Wilcoxon test, $p = 0.042$, Joonis 29), mis näitab et just paisjärvedest allavoolu asuvad jõelõigud kujutavad endast olulisi haiguskoldeid. *T. bryosalmonae* esinemise ja veetemperatuuri puhul oluline seos puudus (lineaarne regressiooni analüüs, $p = 0.64$).



Joonis 29. *T. bryosalmonae* esinemise võrdlus paisudest ja paisjärvedest üles- ning allavoolu koos jõgede nimedega, kus parasiit esines, $p = 0.042$ (Wilcoxon test).

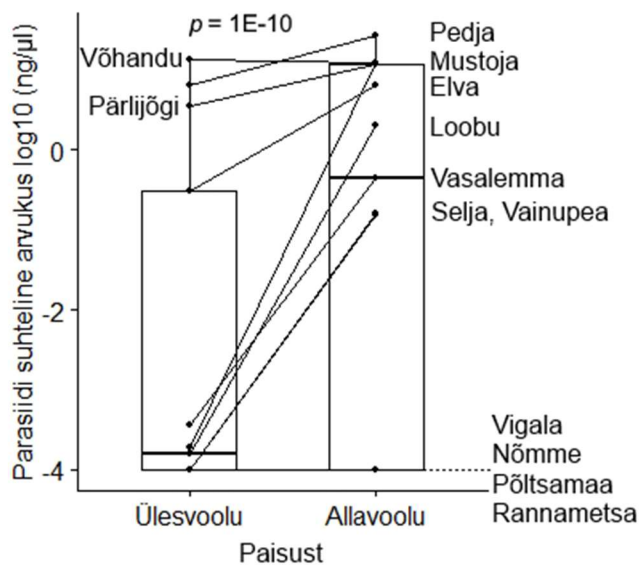
Tabel 5. *T. bryosalmonae* esinemine üles- ja allavoolu paise. n tähistab uuritud kalade arvu, esinemine näitab parasiidiga tabandunud kalade osakaalu (%), p -väärtus näitab parasiidi esinemise statistilist olulisust üles- ja allavoolu paisjärve Fisheri täpse testi alusel, **paksu** kirjaga märgitud p -väärtused on statistiliselt olulised ($p < 0.05$), „-“, tähistab jõgesid ja paise, kus parasiiti ei tuvastatud.

Jõgi - Pais	<i>T. bryosalmonae</i> esinemine				p – väärtus (Fisheri test)
	n	Ülesvoolu Esinemine (%)	n	Allavoolu Esinemine (%)	
Elva - Hellenurme	17	100	21	100	1
Loobu – Kadrina/Undla	15	20	23	100	1.E-04
Mustoja - Vihula	20	5	20	100	1.E-04
Nõmme - Veskijärv	20	0	18	0	-
Pedja - Käraveski	20	100	12	100	1
Põltsamaa - Ao	20	0	6	0	-
Pärli - Alaveski	10	100	20	100	1
Rannametsa - Laiksaare	20	0	20	0	-
Selja - Päide	20	0	20	75	1.E-04
Vainupea - Pajuveski	20	0	20	30	0.020
Vasalemma - Töökmanni	10	20	10	50	0.350
Vigala - Kuusiku	15	0	10	0	-
Võhandu - Hutita	20	100	19	100	1

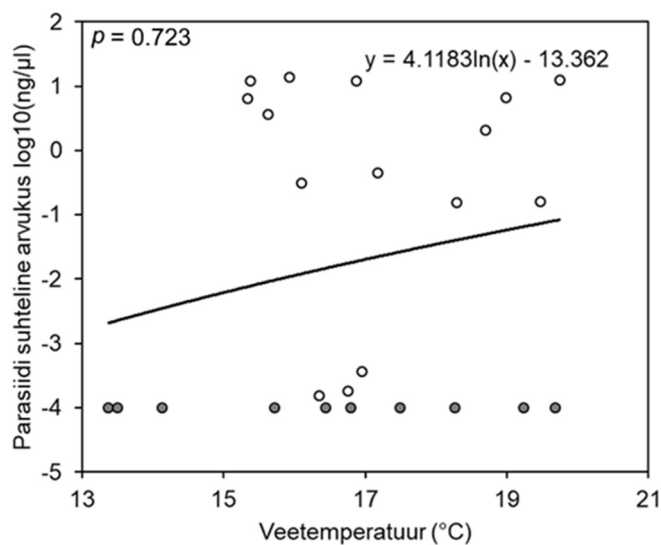
T. bryosalmonae suhteline arvukus paisudest üles- ja allavoolu

Seitsmes jões üheksast oli parasiidi arvukus paisudest ja paisjärvedest allavoolu oluliselt kõrgem (Elva – Hellenurme, Loobu – Kadrina/Undla, Mustoja – Vihula, Pärli – Alaveski, Pedja – Käraveski, Selja – Päide, Vainupea – Pajuveski). Erinevus ei olnud statistiliselt oluline kahes jões (Vasalemma – Töökmanni ning Võhandu – Hutita) (Tabel 6). Kõiki jõgesid koos

analüüsidest oli parasiidi suhteline arvukus paisudest allavoolu jäävates jõelõikudes oluliselt kõrgem (Wilcoxon test, $p = 1E-10$; Joonis 30). Samas puudus keskmise veetemperatuuri ja parasiidi arvukuse vahel oluline seos (lineaarne regressiooni analüüs, Joonis 31). Seega tõstavad paisud parasiidi suhtelist arvukust allavoolu väga olulisel määral, kuid sellel puudub otsene seos veetemperatuuri tõusuga.



Joonis 30. *T. bryosalmonae* suhtelise arvukuse võrdlus paisudest ja paisjärvedest üles- ning allavoolu koos jõgede nimedega, kus parasiit esines, $p = 1E-10$ (Wilcoxon test). Neli jõge, kus parasiiti ei leitud on joonisel kujutatud üksteise peal olevate joontena -4 log₁₀ (ng/µl) väärtustena.



Joonis 31. Keskmise veetemperatuuri mõju parasiidi arvukusele, $p = 0.723$ (logistiline regressiooni analüüs). Hallid punktid tähistavad seirekohti, kus parasiiti ei leitud.

Tabel 6. *T. bryosalmonae* suhtelise arvukuse keskmised väärtused üles- ja allavoolu paisel. *n* tähistab uuritud kalade arvu, keskmine ng/μl näitab suhtelise parasiidi arvukuse keskmist väärtust, *p*-väärtus näitab parasiidi suhtelise arvukuse statistilist erinevust üles- ja allavoolu paisjärve Wilcoxon testi alusel, **paksu** kirjaga märgitud *p*-väärtused on statistiliselt olulised, „-“, tähistab jõgesid, kus parasiiti ei tuvastatud.

Jõgi - Pais	<i>T. bryosalmonae</i> suhteline arvukus				<i>p</i> – väärtus
	<i>n</i>	Ülesvoolu Keskmine ng/μl	<i>n</i>	Allavoolu Keskmine ng/μl	
Elva - Hellenurme	17	0.313	21	6.542	1.E-06
Loobu – Kadrina/Undla	15	1.E-05	23	2.039	1.E-06
Mustoja - Vihula	20	1.E-05	20	12.288	1.E-06
Nõmme - Vesikijärv	20	0	18	0	-
Pedja - Kärveski	20	6.365	12	27.159	1.E-04
Põltsamaa - Ao	20	0	6	0	-
Pärli - Alaveski	10	3.590	20	12.027	1.E-04
Rannametsa - Laiksaare	20	0	20	0	-
Selja - Päide	20	0	20	0.156	1.E-06
Vainupea - Pajuveski	20	0	20	0.158	0.001
Vasalemma - Töökmani	10	0.001	10	0.447	0.068
Vigala - Kuusiku	15	0	10	0	-
Võhandu - Hutita	20	13.598	19	12.115	0.584

Vohandilise neeruhaiguse sümptomid ning seosed parasiidi suhtelise arvukusega

PKD ühe peamise sümptomi, neerukoe vohandilisuse võrdlusest paisjärvedest üles- ja allavoolu selgub, et üheksast jõest seitsmes, kus parasiit esines, põhjustasid paisud allavoolu neeru vohandilisuse indeksi (NVI) olulist tõusu (Mann-Whitney U-test: Elva – Hellenurme, Loobu – Kadrina/Undla, Mustoja – Vihula, Pedja – Kärveski, Pärli – Alaveski, Selja – Päide, Vainupea – Pajuveski). See näitab, et paisudest allapoole paiknevates jõelõikudes on vohandilise neeruhaiguse kulg sageli väga raske ning forellid kannatavad tõsiste haigussümptomite all. Seetõttu võib öelda et mitmes jões on just paisud vohandilise neeruhaiguse põhjustajaks (Tabel 7, Joonised 32 ja 33).

Neeru vohandilisuse võrdluses paisjärvedest üles- ja allavoolu ei leitud olulist seost vaid Vasalemma – Töökmani ning Võhandu – Hutita paisude vahel, samuti oli tegu paisude ning paisjärvedega, mis ei põhjustanud allavoolu parasiidi suhtelise arvukuse olulist tõusu. Kõikide jõgede võrdluses põhjustasid paisud väga olulist neeru vohandilisuse tõusu allavoolu (Joonis 32, $p = 1E-19$, Wilcoxon testi).

Punavereliblede hulga langus esines neljas jões (Loobu – Kadrina, Mustoja – Vihula, Pedja – Kärveski, Pärli – Alaveski) (Tabel 7, Joonis 33). Nendest paisudest allavoolu jäävates jõelõikudes oli ka neeru vohandilisuse indeks ja parasiidi suhteline arvukus kõrgeim. Seega neljas uuritud jões põhjustasid paisud forellide kehveresust. Kõikide jõgede võrdluses kus parasiit esines, ei olnud paisust üles- ja allavoolu jõelõikudes punavereliblede hulgas statistiliselt olulist erinevust (Joonis 33, $p = 0.772$, Wilcoxon test).

Kõige drastilisemad erinevused PKD sümptomites tuvastati **Mustojas**, kus Vihula paisust ülesvoolu haiguse sümptomid puudusid, kuid allpool paisusid esines uuritud kaladel väga äge neerude vohandilisus ning madal punavereliblede hulk. Samas näitasid molekulaarsed analüüsid, et *T. bryosalmonae* esineb nii allavoolu- kui ülesvoolu Vihula paise (kuigi ülesvoolu märksa madalama sageduse ning suhtelise arvukusega). Seega Vihula paisud on üheks kõige ilmekamaks näiteks paisjärvede negatiivsest mõjust vohandilise neeruhaiguse võimendajana (Tabel 7, Joonised 32 ja 33).

Pedja jões esines parasiiti kõikidel samasuvistel forellidel Kärveski paisust üles- ja allavoolu, kuid ülesvoolu oli *T. bryosalmonae* suhteline arvukus oluliselt madalam. Kuigi mõlemal pool paisu esines ka haigustunnused, olid PKD sümptomid nii neeru vohandilisuse kui punaste vereliblede hulga osas paisust ülesvoolu oluliselt leebemad. Seejuures olid Kärveski paisust allavoolu olevate kalade haigustunnused kõikide uuritud paisude seast kõige tõsisemad. Oma rolli võib siin mängida ka Kärveski kalakasvatus, mis tõstab tõenäoliselt jõe toitelisust ning võib seeläbi mõjuda positiivselt sammalloomade biomassile Kärveskist allavoolu. Kuna ka Kärveskist ülesvoolu esineb parasiiti ning kliinilise PKD tununseid, on tõenäoline, et kõrget *T. bryosalmonae* esinemist ning PKD kliinilist kulgu soosib ka jõe lähtel asuv Mällu paisjärv. (Tabel 7, Joonised 32 ja 33).

Loobu jões sarnanes olukord Mustojaga - parasiit esines Kadrina ja Undla paisudest allavoolu kõikidel kaladel ning vähesel määral ka ülesvoolu Kadrina paisu. Ülesvoolu esines *T. bryosalmonae* vaid kolmel isendil ning nakatunud forellidel oli parasiidi suhteline arvukus väga madal ning haigustunnuseid ei esinenud. Seevastu Kadrina ja Undla paisust allavoolu olid kõik uuritud kalad parasiidiga nakatunud ning enamikul kaladel esines äge neerude vohandilisus ja samuti oli punavereliblede hulk väga madal. Seetõttu võib järeldada, et Kadrina ja Undla paisjärved on väga olulised vohandilise neeruhaiguse võimendajad ja põhjustajad (Tabel 7, Joonised 32 ja 33).

Elva jões, Hellenurme paisust allavoolu olid samuti kõik uuritud samasuvised forellid *T. bryosalmonae*'ga nakatunud ning neil esines märkimisväärselt kõrgemat neeru vohandilisust kui Hellenurme paisjärvest ülesvoolu uuritud isenditel. Seejuures esines parasiiti ka kõikidel ülesvoolu uuritud kaladel, kuid parasiidi suhteline arvukus oli paisust ülesvoolu oluliselt madalam. Punaste vereliblede hulga suhtes Hellenurme paisust üles- ja allavoolu elavad forellid üksteisest ei erinenud. Neeru vohandilisuse indeksi ning parasiidi suhtelise arvukuse võrdlusest võib siiski järeldada, et Hellenurme pais põhjustab allavoolu jäävas jões osas *T. bryosalmonae* arvukuse tõusu ning raskemakujulise vohandilise neeruhaiguse kulgu. On tõenäoline, et Elva jõe ülemjooksul olevad Elva küla ning Loodi paisud tõstavad samuti parasiidi esinemist ülesvoolu jääval jõelõigul ning annavad oma panuse *T. bryosalmonae* esinemise ja arvukuse tõusule jõe ülemjooksul (Tabel 7, Joonised 32 ja 33).

Pärlijões esines parasiiti kõikidel samasuvistel forellidel Alaveski paisust üles- ja allavoolu, kuid ülesvoolu oli *T. bryosalmonae* suhteline arvukus oluliselt madalam. Kuigi mõlemal pool paisu esinesid ka haigustunnused, oli PKD kulg nii neeru vohandilisuse kui punaste vereliblede hulga osas paisust ülesvoolu oluliselt leebem. Kuna ka Alaveski paisust ülesvoolu esineb parasiiti ning kliinilise PKD sümptomeid, on tõenäoline, et *T. bryosalmonae* kõrget esinemist ning arvukust soosib ka kilomeeter ülesvoolu asuv Mäeveski pais, mille all asus ülemine seirepunkt (Tabel 7, Joonised 32 ja 33).

Selja jões ülesvoolu Päide paisjärve parasiiti ei leitud, kuid paisust allavoolu esines *T. bryosalmonae*'d enamusel uuritud kaladest. Samuti oli allavoolu paisu neeru vohandilisus oluliselt kõrgem ning on tõenäoline, et soojadel suvedel esineb Päide paisust allavoolu oleval lõigul kliinilise PKD sümptomeid. Samas oli punaste vereliblede hulk ülesvoolu Päide paisjärve oluliselt madalam. Selja jõe ülemjooks on väga jahedaveeline ning samasuviste forellide kasvukiirus kõrge asustustiheduse korral on seal oluliselt aeglasem kui Päide paisjärvest allavoolu (täismassi keskmised vastavalt 2.54 g ja 6.15 g). Suurematel ning aktiivsematel isenditel on seejuures suurem hapnikutarve ning kõrgem punaliblede osakaal kui väiksematel indiviididel (Seibel *et al.* 2021). Seetõttu esines Selja jões Päide paisust allavoolu olevatel kaladel kõrgem punavereliblede hulk (Tabel 7, Joonised 32 ja 33).

Vainupea jões ülesvoolu Pajuveski paisjärve *T. bryosalmonae*'d ei leitud, kuid paisust allavoolu leidsime parasiiti ligikaudu ühel kolmandikul uuritud kaladest. Kuigi paisust allavoolu oli neeru vohandilisus mõnevõrra kõrgem, ei olnud erinevused olulised. Paisust allavoolu uuritud samasuvistel jõeforellidel esines siiski oluliselt madalam punaste vereliblede

hulk. Pajuveski pais soosib *T. bryosalmonae* esinemist ning tõstab ka allavoolu jääva jõeosa suvist veetemperatuuri. Seetõttu tõenäoline, et väga soojadel suvedel esineb Pajuveski paisust allavoolu oleval lõigul kliinilise PKD sümptomeid, samas kui jahedatel suvedel vohandilise neeruhaiguse tunnused seal välja ei arene (Tabel 7, Joonised 32 ja 33).

Vasalemma jões esines *T. bryosalmonae*'d Töökmani paisust üles- ja allavoolu, kuid statistiliselt oluline seos puudus nii parasiidi esinemise sageduses kui suhtelises arvukuses. Parasiidi suhteline arvukus oli seejuures kõikidel uuritud indiviididel väga madal. Neeru vohandilisuus oli samuti sarnane ning võib öelda, et antud haigustunnused puudusid nii paisust üles- kui allavoolu. Punaverelibled hulk oli allpool paisu oluliselt kõrgem. Selle põhjuseks on eeldatavalt erinevused uuritud samasuviste forellide suuruses (vt. ka Loobu ja Vigala jõgi) - allavoolu kalad olid keskmiselt 1.3g raskemad (keskmised vastavalt 4.15 g ja 5.84 g) (Tabel 7, Joonised 32 ja 33).

Võhandu jões esines *T. bryosalmonae* kõikidel uuritud samasuvistel forellidel nii paisust alla- kui ülesvoolu. Ühtlasi oli mõlemal pool paisu parasiidi suhteline arvukus väga kõrge ning PKD kulg tõsine. Kuigi neeru vohandilisuus oli allpool paisu mõnevõrra kõrgem, ei olnud erinevus ülesvoolu uuritud isenditega statistiliselt oluline. Võimalik, et Võhandu jões omab *T. bryosalmonae* kõrgele esinemisele ja suhtelisele arvukusele mõju jõestikis olev suur looduslike järvede osakaal, mis omakorada võib suurenda sammalloomade arvukust või biomassi. Sarnaselt Selja ning Vasalemma jõe oli punaste verelibled hulk allpool Hutita paisu oluliselt kõrgem kui ülesvoolu uuritud samasuvistel forellidel. Kuigi Võhandu jõe seirepunktides märkimisväärseid erinevusi kalade massi suhtes ei tuvastatud, võib oluliselt suurem punaverelibled hulk allavoolu punktis olla tingitud kalapäasu hüdroloogilisest režiimist, kus kiire vool nõuab kaladelt aktiivsemat liikumist ning tõstab ka hapnikutarvet (Seibel *et al.* 2021) (Tabel 7, Joonised 32 ja 33).

Nõmme jões *T. bryosalmonae*'d ei esinenud ning hetkel ei ole PKD jahedaveelises Nõmme jões forelli asurkonnale probleemiks.

Põltsamaa jões *T. bryosalmonae*'d ei esinenud ning tõenäoliselt ei ole hetkel PKD Põltsamaa jõe forelli asurkonnale Ao paisu all probleemiks. Küll aga on allpool olev jõelõik paisu poolt tugevalt mõjutatud ning tegu on paisuga, mis tõstis kõikide jõgede võrdluses veetemperatuuri allavoolu jäävas jõeosas kõige rohkem. *T. bryosalmonae* olemasolul oleks suure tõenäosusega allpool Ao paisu PKD kulg väga tõsine. Tähelepanuväärne on ka see, et kogu katsepüügi lõik allpool Ao paisu oli äärmiselt liigivaene, mis viitab jõeosa halvale ökoloogilisele seisundile.

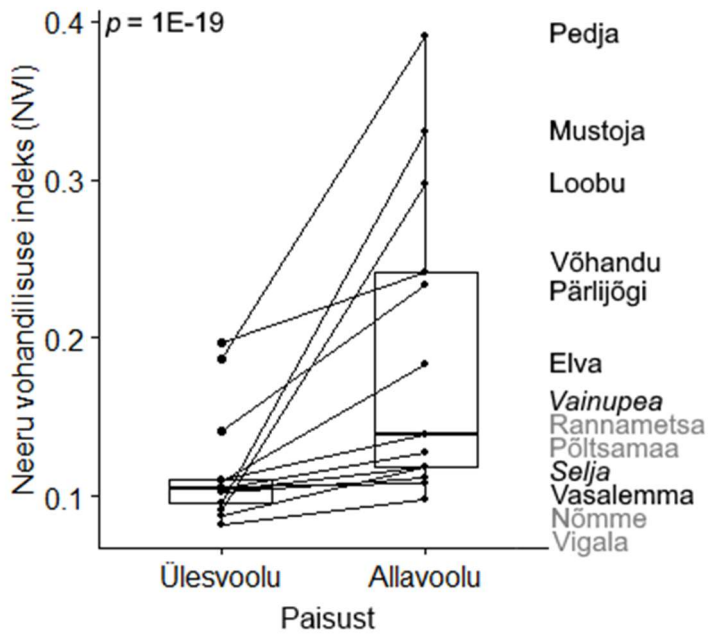
Rannametsa jões *T. bryosalmonae* 'd ei esinenud. Varasemalt on parasiiti leitud Timmkanalist (Dash & Vasemägi 2014), mis suubub Rannametsa jõkke jõe alamjooksul. Seega ei ole välistatud, et *T. bryosalmonae* levib tulevikus ka peajões ülesvoolu. Rannametsa pais tõstab märkimisväärselt allavoolu oleva jõeosa veetemperatuuri ning parasiidi esinemisel oleks tõenäoliselt ka PKD kulg allpool paisu tõsine.

Vigala jões ning Rõue jões *T. bryosalmonae* 'd ei esinenud. Oluliselt kõrgem punaliblede hulk allpool Kuusiku paisu uuritud samasuvistel jõeforellidel on tõenäoliselt põhjustatud suurest kasvuerinevusest jahedaveelise Rõue jõe isenditega (keskmine kaal vastavalt 6.64 ja 2.56 g). Kuusiku pais tõstab mõnevõrra allavoolu oleva jõeosa veetemperatuuri - üle 15 °C päevade arv oli 2022. aasta suvel paisust vahetult allavoolu 73 ning ülesvoolu 58. Seetõttu on tõenäoline, et parasiidi esinemisel oleks ka PKD kulg allpool paisu mõnevõrra tõsisem kui ülesvoolu. Ülesvoolu suubuv Rõue jõgi on äärmiselt jahedaveeline, mis välistab seal hetkel intensiivse PKD väljakujunemise.

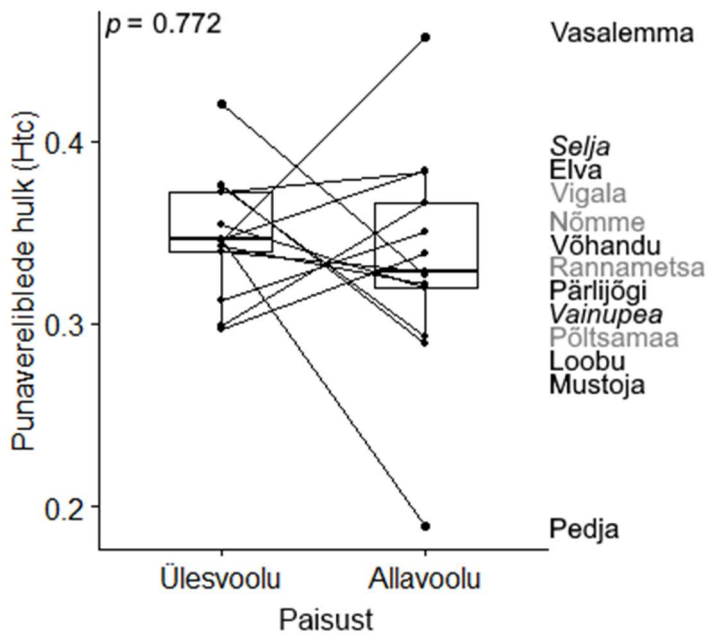
Järgnevalt on välja toodud vohandilise neeruhaiguse haigustunnuste võrdlus üles- ja allavoolu paisjärvesid tabelina (Tabel 7), joonistena kõikide jõgede vahel (Joonised 32 ja 33) ning jõepõhiselt jõgedes, kus seosed olid olulised (Joonised 34 ja 35).

Tabel 7. Vohandilise neeruhaiguse hinnatud sümptomid: neeru vohandilisuse indeks (NVI) ja punaste vereliblede hulk (Htc) paisudest üles- ja allavoolu, p- väärtus tähistab statistilise olulisuse nivood, paksus kirjas on välja toodud statistiliselt olulised erinevused võrdluses paisudest üles- ja allavoolu.

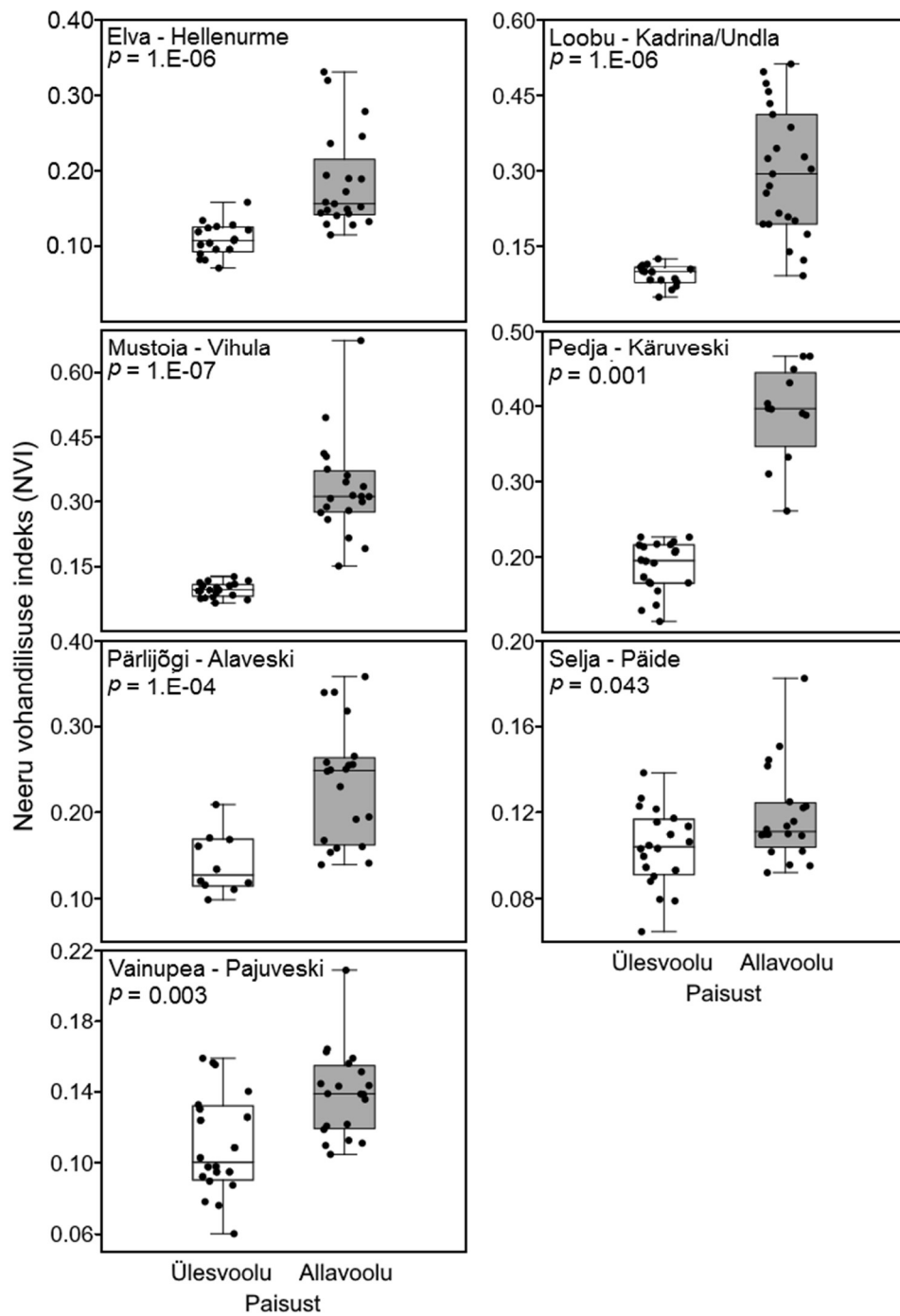
Jõgi - Pais	Vohandilise neeruhaiguse haigustunnused							
	Ülesvoolu			Allavoolu			p - väärtus NVI (Mann-Whitney)	p - väärtus Htc (Mann-Whitney)
	n	NVI	Htc	n	NVI	Htc		
Elva - Hellenurme	17	0.109	0.372	21	0.183	0.383	1.E-06	0.366
Loobu – Kadrina/Undla	15	0.091	0.375	23	0.297	0.293	1.E-06	0.002
Mustoja - Vihula	20	0.096	0.376	20	0.331	0.289	1.E-07	1.E-05
Nõmme - Veskijärv	20	0.106	0.313	18	0.108	0.350	-	-
Pedja - Kärveski	20	0.187	0.346	12	0.391	0.189	1.E-05	1.E-04
Põltsamaa - Ao	20	0.088	0.355	6	0.118	0.320	-	-
Pärli - Alaveski	10	0.141	0.420	20	0.234	0.326	0.001	1.E-04
Rannametsa - Laiksaare	20	0.105	0.340	20	0.127	0.329	-	-
Selja - Päide	20	0.104	0.346	20	0.118	0.384	0.043	0.001
Vainupea - Pajuveski	20	0.110	0.342	20	0.139	0.322	0.003	0.095
Vasalemma - Töökmani	10	0.103	0.346	10	0.112	0.457	0.285	0.001
Vigala - Kuusiku	15	0.082	0.299	10	0.098	0.366	-	-
Võhandu - Hutita	20	0.198	0.297	19	0.242	0.338	0.073	0.001



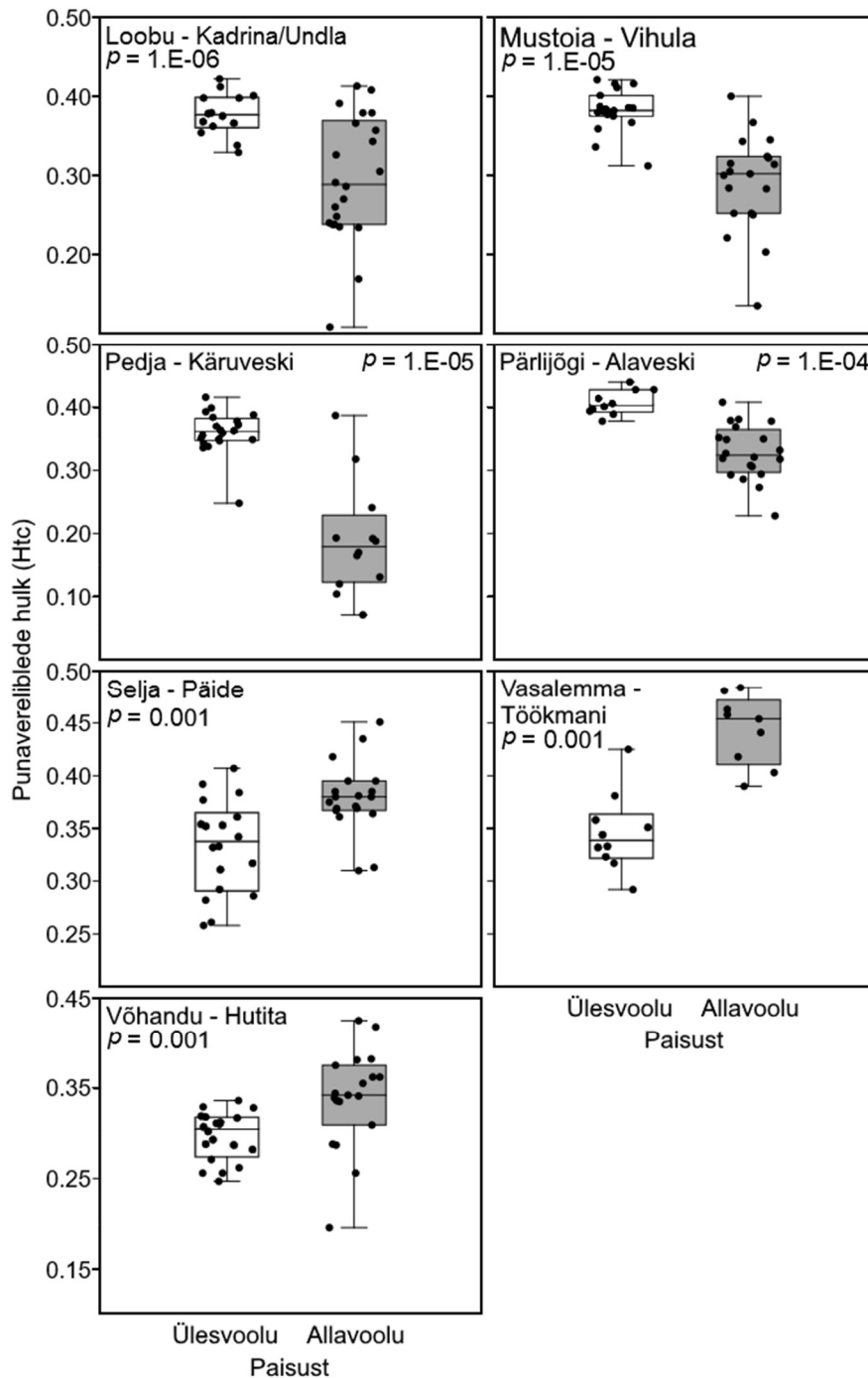
Joonis 32. Neeru vohandilisuse võrdlus paisudest üles- ja allavoolu. Kaldkirjas välja toodud jõgedes esines parasiit ainult allavoolu paisjärvesid ning halliga on välja toodud jõed, kus parasiiti ei esinenud (Wilcoxon'i test).



Joonis 33. Punavereliblede hulga võrdlus paisudest üles- ja allavoolu. Kaldkirjas välja toodud jõgedes esines parasiit ainult allavoolu paisjärvesid ning halliga on välja toodud jõed, kus parasiiti ei esinenud (Wilcoxon'i test).

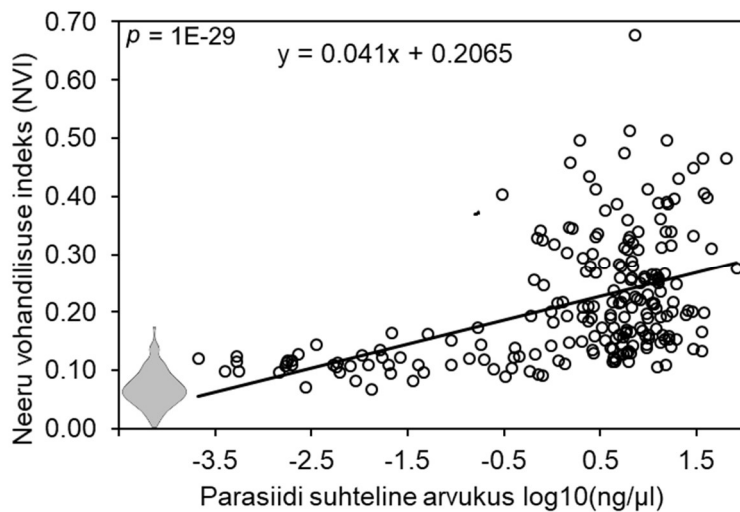


Joonis 34. Neeru vohandiliseuse indeksi võrdlus paisudest üles- ja allavoolu seitsmes jões, kus seos oli statistiliselt oluline ($p < 0.05$, Mann-Whitney U-test).

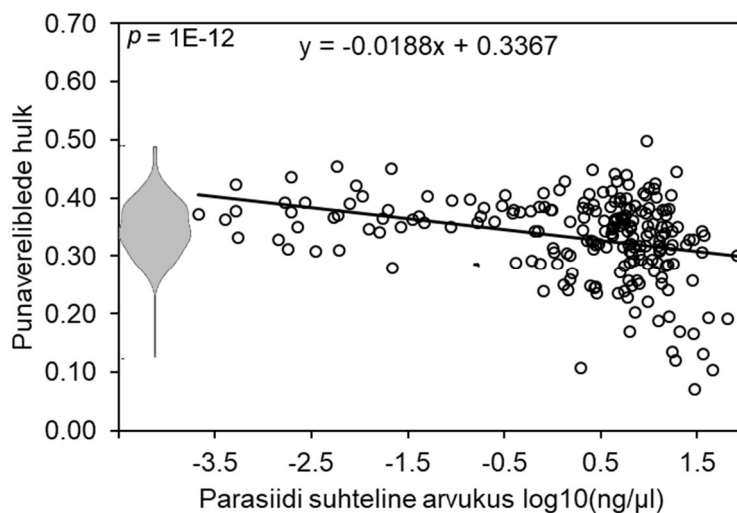


Joonis 35. Punavereliblede hulga (Htc) võrdlus paisjärvedest üles- ja allavoolu seitsmes jões, kus seos oli statistiliselt oluline ($p < 0.05$, Mann-Whitney U-test).

Parasiidi suhtelise arvukuse ning haigustunnuste vahel oli väga tugev seos, kus parasiidi arvukuse tõustes intensiivistus nii neeru vohandilisus (Joonis 36, lineaarne regressiooni analüüs, $p = 1E-29$) ning langes punavereliblede hulk (Joonis 37, lineaarne regressiooni analüüs, $p = 1E-12$). Kuna paisud tõstsid oluliselt parasiidi arvukust, omab see otsest mõju haigustunnuste ägenemisele paisudest allavoolu.



Joonis 36. Neeru vohandilisuse indeksi ja parasiidi suhtelise arvukuse seos, $p = 1E-29$ (lineaarse regressiooni analüüs). Hall viiul-diagramm kujutab parasiidivabade kalade neeru vohandilisuse indeksi jaotust.



Joonis 37. Punaverelibled hulk ja parasiidi suhtelise arvukuse seos, $p = 1E-12$ (lineaarse regressiooni analüüs). Hall viiul-diagramm kujutab parasiidivabade kalade punaverelibled hulk jaotust.

6 Kokkuvõte

Uuringu tulemused ja järeldused

***T. bryosalmonae* esinemise sagedus ning suhteline arvukus oli paisudest allavoolu oluliselt kõrgem võrreldes ülesvoolu jäävate aladega. Samuti oli parasiidi arvukuse tõus otseses seoses neeruhaiguse sümptomite - neeru vohandilise ägenemise ning punaste vereliblede hulga langusega. Seega suurendavad paisud nii *T. bryosalmonae* sageduse kui arvukuse tõusu, põhjustades oluliselt tõsisemaid neeruhaiguse sümptomeid paisudest allavoolu jäävates jõelõikudes.**

Arvestades käesoleva uuringu tulemusi, mis põhinevad 13 - 14. paisu alla- ja ülesvoolu jääva jõelõigu analüüsil, on alust ümber lükata kõik tõstatatud nullhüpoteesid.

- H1: Paisud ja paisjärved ei tõsta oluliselt vooluveekogude suvist veetemperatuuri. Nullhüpotees ümber lükatud.

- **Paisud ja paisjärved tõstavad oluliselt vooluveekogude suvist veetemperatuuri.**

Selgus, et paisjärvedest tulenev soojusreostus tõstis uuritud jõgedes paisudest allavoolu oleval jõelõigul suvekuudel veetemperatuuri keskmiselt 2.1 °C. Juunist augustini oli paisust allavoolu jäävas jõelõigus keskmiselt:

- **Üle 15 °C veetemperatuuriga ööpäevi 22 võrra rohkem** (vohandilise neeruhaiguse kliiniline temperatuurilävend);
- **Üle 17 °C veetemperatuuriga ööpäevi 33 võrra rohkem** (forelli optimaalse kasvutemperatuuri ülemine lävend);
- **Üle 20 °C veetemperatuuriga ööpäevi 10 võrra rohkem** (lõhe optimaalse kasvutemperatuuri ülemine lävend).

- H2: *T. bryosalmonae* sagedus ei erine paisudest ja paisjärvedest üles- ja allavoolu jäävates jõelõikudes.

Nullhüpotees ümber lükatud.

- ***T. bryosalmonae*'ga nakatumise sagedus on samasuvistel forellidel paisudest allavoolu oluliselt kõrgem võrreldes ülesvoolu jäävate jõelõikudega.**

Vohavat neeruhaigust põhjustavat parasiiti esines kokku üheksas jões 13-st. Kõiki jõgesid koos analüüsides oli parasiidi esinemise sagedus allpool paise oluliselt kõrgem võrreldes ülesvoolu

olevate seirepunktidega, mis näitab, et just paisjärvedest allavoolu asuvad jõelõigud kujutavad endast olulisi haiguskohte.

- H3: *T. bryosalmonae* arvukus (nakatumise intensiivsus) ei erine paisudest ja paisjärvedest üles- ja allavoolu jäävates jõelõikudes;
Nullhüpotees ümber lükatud.

- ***T. bryosalmonae* arvukus (nakatumise intensiivsus neerus) on samasuvistel forellidel paisudest allavoolu oluliselt kõrgem võrreldes ülesvoolu jäävate jõelõikudega;**

Seitsmes jões üheksast oli parasiidi arvukus paisudest ja paisjärvedest allavoolu oluliselt kõrgem. Seega tõstavad paisud märkimisväärselt parasiidi suhtelist arvukust allavoolu olevas jõeosas. Parasiidi suhtelise arvukuse ning haigustunnuste vahel oli samuti väga tugev seos, kus parasiidi arvukuse tõustes intensiivistus neeru vohandilisus ning langes punavereliblede hulk. Kuna paisud tõstsid oluliselt parasiidi arvukust, omab see otsest mõju haigustunnuste ägenemisele paisudest allavoolu.

- H4: Vohandilise neeruhaiguse sümptomid ei erine üles- ja allavoolu jäävates jõelõikudes.
Nullhüpotees ümber lükatud.
- **Vohandilise neeruhaiguse sümptomid on samasuvistel forellidel paisudest allavoolu oluliselt ägedamad võrreldes ülesvoolu jäävate jõelõikudega.**

Üheksast jõest seitsmes, kus parasiit esines, põhjustasid paisud allavoolu neeru vohandilise indeksi (NVI) olulist tõusu ning neljas jões põhjustasid paisud forellidele kehvreresust. See näitab, et paisudest allapoole paiknevates jõelõikudes on vohandilise neeruhaiguse kulgu enamasti väga raske ning forellid kannatavad tõsiste haigussümptomite all.

Prognoos ning leevendusmeetmed

Kliima mudelprognoosid Euroopas ennustavad järgneva 50 aasta jooksul lõhilastele sobivate elupaikade märkimisväärselt kadumist ja asurkondade välja suremist (Basen et al. 2022, Ros et al. 2021). Eesti laiuskraadidel on kirjeldatud forelli arvukuse märgatavat vähenemist viimase 30 aasta jooksul näiteks Rootsis (Donadi et al. 2023). Samas on prognoositud, et *T. bryosalmonae*'le ning sammalloomadele sobivad alad tõenäoliselt järgmise 50 aasta jooksul oluliselt ei vähene ning lõhilaste asurkonnad, kes elavad suure PKD riskiga elupaikades

surevad välja või toimub nende arvukuse oluline langus (Ros *et al.* 2021). Käesolev uuring näitab, et just paisudest allavoolu jäävad jõelõigukudes on lõhilaste risk vohandilisse neeruhaigusesse haigestuda kõrgeim. Seetõttu võib järeldada, et järgneva 50 aasta perspektiivis muutuvad paisude mõjualas olevad elupaigad lõhilastele ning eriti forellile suurel määral sobimatuks. Käesoleva uuringu põhjal on juba pragu näha, et paisudest allavoolu jäävad elupaigalõigud on sageli lõhilastele ebasobivad. Seda nii paisude poolt põhjustatud soojusreostuse kui ka veetemperatuuri ja *T. bryosalmonae* koosmõjus põhjustatud ägedaloomulise PKD tõttu. Seejuures väga soojade suvede puhul forelli järelkasv paisudest allavoolu suure tõenäosusega hävib ning mitmetes jõgedes on olukord tõsine ka märksa paisudest kaugemal.

Olukorra parandamiseks on võimalik rakendada leevendusmeetmeid, mis paisudest tulenevaid negatiivseid mõjusid mõnevõrra vähendaksid või koguni täiesti kõrvaldaksid. Kõige loomulikumaks ja samas mõjuvamaks leevendusmeetmeks vooluveekogu seisundi parandamise seisukohast on paisude täielik eemaldamine ning selle asemele kunstkärestike loomine. Seeläbi langeb paisudest allavoolu oleva jõelõigu suvine veetemperatuur ning suure tõenäosusega väheneb nii vohandilise neeruhaiguse sümptomite intensiivsus kui ajaline kestvus. Samuti kaovad paisude eemaldamisega mitmed paisude poolt põhjustatud keskkonnahäiringud ning paraneb vooluveekogude üldine ökoloogiline seisund. Jõgedes kus *T. bryosalmonae* esineb ainult paisudest allavoolu olevas jõelõigus, võib paisude eemaldamisel parasiit levida ülesvoolu. Samas kui paisust ülesvoolu jääv jõeosa on jahedaveeline, siis sel juhul ei tekita *T. bryosalmonae* olulist kahju sealsele forelliasurkonnale, kuna vohandiline neeruhaigus avaldub ainult soojeveelistes ja eutroofsetes jõelõigukudes.

Lisaks on oluline elupaikade taastamine ka teistes inimese poolt tugevalt muudetud jõelõigukudes. Kõige tähtsamaks võib vohandilise neeruhaiguse seisukohast pidada kaldavarjutuse loomist õgvendatud ning kaldapuistuta jõesängides, mis parandaks oluliselt vooluveekogude temperatuurirežiimi. Ühtlasi vähendab see erosiooni, parandab jõgede gaasirežiimi ning üldist ökoloogilist seisundit. Samuti on tähtis reostuskoormuse vähendamine, kuna eutrofeerumine suurendab sammalloomade biomassi ning ühtlasi *T. bryosalmonae* arvukust. Juhul kui paisude eemaldamine ei ole erinevatel põhjustel võimalik, on oluline päikesekiirgusele avatud veepeegli pindala vähendamine ning võimaliku lisavarjutuse loomine. Mujal maailmas on seda tehtud näiteks veehoidlatele ujuvate päikeseparkide (*floating solar panels*) rajamise kaudu. Tegu on võrdlemisi odava lahendusega ning samuti on

võimalik vältida päikesepaneelide alla jääva maa muudel eesmärkidel kasutuskõlbmatuks muutumist. Varjutamisega väheneb veepinnale jõudva päikesekiirguse hulk ning langeb pinnakihtide veetemperatuur ja primaarproduktioon, mis avaldaks positiivset mõju ka paisudest allavoolu jäävale jõeosale. Samuti väheneb vetikaõitsengute ning hüpoksia esinemise tõenäosus. Veetemperatuuri alandamise tõttu muutub ka vohandilise neeruhaiguse kulg allavoolu jäävas jõeosas leebemaks põhjustades lõhilaste noorjärkude madalamat suremust.

Kokkuvõttes võib öelda, et paisud on juba praegu Eesti lõhilaste asurkondadele tugevalt limiteerivaks faktoriks nii rändetõketena kui muude negatiivsete mõjude tõttu. Enamik uuritud paise põhjustasid suvekuudel olulist veetemperatuuri tõusu allavoolu jäävates jõelõikudes, mis muudavad vastavad jõelõigud lõhilastele ebasobivaks. Lisaks üldisele veetemperatuuri tõusule on Eesti lõhilased ja eriti forelli asurkonnad *T. bryosalmonae* poolt põhjustatud vohandilise neeruhaiguse tõttu ohustatud ning käesolev uuring näitab paisude ja vohandilise neeruhaiguse vahelist väga tugevat seost. Sisuliselt toimivad paisud allavoolu jäävatel jõelõikudel oluliste haiguskollete tekitajatena. Koos kliimamuutustega süveneb tulevikus paisude ning tugevalt muudetud jõeosade poolt põhjustatud keskkonnanahäiringute mõju ning vohandilise neeruhaiguse ägenemise tõttu on oodata lõhilaste noorjärkude suremuse tõusu. Juhul kui jões on tõestatud *T. bryosalmonae* esinemine, siis pole olemasolevate teadmiste põhjal võimalik parasiidist vabaneda. Pigem tuleb fokuseerida leevendusmeetmete rakendamisele mille eesmärgiks on alandada või vähemalt vähendada veetemperatuuri tõusu ja vooluveekogude toitelisust. Juhul kui ei rakendata eelpoolkirjeldatud leevendusmeetmeid, on tõenäoline, et vohandilise neeruhaiguse ja kliimamuutuse koosmõju põhjustab tulevikus märkimisväärset forelli arvukuse langust.

7 Kasutatud kirjandus

- Ahmad F, Debes PV, Nousiainen I, Kahar S, Pukk L, Gross R, Ozerov M, Vasemägi A (2021) The strength and form of natural selection on transcript abundance in the wild. *Molecular Ecology* 30:2724-2737
- Allan JD, Castillo Uzcanga M, Capps K (2021) Stream Ecology, Structure and Function of Running Waters. in *Stream Ecology*, eds. J. D., Allan, M. M., Castillo, K. A. Capps (Cham, Springer) 225–245.
- Anderson CL, Canning EU, Okamura B (1999) Molecular data implicate bryozoans as hosts for PKX (Phylum *Myxozoa*) and identify a clade of bryozoan parasites within the *Myxozoa*. *Parasitology* 119:555-561
- Angilletta Jr MJ, Ashley Steel E, Bartz KK, Kingsolver JG, Scheuerell MD, Beckman BR, Crozier LG (2008) Big dams and salmon evolution: changes in thermal regimes and their potential evolutionary consequences. *Evolutionary Applications* 1:286-299
- Angilletta MJ, Niewiarowski PH, Navas CA (2002) The evolution of thermal physiology in ectotherms. *Journal of Thermal Biology* 27:249-268
- Auffray M, Senécal J-F, Turgeon K, St-Hilaire A, Maheu A (2023) Reservoirs regulated by small dams have a similar warming effect than lakes on the summer thermal regime of streams. 869:161445
- Bailey C, Strepparava N, Wahli T, Segner H (2019) Exploring the immune response, tolerance and resistance in proliferative kidney disease of salmonids. 90:165-175
- Beechie T, Buhle E, Ruckelshaus M, Fullerton A, Holsinger L (2006) Hydrologic regime and the conservation of salmon life history diversity. 130:560-572
- Bejarano MD, Sordo-Ward Á, Alonso C, Nilsson C (2017) Characterizing effects of hydropower plants on sub-daily flow regimes. *Journal of Hydrology* 550:186-200
- Belletti B, Garcia de Leaniz C, Jones J, Bizzi S, Börger L, Segura G, Castelletti A, van de Bund W, Aarestrup K, Barry J, Belka K, Berkhuisen A, Birnie-Gauvin K, Bussetini M, Carolli M, Consuegra S, Dopico E, Feierfeil T, Fernández S, Fernandez Garrido P, Garcia-Vazquez E, Garrido S, Giannico G, Gough P, Jepsen N, Jones PE, Kemp P, Kerr J, King J, Łapińska M, Lázaro G, Lucas MC, Marcello L, Martin P, McGinnity P, O'Hanley J, Olivo del Amo R, Parasiewicz P, Pusch M, Rincon G, Rodriguez C, Royte J, Schneider CT, Tummers JS, Vallesi S, Vowles A, Verspoor E, Wanningen H, Wantzen KM, Wildman L, Zalewski M (2020) More than one million barriers fragment Europe's rivers. *Nature* 588, 436–441
- Bettge K, Segner H, Burki R, Schmidt-Posthaus H, Wahli T (2009) Proliferative kidney disease (PKD) of rainbow trout: Temperature- and time-related changes of *Tetracapsuloides bryosalmonae* DNA in the kidney. *Parasitology* 136:615-625

- Breau C, Cunjak RA, Bremset G (2007) Age-specific aggregation of wild juvenile Atlantic salmon *Salmo salar* at cool water sources during high temperature events. *Journal of Fish Biology* 71:1179-1191
- Brett JR (1964) The respiratory metabolism and swimming performance of young sockeye salmon. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 21:1183-1226
- Bruneaux M, Visse M, Gross R, Pukk L, Saks L, Vasemägi A (2017) Parasite infection and decreased thermal tolerance: impact of proliferative kidney disease on a wild salmonid fish in the context of climate change. *Functional Ecology* 31:216-226
- Canning EU, Curry A, Feist SW, Longshaw M, Okamura B (2000) A New Class and Order of Myxozoans to Accommodate Parasites of Bryozoans with Ultrastructural Observations on *Tetracapsula bryosalmonae* (PKX Organism). *Journal of Eukaryotic Microbiology* 47:456-468
- Chandesris A, Van Looy K, Diamond JS, Souchon Y (2019) Small dams alter thermal regimes of downstream water. *Hydrology and Earth System Sciences* 23:4509-4525
- Chilmonczyk S, Monge D, De Kinkelin P (2002) Proliferative kidney disease: cellular aspects of the rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum), response to parasitic infection. *Journal of Fish Diseases* 25:217-226
- Clifton-Hadley RS, Richards RH, Bucke D (1986) Proliferative kidney disease (PKD) in rainbow trout *Salmo gairdneri*: Further observations on the effects of water temperature. *Aquaculture* 55:165-171
- Corey E, Linnansaari T, Dugdale SJ, Bergeron N, Gendron J-F, Lapointe M, Cunjak RA (2020) Comparing the behavioural thermoregulation response to heat stress by Atlantic salmon parr (*Salmo salar*) in two rivers. *Ecology of Freshwater Fish* 29:50-62
- Dash M, Vasemägi A (2014) Proliferative kidney disease (PKD) agent *Tetracapsuloides bryosalmonae* in brown trout populations in Estonia. *Diseases of Aquatic Organisms* 109:139-148:139-148
- Daufresne M, Boët P (2007) Climate change impacts on structure and diversity of fish communities in rivers. *Global Change Biology* 13:2467-2478
- Dauwalter DC, Duchi A, Epifanio J, Gandolfi A, Gresswell R, Juanes F, Kershner J, Lobón-Cervía J, McGinnity P, Meraner A, Mikheev P, Morita K, Muhlfeld CC, Pinter K, Post JR, Unfer G, Vøllestad LA, Williams JE (2020) A call for global action to conserve native trout in the 21st century and beyond. *Ecology of Freshwater Fish* 29:429-432
- Debes P, Gross R, Vasemägi A (2017) Quantitative Genetic Variation in, and Environmental Effects on, Pathogen Resistance and Temperature-Dependent Disease Severity in a Wild Trout. *The American Naturalist* 190:000-000
- Donadi S, Näslund J, Sandin L, Sers B, Vasemägi A. and Degerman, E (2023) Contrasting long-term trends in juvenile abundance of a widespread cold-water salmonid along a latitudinal gradient: effects of climate, stream size and migration strategy. *Ecography*, 2023: e06522.

- Doubek JP, Campbell KL, Lofton ME, McClure RP, Carey CC (2019) Hypolimnetic hypoxia increases the biomass variability and compositional variability of crustacean zooplankton communities. *Water* 11, 2179
- Dudgeon D (2019) Multiple threats imperil freshwater biodiversity in the Anthropocene. *Current Biology* 29:R960-R967
- Dugdale SJ, Franssen J, Corey E, Bergeron NE, Lapointe M, Cunjak RA (2016) Main stem movement of Atlantic salmon parr in response to high river temperature. *Ecology of Freshwater Fish* 25:429-445
- Elliott (1991) Tolerance and resistance to thermal stress in juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar*. *Freshwater Biology* 25:61-70
- Feist S, Longshaw M (2006) Phylum Myxozoa, In *Fish Diseases and Disorders Vol 1*, Cabi International
- Ficke AD, Myrick CA, Hansen LJ (2007) Potential impacts of global climate change on freshwater fisheries. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 17:581-613
- Gousskov A, Reyes M, Wirthner-Bitterlin L, Vorburger C (2016) Fish population genetic structure shaped by hydroelectric power plants in the upper Rhine catchment. *Evolutionary Applications* 9:394-408
- Grabner D, El-Matbouli M (2008) Transmission of *Tetracapsuloides bryosalmonae* (Myxozoa: Malacosporea) to *Fredericella sultana* (Bryozoa: *Phylactolaemata*) by various fish species. *Diseases of Aquatic Organisms* 79:133-139
- Grabner DS, El-Matbouli M (2009) Comparison of the susceptibility of brown trout (*Salmo trutta*) and four rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) strains to the myxozoan *Tetracapsuloides bryosalmonae*, the causative agent of proliferative kidney disease (PKD). *Veterinary Parasitology* 165:200-206
- Hammer Ø, Harper DAT, Ryan PD (2001) PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. In, Book 4. *Palaeontologia Electronica*
- Hanski I, Gaggiotti OE (2004) *Ecology, Genetics and Evolution of Metapopulations*. Academic Press, Burlington
- Hedrick RP, Baxa DV, De Kinkelin P, Okamura B (2004) Malacosporean-like spores in urine of rainbow trout react with antibody and DNA probes to *Tetracapsuloides bryosalmonae*. *Parasitology Research* 92:81-88
- Hedrick RP, MacConnell E, de Kinkelin P (1993) Proliferative kidney disease of salmonid fish. *Annual Review of Fish Diseases* 3:277-290
- Hoess R, Generali KA, Kuhn J, Geist J (2022) Impact of fish ponds on stream hydrology and temperature regime in the context of freshwater pearl mussel conservation. *Water* 14, 2490

- Huntingford FA, Aird D, Joiner P, Thorpe KE, Braithwaite VA, Armstrong JD (1999) How juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar* L., respond to falling water levels:: experiments in an artificial stream. *Fisheries Management and Ecology* 6:357-364
- Hutchins PR, Sepulveda AJ, Martin RM, Hopper LR (2018) A probe-based quantitative PCR assay for detecting *Tetracapsuloides bryosalmonae* in fish tissue and environmental DNA water samples. *Conservation Genetic Resources* 10:317-319
- Hvidsten NA, Diserud OH, Jensen AJ, Jensås JG, Johnsen BO, Ugedal O (2015) Water discharge affects Atlantic salmon *Salmo salar* smolt production: a 27 year study in the River Orkla, Norway. *Journal of Fish Biology* 86:92-104
- ICOLD (2011) International Commission on Large Dams (ICOLD) Constitution Status. In Constitution, Paris
- IPCC (2021) Climate Change 2021: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. In: Masson-Delmotte V, P. Zhai, A. Pirani, S.L., Connors CP, S. Berger, N. Caud, Y. Chen, L. Goldfarb, M.I. Gomis, M. Huang, K. Leitzell, E. Lonnoy, J.B.R., Matthews TKM, T. Waterfield, O. Yelekçi, R. Yu, and B. Zhou (eds.) (eds). Cambridge University Press.
- Jager H, Chandler J, Lepla K, Winkle W (2001) A Theoretical study of river fragmentation by dams and its effects on white sturgeon populations. *Environmental Biology of Fishes* 60:347-361
- Jespersen H, Rasmussen G, Pedersen S (2021) Severity of summer drought as predictor for smolt recruitment in migratory brown trout (*Salmo trutta*). *Ecology of Freshwater Fish* 30:115-124
- Jonsson B, Jonsson N (2009) A review of the likely effects of climate change on anadromous Atlantic salmon *Salmo salar* and brown trout *Salmo trutta*, with particular reference to water temperature and flow. *Journal of Fish Biology* 75:2381-2447
- Jonsson B, Jonsson N (2011) Climatic Effects on Atlantic Salmon and Brown Trout. In *Ecology of Atlantic Salmon and Brown Trout*. Springer Netherlands, Dordrecht
- Jonsson B, Labeelund JH (1993) Latitudinal clines in life-history variables of anadromous brown trout in Europe. *Journal of Fish Biology* 43:1-16
- Junker J, Peter A, Wagner CE, Mwaiko S, Germann B, Seehausen O, Keller I (2012) River fragmentation increases localized population genetic structure and enhances asymmetry of dispersal in bullhead (*Cottus gobio*). *Conservation Genetics* 13:545-556
- Jõgede eeluuringud elupaikade parandamiseks. Osa 1. Kasari jõestiku ihtüoloogilised uuringud. IB Urmas Nugin töö nr 22015 – osa 1 (2023). Ökokonsult OÜ, TÜ Eesti Mereinstituut, Trulling MTÜ
- Järvekülg R, Kesler M, Kangur M (2008) Eesti meriforelli kudejõgede taastootmispotentsiaali hindamine ning võimalikud rehabilitatsioonimeetmed. Töövõtuleping nr 18-20/421 aruanne. EMÜ PKI limnoloogiakeskus, TÜ Eesti Mereinstituut, Tartu

- Järvekülg R, Pihu R, Kesler M, Taal I, Svirgsden R, Lauringson G (2014) Meriforelli kudejõgede taastootmispotentsiaali hindamine 2013. Töövõtulepingu nr. Nr 4-1.1/247-1 (19.12.2013) aruanne. EMÜ PKI limnoloogiakeskus, TÜ Eesti Mereinstituut, MTÜ Trulling, Tartu
- Järvekülg R., Pihu R., Sinimets A, Kesler M, Taal I, Lauringson G (2015) Eesti meriforelli kudejõgede taastootmispotentsiaali hindamine 2015. Töövõtulepingu nr. 4-1.1/14/299 aruanne. EMÜ PKI limnoloogiakeskus, TÜ Eesti Mereinstituut, MTÜ Trulling, Tartu
- Järvekülg R, Pensa L., Pihu R, Sinimets A (2018) Jõeforelli ja harjuse elupaikade inventuur Elva ja Väikese Emajõe jõestikes. KIK Kalandus programmi projekti nr 12876 aruanne. Eesti Maaülikool, Tartu
- Järvekülg R, Leiner E (2019) Ülevaade paisudest ja kalapääsudest Koiva Veekogud ilma piirideta projekti alal Eestis. Tähelepanekud, probleemid, võimalikud lahendused teostatavuse ja maksumuse hinnanguga. EMÜ PKI limnoloogiakeskus, Keskkonnaamet
- Järvekülg R, Pihu R, Pensa L, Lauringson G, Sinimets A, Järvekülg T (2021) Jõeforelli asurkondade ja elupaikade inventuur Pedja ja Keila jõestikes. KIK Kalandus programmi projekti nr 16075 aruanne. Eesti Maaülikool, Tartu
- Kahar S (2022) Proliferatiivse neeruhaiguse (PKD) esinemine ja mõju Eesti kalakasvanduste lõhilastele. Euroopa Merendus- ja Kalandusfondi rakenduskava 2014-2020 meetme 2.6 "Teadlaste ja vesiviljelusettevõtjate koostöötoetus" lõpparuanne. Eesti Maaülikool, Tartu
- Kanehl PD, Lyons J, Nelson JE (1997) Changes in the habitat and fish community of the Milwaukee River, Wisconsin, following removal of the woolen mills dam. North American Journal of Fisheries Management 17:387-400
- Kent M, Hedrick RP (1985) Development of the PKX myxosporean in rainbow trout. Diseases of Aquatic Organisms 1:169-182
- Kesler M, Taal I, Svirgsden R (2017) Joaveski joastikust ülesvoolu jääva Loobu jõestiku kalandusliku taastootmispotentsiaali hindamine 2016 aastal. Töövõtulepingu 3-2_10/3841-4/2015 aruanne. Tartu Ülikooli Eesti Mereinstituut, Tartu
- Kibler KM, Alipour M (2017) Flow alteration signatures of diversion hydropower: An analysis of 32 rivers in southwestern China. Ecohydrology 10:e1846
- Klymus KE, Merkes CM, Allison MJ, Goldberg CS, Helbing CC, Hunter ME, Jackson CA, Lance RF, Mangan AM, Monroe EM, Piaggio AJ, Stokdyk JP, Wilson CC, Richter CA (2020) Reporting the limits of detection and quantification for environmental DNA assays. Environmental DNA 2:271-282
- Kumar G, Abd-Elfattah A, El-Matbouli M (2015) Identification of differentially expressed genes of brown trout (*Salmo trutta*) and rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) in response to *Tetracapsuloides bryosalmonae* (Myxozoa). Parasitology Research 114:929-939

- Kumar G, Abd-Elfattah A, Saleh M, El-Matbouli M (2013) Fate of *Tetracapsuloides bryosalmonae* (Myxozoa) after infection of brown trout *Salmo trutta* and rainbow trout *Oncorhynchus mykiss*. *Diseases of Aquatic Organisms* 107:9-18
- Kędra M (2020) Regional response to global warming: water temperature trends in semi-natural mountain river systems. *Water* 12, 283
- Kędra M, Wiejaczka Ł (2018) Climatic and dam-induced impacts on river water temperature: Assessment and management implications. *The Science of The Total Environment* 626:1474-1483
- Landergren P (2004) Factors affecting early migration of sea trout *Salmo trutta* parr to brackish water. *Fisheries Research* 67:283-294
- Lauringson M, Kahar S, Veevo T, Silm M, Philpott D, Svirgsden R, Rohtla M, Pääk P, Gross R, Kaart T, Vasemägi A (2023) Spatial and intra-host distribution of myxozoan parasite *Tetracapsuloides bryosalmonae* among Baltic sea trout (*Salmo trutta*). *Journal of Fish Diseases* 46:1073-1083
- Lauringson M, Nousiainen I, Kahar S, Burimski O, Gross R, Kaart T, Vasemägi A (2021) Climate change-driven disease in sympatric hosts: Temporal dynamics of parasite burden and proliferative kidney disease in wild brown trout and Atlantic salmon. *Journal of Fish Diseases* 44:689-699
- Lessard JL, Hayes DB (2003) Effects of elevated water temperature on fish and macroinvertebrate communities below small dams. *River Research and Applications* 19:721-732
- Ligon FK, Dietrich WE, Trush WJCFpdM (1995) Downstream Ecological Effects of Dams: A geomorphic perspective. *BioScience* 45:183-192
- Likens GE (2010) River ecosystem ecology : a global perspective : a derivative of Encyclopedia of inland waters. In. *River ecosystem ecology*. Academic Press
- Longshaw M, Le Deuff RM, Harris AF, Feist SW (2002) Development of proliferative kidney disease in rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum), following short-term exposure to *Tetracapsula bryosalmonae* infected bryozoans. *Journal of Fish Diseases* 25:443-449
- Magilligan FJ, Nislow KH (2005) Changes in hydrologic regime by dams. *Dams in Geomorphology* 71:61-78
- Maheu A, St-Hilaire A, Caissie D, El-Jabi N (2016a) Understanding the thermal regime of rivers influenced by small and medium size dams in Eastern Canada. *River Research and Applications* 32:2032-2044
- Maheu A, St-Hilaire A, Caissie D, El-Jabi N, Bourque G, Boisclair D (2016b) A regional analysis of the impact of dams on water temperature in medium-size rivers in eastern Canada. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 73:1885-1897
- Marcinkowski P, Grygoruk M (2017) Long-term downstream effects of a dam on a lowland river flow regime: case study of the upper narew. *Water* 9, 10

- Marcogliese DJ (2001) Implications of climate change for parasitism of animals in the aquatic environment. *Canadian Journal of Zoology* 79:1331-1352
- Maxted JR, McCready CH, Scarsbrook MR (2005) Effects of small ponds on stream water quality and macroinvertebrate communities. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 39:1069-1084
- Mensingher MA, Hawkes JP, Goulette GS, Mortelliti A, Blomberg EJ, Zydlewski JD (2023) Dams facilitate predation during Atlantic salmon (*Salmo salar*) smolt migration. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* e-First
- Michel A, Brauchli T, Lehning M, Schaepli B, Huwald H (2020) Stream temperature and discharge evolution in Switzerland over the last 50 years: annual and seasonal behaviour. *Hydrology and Earth System Sciences* 24:115-142
- Moore A, Bendall B, Barry J, Waring C, Crooks N, Crooks L (2012) River temperature and adult anadromous Atlantic salmon, *Salmo salar*, and brown trout, *Salmo trutta*. *Fisheries Management and Ecology* 19:518-526
- Morris D, Adams A (2007) Transmission of *Tetracapsuloides bryosalmonae* (Myxozoa: Malacosporea), the causative organism of salmonid proliferative kidney disease, to the freshwater bryozoan *Fredericella sultana*. *Parasitology* 133:701-709
- Nõges P, Järvet A, Jaagus J, Nõges T, Laas A (2012) Kliimamuutuse mõju veeökosüsteemidele ning põhjaveele Eestis ja sellest tulenevad veeseireprogrammi võimalikud arengusuunad. Eesti Maaülikool, Tartu
- Okamura B, Hartikainen H, Schmidt-Posthaus H, Wahli T (2011) Life cycle complexity, environmental change and the emerging status of salmonid proliferative kidney disease. *Freshwater Biology* 56:735-753
- Olden JD, Naiman RJ (2010) Incorporating thermal regimes into environmental flows assessments: modifying dam operations to restore freshwater ecosystem integrity. *Freshwater Biology* 55:86-107
- Petts GE (1985) *Impounded Rivers: Perspectives for Ecological Management*. In *Environmental Conservation*, xvii 326 pp, John Wiley & Sons, Chichester
- Plehn M (1924) *Praktikum der Fischkrankheiten*, Schweizerbart (E. Nägele) g.m.b.h, Stuttgart
- Pörtner H-O, Roberts D, Tignor M, Poloczanska E, Mintenbeck K, Alegría A, Craig M, Langsdorf S, Lössche S, Möller V, Okem A, Rama B, Belling D, Dieck W, Götze S, Kersher T, Mangele P, Maus B, Mühle A, Weyer N (2022) *Climate Change 2022: Impacts, Adaptation and Vulnerability Working Group II Contribution to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*
- Reid AJ, Carlson AK, Creed IF, Eliason EJ, Gell PA, Johnson PTJ, Kidd KA, MacCormack TJ, Olden JD, Ormerod SJ, Smol JP, Taylor WW, Tockner K, Vermaire JC, Dudgeon D, Cooke SJ (2019) Emerging threats and persistent conservation challenges for freshwater biodiversity. *Biological Reviews* 94:849-873

- Ros A, Baer J, Basen T, Chucholl C, Schneider E, Teschner R, Brinker A (2021) Current and projected impacts of the parasite *Tetracapsuloides bryosalmonae* (causative to proliferative kidney disease) on Central European salmonid populations under predicted climate change. *Freshwater Biology* 66:1182-1199
- Ros A, Schmidt-Posthaus H, Brinker A (2022) Mitigating human impacts including climate change on proliferative kidney disease in salmonids of running waters. *Journal of Fish Diseases* 45, 497–521
- Schisler GJ, Walker PG, Chittum LA, Bergersen EP (1999) Gill ectoparasites of juvenile rainbow trout and brown trout in the upper Colorado River. *Journal of Aquatic Animal Health* 11:170-174
- Schmutz S, Moog O (2018) Dams: Ecological Impacts and Management. In. *Riverine Ecosystem Management*, Springer International Publishing, pp 111–127
- Sedláček J, Bábek O, Grygar TM, Lend'áková Z, Pacina J, Štojd J, Hošek M, Elznicová J (2022) A closer look at sedimentation processes in two dam reservoirs. *Journal of Hydrology* 605:127397
- Seibel H, Bamann B, Rebl A (2021) Blood will tell: what hematological analyses can reveal about fish welfare. *Frontiers in Veterinary Science* 8
- Seyedhashemi H, Moatar F, Vidal J-P, Diamond JS, Beaufort A, Chandesris A, Valette L (2021) Thermal signatures identify the influence of dams and ponds on stream temperature at the regional scale. *Science of The Total Environment* 766:142667
- Shiklomanov I (2000) Appraisal and assessment of world water resources. *Water International* 25:11-32
- Sinokrot BA, Stefan HG, McCormick JH, Eaton JG (1995) Modeling of climate change effects on stream temperatures and fish habitats below dams and near groundwater inputs. *Water Resources Research* 30:181-200
- Soliman H, Kumar G, El-Matbouli M (2018) *Tetracapsuloides bryosalmonae* persists in brown trout *Salmo trutta* for five years post exposure. *Diseases of Aquatic Organisms* 127:151-156
- Spinti RA, Condon LE, Zhang J (2023) The evolution of dam induced river fragmentation in the United States. *Water Resources Research* 14:3820
- Sterud E, Forseth T, Ugedal O, Poppe T, Jørgensen A, Bruheim T, Fjeldstad H-P, Mo T (2007) Severe mortality in wild Atlantic salmon *Salmo salar* due to proliferative kidney disease (PKD) caused by *Tetracapsuloides bryosalmonae* (Myxozoa). *Diseases of Aquatic Organisms* 77:191-198
- Swatdipong A, Primmer CR, Vasemägi A (2010) Historical and recent genetic bottlenecks in European grayling, *Thymallus thymallus*. *Conservation Genetics* 11:279-292
- Tickner D, Opperman JJ, Abell R, Acreman M, Arthington AH, Bunn SE, Cooke SJ, Dalton J, Darwall W, Edwards G, Harrison I, Hughes K, Jones T, Leclère D, Lynch AJ, Leonard P, McClain ME, Muruven D, Olden JD, Ormerod SJ, Robinson J, Tharme RE, Thieme

- M, Tockner K, Wright M, Young L (2020) Bending the Curve of Global Freshwater Biodiversity Loss: An Emergency Recovery Plan. *BioScience* 70:330-342
- Tõkestusrajatiste inventariseerimine vooluveekogudel kalade rändetingimuste parandamiseks. Hange I. (Koostajad: Eesti Veeprojekt OÜ, PB Maa ja Vesi AS, IB Urmas Nugin OÜ, Maves AS, VSIA Meliorprojekts, PB Koda OÜ, Ökokonsult OÜ, Summa Summarum OÜ). Tartu, 2013
- Uehlinger U (2000) Resistance and resilience of ecosystem metabolism in a flood-prone river system. *Freshwater Biology* 45:319-332
- Van Leeuwen CHA, Dalen K, Museth J, Junge C, Vøllestad LA (2018) Habitat fragmentation has interactive effects on the population genetic diversity and individual behaviour of a freshwater salmonid fish. *River Research and Applications* 34:60-68
- Vehanen T, Sutela T, Huusko A (2023) Potential impact of climate change on salmonid smolt ecology. *Fishes* 8, 382
- Vidović V, Krajačić G, Matak N, Stunjek G, Mimica M (2023) Review of the potentials for implementation of floating solar panels on lakes and water reservoirs. *Renewable and Sustainable Energy Reviews* 178:113237
- Wahli T, Knuesel R, Bernet D, Segner H, Pugovkin D, Burkhardt-Holm P, Escher M, Schmidt-Posthaus H (2002) Proliferative kidney disease in Switzerland. *Journal of Fish Diseases* 25:491-500
- Waldner K, Borkovec M, Borgwardt F, Unfer G, El-Matbouli M (2021) Effect of water temperature on the morbidity of *Tetracapsuloides bryosalmonae* (Myxozoa) to brown trout (*Salmo trutta*) under laboratory conditions. *Journal of Fish Diseases* 44:1005-1013
- Ward JV, Stanford JA The Ecology of Regulated Streams: Past Accomplishments and Directions for Future Research. In J. F. Craig & J. B. Kemper (Eds.) *Regulated Streams*. pp 391–409. Boston, MA: Springer
- Webb BW, Nobilis F (2007) Long-term changes in river temperature and the influence of climatic and hydrological factors. *Hydrological Sciences Journal* 52:74-85
- Wilbur NM, O'Sullivan AM, MacQuarrie KTB, Linnansaari T, Curry RA (2020) Characterizing physical habitat preferences and thermal refuge occupancy of brook trout (*Salvelinus fontinalis*) and Atlantic salmon (*Salmo salar*) at high river temperatures. *River Research and Applications* 36:769-783
- Wood TS, Thorp JH, Covich AP (2010) Chapter 13 - Bryozoans. In *Ecology and Classification of North American Freshwater Invertebrates* (Third Edition). Academic Press, San Diego
- Zaidel PA, Roy AH, Houle KM, Lambert B, Letcher BH, Nislow KH, Smith C (2021) Impacts of small dams on stream temperature. *Ecological Indicators* 120:106878
- Økland J, Økland K (2005) Freshwater bryozoans (Bryozoa) of Norway V: Review and comparative discussion of the distribution and ecology of the 10 species recorded. *Hydrobiologia* 534:31-55