

# Lohen tiamiinin puutos M74 on estettävissä

Marja Keinänen, Juha Iivari, Esa-Pekka Juntunen, Risto Kannel, Petri Heinimaa,  
Soili Nikonen, Tapani Pakarinen, Atso Romakkaniemi ja Pekka J. Vuorinen



RIISTA – JA KALATALOUS  
TUTKIMUKSIA JA SELVITYKSIÄ

14/2014

# RIISTA- JA KALATALOUS

TUTKIMUKSIA JA SELVITYKSIÄ

14 / 2014

## Lohen tiamiinin puutos M74 on estettävissä

Marja Keinänen, Juha Iivari, Esa-Pekka Juntunen, Risto Kannel,  
Petri Heinimaa, Soili Nikonen, Tapani Pakarinen, Atso Romakkaniemi  
ja Pekka J. Vuorinen



Julkaisija:  
Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitos  
Helsinki 2014

Kannen kuvat: Pekka J. Vuorinen

Julkaisujen myynti:  
[www.rktl.fi /julkaisut](http://www.rktl.fi/julkaisut)  
[www.juvenes.fi /verkkokauppa](http://www.juvenes.fi/verkkokauppa)

Pdf-julkaisu verkossa:  
[www.rktl.fi /julkaisut/](http://www.rktl.fi/julkaisut/)  
ISBN 978-952-303-182-1 (Painettu)  
ISBN 978-952-303-183-8 (Verkkojulkaisu)

ISSN 1799-4764 (Painettu)  
ISSN 1799-4748 (Verkkojulkaisu)

# Sisällys

Tiivistelmä .....	4
Sammandrag .....	5
Abstract .....	6
1 M74-oireyhtymä .....	7
1.1. Esiintyminen .....	7
1.2. M74-seurannan ja -tutkimuksen tausta.....	8
2. M74-oireyhtymän syy selvitetty .....	11
2.1. Poikaset kuolevat tiamiinin vähyyteen .....	11
2.2. Kilo hailin ahmiminen pahasta.....	14
2.3. Vahva turskakanta estää kilohailikannan kasvun .....	15
2.4. Tiamiinin puutos aiheutuu runsaasta kalarasvasta .....	17
3. M74-kuolleisuuden vaihtelu .....	20
4. M74:n seuranta .....	24
4.1. Miksi M74-seurantaa tarvitaan .....	24
4.2. M74-seurantamenetelmän kehittäminen.....	24
4.2.1. Ruskuaispussipoikasten kuolleisuus ja M74-oireet.....	24
4.2.2. Karotenoidit ja niiden väri mädissä tai ruskuaisessa.....	25
4.2.3. Mädin tiamiinipitoisuus oireyhtymän tunnistajana .....	28
4.3. M74-seurannasta Ruotsissa .....	30
4.4. Yhteenveto havainnointimenetelmistä.....	31
5. Johtopäätökset – M74:n ehkäiseminen .....	33
Viitteet.....	35

## Tiivistelmä

M74-oireyhtymä ilmenee Itämeressä syönnöstäneiden lohien jälkeläisten kuolemisena ruskuaispussivaiheessa. Ilmiö on kuvattu vuonna 1974 ja lienee esiintynyt lievänä ajoittain ennen voimistumistaan äkisti 1990-luvun alussa. Tuolloin se vaaransi Itämeren lohikantojen luontaisen lisääntymiskierron ja on heikentänyt lohien lisääntymistä myös sen jälkeen. 1990-luvulla kalanviljelyssä luonnonlohen haudonnan aikainen kuolleisuus kasvoi jopa 90 % aiemmasta ja suurin osa Itämeren lohien luonnonpoikasista kuoli M74-oireyhtymän takia. Jo 1980-luvun voimakkaan kalastuksen takia heikentyneiden Perämeren jokien luonnonlohikantojen säilyminen turvattiin Suomessa tiukentamalla rannikkokalastuksen rajoituksia ja istuttamalla alkuperäistä kantaa olevia poikasista. M74 hidasti luonnonkantojen elpymistä 1990-luvulla huomattavasti, koska silloin vielä vähälukuisten kudulle päässeiden emolohien jälkeläisistä kuoli suuri osa luonnossa. M74-oireyhtymässä ruskuaispussipoikaset kuolevat tiamiinin puutteen vuoksi. Emolta mädissä saadussa vararavinnossa on tällöin liian vähän tiamiinia; se ei riitä ruskuaispussipoikasvaiheen loppuun saakka, jolloin poikaset alkavat syödä ulkopuolista ravintoa. Vastaavaa tiamiininpuutosoireyhtymää, joka liittyy yksipuoliseen ja runsasrasvaiseen ravintoon, on esiintynyt lohikaloilla myös Pohjois-Amerikassa ja voi esiintyä kasvatetuissa lohissa. Mädin tiamiininpuutos kehittyi, kun lohi syö runsaasti rasvaista kalaa, jossa on liian vähän tiamiinia energiaan ja tyydyttymättömien rasvahappojen määrään nähden. Kilohailit ja etenkin nuoret kilohailit ovat tällaisia. Nuorta kilohailia on ollut eteläisessä Itämeressä paljon silloin, kun turskakanta on ollut pieni. Perämeren jokien lohien keskimääräinen M74-kuolleisuus oli 1990-luvulla useimpina vuosina suurempi kuin 50 % ja useina niistä lähes 80 %. Kun turskakanta on vahvistunut, ja sen seurauksena nuorten kilohailien määrä ja kilohailikannan koko ovat pysyneet pieninä, 2010-luvun alkuvuosina M74-kuolleisuutta ei ole ollut kuin nimeksi tai ei ollenkaan. Koska M74-kuolevuus on vaihdellut peräkkäisissä vuosiluokissa enimmäkseen lähes 60 prosenttiyksikköä, M74-seuranta on tehtävä vuosittain. M74-kuolevuutta voidaan ennustaa kutuvuosiluokka kerrallaan hedelmöittämättömän mädin tiamiinipitoisuuden perusteella. Oireyhtymää voitaisiin torjua pitämällä turskakanta vakaana ja vahvana. Myös kilohailikannan koon pienentäminen kalastamalla voi olla tarpeen, jos turskakanta pääsee heikentymään.

**Asiasanat:** Itämeri, kalakannat, lohien lisääntyminen, M74-oireyhtymä, rasva, ravinto, tiamiini

Keinänen, M., Iivari, J., Juntunen, E.-P., Kannel, R., Heinimaa, P., Nikonen, S., Pakarinen, T., Romakkaniemi, A. & Vuorinen, P. J. 2014. Lohen tiamiinin puutos M74 on estettävissä. *Riista- ja kalatalous – Tutkimuksia ja selvityksiä* 14/2014. 41 s.

## Sammandrag

M74-syndromet tar sig uttryck som dödlighet i gulesäcksstadiet för avkomman av lax som har gjort sin näringsvandring i Östersjön. Fenomenet har beskrivits år 1974 och torde ha förekommit i mild form tidvis innan det tilltog kraftigt i början på 1990-talet. Då äventyrade syndromet den naturliga reproduktionscykeln hos laxbestånden i Östersjön, och syndromet har även försämrat laxens reproduktion sedan dess. Under 1990-talet ökade dödligheten i gulesäcksstadiet hos naturlax vid fiskodling med upp till 90 procent, och största delen av Östersjönlaxens naturyngel dog till följd av M74-syndromet. Bevarande av Bottenvikens naturlaxbestånd, som genom omfattande fiske på 1980-talet minskade kraftigt, tryggades i Finland med strängare begränsningar för kustfisket och genom utplantering av yngel från de ursprungliga bestånden. M74-syndromet bromsade dock betydligt återhämtningen hos de naturliga bestånden på 1990-talet, eftersom en stor del av ynglen av de laxar som lekte dog i naturen. Yngel i gulesäcksstadiet med M74-syndrom dör av brist på tiamin. Den reservnäring som ynglet fått i rommen från honan innehåller i detta fall för lite tiamin; det räcker inte till slutet av gulesäcksstadiet, varvid ynglen börjar äta extern föda. Ett motsvarande tiaminbristsyndrom med koppling till ensidig föda med hög fetthalt har förekommit hos laxfisk även i Nordamerika, och kan förekomma hos odlad lax. Bristen på tiamin hos rommen utvecklas då laxen äter rikligt med fet fisk, som innehåller alltför lite tiamin sett till mängden energi och omättade fettsyror. Skarpsill och i synnerhet ung skarpsill är fet fisk av detta slag. Unga skarpsillar har förekommit i stora mängder i södra Östersjön då torskbeståndet varit litet. Den genomsnittliga dödligheten i M74-syndromet hos i laxen i Bottenvikens älvar var under flera år på 1990-talet större än 50 procent, och under flera av dessa år nära på 80 procent. Då torskbeståndet har växt, och som en följd av detta har mängden unga skarpsillar och storleken på skarpsillbeståndet förblivit liten, då har även dödligheten i M74-syndromet under de första åren på 2010-talet varit ytterst liten eller inte förekommit överhuvudtaget. Eftersom dödligheten i M74-syndromet har varierat med upp till 60 procentenheter i på varandra följande årskullar skall uppföljning av M74 göras årligen. Dödlighet i M74-syndromet kan förutsägas en lekårskull åt gången, utgående från tiaminhalten i obefruktad rom. Syndromet kunde motarbetas genom att bevara torskbeståndet stabilt och starkt. Skarpsillbeståndets storlek kan även komma att behöva minskas genom fiske om torskbeståndet försvagas.

**Nyckelord:** fett, fiskbestånd, föda, laxreproduktion, M74-syndromet, tiamin, Östersjön

Keinänen, M., Iivari, J., Juntunen, E.-P., Kannel, R., Heinimaa, P., Nikonen, S., Pakarinen, T., Romakkaniemi, A. & Vuorinen, P. J. 2014. Tiaminbristsyndromet M74 hos lax kan motverkas. *Riista- ja kalatalous – Tutkimuksia ja selvityksiä 14/2014*. 41 s.

## Abstract

The M74 syndrome manifests as mortalities during the yolk-sac fry phase of the offspring of Atlantic salmon (*Salmo salar*) that have been feeding in the Baltic Sea. It has been described in 1974 and has probably occurred in a mild form before it suddenly intensified at the start of the 1990s. At that time, it endangered the natural reproductive cycle of Baltic salmon stocks and has also reduced salmon reproduction after that. The mortalities of offspring of ascended salmon increased in hatcheries by 90% and most fry from the natural reproduction of Baltic salmon died because of M74. The natural salmon stocks of the Bothnian Bay rivers that had already been weakened because of strong fishing pressure in the 1980s were safeguarded in Finland by tightening the restrictions on coastal fishing and by introducing cultured fingerlings from the original stocks. M74 considerably retarded the recovery of natural stocks in the 1990s, because a great proportion of offspring of those few females that ascended to spawn died in the wild. In the M74 syndrome, yolk-sac fry die from thiamine deficiency. The reserve nutrition in the eggs obtained from the female contains too little thiamine; it is not sufficient until the end of the yolk-sac fry phase when the fry begin external feeding. An equivalent thiamine deficiency syndrome, related to an unbalanced diet rich in fat, has occurred in salmonines in North America and can occur in farmed salmon. Thiamine deficiency in eggs develops if salmon eat abundantly fatty fish containing too little thiamine in relation to energy and unsaturated fatty acids. Sprat (*Sprattus sprattus*) and specifically young sprat are such a food. There has been plenty of young sprat in the southern Baltic when the cod (*Gadus morhua*) stock has been small. The average M74 mortality of salmon from the Bothnian Bay rivers was more than 50% in most years in the 1990s and almost 80% in many of them. When the cod stock has strengthened and, as a result, the number of young sprat and size of the sprat stock have remained small, M74 mortality has been insignificant or non-existent during the first years of the 2010s. As M74 mortality has varied by most almost 60 percentage units among the successive year classes of salmon, M74 has to be monitored annually. M74 mortality can be predicted within one salmon spawning year class at a time on the grounds of the thiamine concentration of unfertilized eggs. The syndrome could be prevented by keeping the cod stock stable and strong. Reducing the sprat stock by fishing may also be needed, if the cod stock becomes weakened.

**Keywords:** Baltic Sea, diet, fat, fish stocks, M74 syndrome, *Salmo salar*, salmon reproduction, thiamine

Keinänen, M., Iivari, J., Juntunen, E.-P., Kannel, R., Heinimaa, P., Nikonen, S., Pakarinen, T., Romakkaniemi, A. & Vuorinen, P. J. 2014. Thiamine deficiency M74 of salmon can be prevented. *Riista- ja kalatalous – Tutkimuksia ja selvityksiä* 14/2014. 41 p.





Pahimpina M74-vuosina vuodesta 1992 alkaen Ruotsissa oli vaikeuksia velvoiteistutuspoikasten tuottamisessa, koska kudulle päässeiden lohien mädistä kuoriutuneista poikasista suurin osa kuoli (Romakkaniemi ym. 2014). Pitkäaikaisten sähkökalastusseurantojen perusteella jokipoikasten tuotannon pääteltiin vähentyneen Ruotsin luonnon lohikannoissa M74:n vuoksi 55–70 % aikavälillä 1992–1996, vaikka kutukaloja oli noussut jokeen aiempaa enemmän (Karlström 1999). Sama ilmiö on raportoitu Perämeren joista Tornionjoki ja Simojoki mukaan lukien (Romakkaniemi ym. 2003). Perämeren luonnonlohikantojen säilyminen turvattiin paitsi istutuksin myös tiukentamalla rannikkokalastuksen rajoituksia (Romakkaniemi ym. 2014). M74-oireyhtymän ja istutusten lisäämisen seurauksena luonnosta peräisin olevien nousulohien osuus väheni muutama prosenttiin 1990-luvun loppuvuosina, kun niitä vuosikymmenen alkupuolella oli suurin osa (Backman 2004).

Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitoksen (RKTL) vesiviljelyn johtajana 1990-luvulla M74-oireyhtymän puhjetessa toimineen Kai Westmanin (2014) mukaan silloin syystäkin pelättiin Tornionjoen ja Simojoen alkuperäisten lohien voivan hävitä kokonaan. Sen välttämiseksi RKTL käynnisti maa- ja metsätalousministeriön tuella mittavat pelastustoimet (Westman 2014). Viimeisiä Simojokeen vielä nousseita lohia onnistuttiin pyytämään ja siirtämään kalanviljelylaitoksiin ja heikkoa Tornionjoen lohikantaa ruvettiin elvyttämään vuosittaisilla poikasistutuksilla. Niiden tuottamiseksi rakennettiin jopa uusi kalanviljelylaitos Tornionjoen varteen, joka yhdessä Muonion laitoksen kanssa istutti 1990-luvulla joen eri osiin lähes kuusi miljoonaa alkuperäistä kantaa olevaa joki- ja vaelluspoikasta ja lisäksi kolmisen miljoona vastakuoriutunutta poikasta tai silmäpistevaiheessa olevaa mätimunaa. Samoihin aikoihin lohenkalastusta ruvettiin rajoittamaan voimakkaasti Itämerellä sekä kansainvälisesti kalastuskiintiöitä tiukentamalla että kansallisesti rannikon lohenkalastuksen alkua myöhentämällä. Panostukset tuottivat tulosta. Kun Tornionjoen lohikanta rupesi elpymään, RKTL lopetti istutukset, ja Tornionjoen kalanviljelylaitos suljettiin.

M74:n aiheuttamien vahinkojen kompensoimiseksi tarvitusta toimista pelkästään istutuspoikasten hintana nykyrahassa tulee noin 10 miljoonan euron kustannukset. Lisäksi kalastajille koitui tappioita, kun lohien rannikkokalastuksen rajoituksia tiukennettiin huomattavasti useiksi vuosiksi. Viljelyssä syntyi muutenkin ylimääräisiä kustannuksia, ja M74:n takia luonnonlohien mädistä saatiin tarvetta vähemmän poikasista. Sen jälkeen kun selvisi, että M74 liittyy tiimiiniin puutukseen, kalanviljelyssä nousulohien mädistä kuoriutuneet poikaset kylvetettiin tiimiinillä, jotta saatiin poikasista Perämeren luonnonlohikantojen emokalastojen uusimiseen ja poikasten tuottamiseen velvoiteistutuksia varten.

## 1.2. M74-seurannan ja -tutkimuksen tausta

Suomen M74-seurannan juuret ovat lohiin kertyvien myrkkujen vaikutustutkimuksissa. Perämeren jokien lohien mädin haudonnassa havaittiin 1970-luvulla joissakin haudontaerissä satunnaista suurta kuolleisuutta, joka ei liittynyt haudontaoloihin (Keinänen ym. 2000). Sama todettiin Ruotsissakin ja siellä ilmiö nimettiin M74:ksi havaintovuoden ja alkuperän eli ympäristöperäisyyden (miljö) mukaan (Bengtsson ym. 1999). RKTL:ssä oli aloitettu kalojen ympäristömyrkytutkimukset, koska ympäristömyrkyt vaikuttavat kalakantoihin todennäköisimmin heikentämällä kalojen lisääntymistä (Vuorinen ym. 1984, 1993) ja koska ympäristömyrkyt vaikuttavat kalojen haluttavuuteen ruuaksi ja siten niiden taloudelliseen arvoon. Ympäristö-

myrkkyjen pitoisuuksista kaloissa oli 1960–1970-lukujen vaihteessa noussut mediassa kohu ja kalastus sekä kalakauppa olivat kärsineet. Ruotsissa PCB-pitoisuuden oli havaittu korreloivan lohen mädin kuolleisuuteen (Jensen ym. 1970) ja Sveitsin ja Ranskan rajalla sijaitsevan Genevenjärven nieriöiden (*Salvelinus alpinus*) alkiokuolleisuuden korreloivan mädin PCB- ja DDT-pitoisuuteen (Monod 1985). Ontariojärven harmaanieriöiden (*S. namaycush*) lisääntymisen täydellisen epäonnistumisen ja taantumisen 1960-luvulla on takautuvasti sedimenttien dioksiinipitoisuuksia analysoimalla päätelty aiheutuneen dioksiinien, ja nimenomaan 2,3,7,8-tetrakloori-dibentso-p-dioksiinin (TCDD), myrkyllisyydestä vastakuoriutuneille poikasille (Cook ym. 2003). RKTL:ssä aloitettiin tutkimus organoklooriyhdisteiden yhteydestä ympäristöperäiseen alkioiden ja poikasten kuolleisuuteen 1980-luvun alussa (Vuorinen ym. 1985).

Simojoen lohilla aloitettiin lisääntymiskautena 1985/1986 emokohtainen koehaudonta, jotta kyettäisiin yhdistämään alkio- ja ruskuaispussivaiheen kuolleisuus emoon ja vertaamaan kuolleisuutta emosta analysoituihin orgaanisten klooriyhdisteiden pitoisuuksiin. Vuosien 1988–1991 Simojoen lohien alkiokuolleisuus korreloi emolohen lihaksen PCB- ja DDT-pitoisuuteen (Vuorinen ym. 1993, 1997) ja ruskuaispussipoikasten kuolleisuus korreloi erityisesti dioksiinien kaltaisten koplanaaristen PCB-yhdisteiden ja furaanien pitoisuuksien kanssa (Vuorinen ym. 1993, 1997, Vuorinen ja Keinänen 1999). Kun myöhemmässä tutkimuksessa havaittiin eri dioksiiniyhdisteiden profiilien (suhteellisten osuuksien) lohessa muistuttavan enemmän kilohailin (*Sprattus sprattus*) kuin silakan (*Clupea harengus*) vastaavia profileja, pääteltiin, että dioksiinipitoisuuksien suureneminen lohessa 1990-luvun alussa johtui todennäköisesti kilohailikannan samanaikaisesta kasvusta moninkertaiseksi (Vuorinen ym. 2002). Erityisesti koplanaariset PCB-yhdisteet ja polyklooridibentsofuraanit (PCDF) olivat silakkaa suurempina pitoisuuksina kilohaileissa, ja pitoisuudet suurenvat voimakkaasti rasvaprosentin kasvaessa (Vuorinen ym. 2002). Koplanaaristen PCB-yhdisteiden todettiin rikastuvan lohiin yhdisteistä voimakkaimmin rasvan ja kilohailin mukana ja alueista voimakkaammin Etelä-Itämerellä kuin Selkämerellä ja Suomenlahdella, joissa muut organohalogeniyhdisteet kertyivät voimakkaammin (Vuorinen ja Keinänen 2012, Vuorinen ym. 2012). Koska nuoret kilohailit olivat kaikkein rasvaisimpia, niissä oli yhtä paljon koplanaarisia PCB- ja PCDF-yhdisteitä kuin vanhemmissa kilohaileissa (Vuorinen ym. 2002), vaikka orgaanisten klooriyhdisteiden pitoisuudet yleensä kasvavat iän myötä (Perttilä ym. 1982, Vuorinen ym. 2002, Parmanne ym. 2006, Vuorinen ym. 2012). Yhteistä M74:n esiintymisen ja tiettyjen organoklooriyhdisteiden loheen kertymisen voimistumiselle oli kilohailikannan kasvu.

Kun M74 puhkesi rajuna 1990-luvun alussa eikä osoittanut laantumisen merkkejä, Simojoen lohien emokohtaista koehaudontaa jatkettiin M74:n voimakkuuden havainnoimiseksi (Keinänen ym. 2000, 2008). Emokohtainen koehaudonta aloitettiin myöhemmin myös Itämeren tärkeimmän lohijoen (ICES 2014a) Tornionjoen lohista. Mukaan seurantaan otettiin sittemmin Kymijoen lohet lisääntymiskaudesta 1994/1995 alkaen. Koska istutettujen lohismolttien on havaittu isomman kokonsa vuoksi jäävän hieman luonnonlohia useammin syönnökselle Selkämerelle (Salminen ym. 1994, Kallio-Nyberg ym. 1999, Niva 2001), myös valjastettuun Kemijokeen kudulle pyrkiviä istutettuja lohia otettiin M74-seurantaan.

Mädin talteenoton yhteydessä sen väriä alettiin luokitella M74-oireyhtymän voimakkuuden ennustamiseksi, koska niiden lohinaaraiden, joiden jälkeläiset kärsivät M74-oireyhtymäs-

tä (M74-emot), lihan ja mädin väri oli normaalia lohen oranssia lihaa ja mätiä huomattavasti vaaleampaa (Börjeson ym. 1999, Vuorinen ja Keinänen 1999). Sittemmin väriä arvioitiin vastakuoriutuneiden ruskuaispussipoikasten öljypisaran väristä, ja myöhemmin oranssin värin aiheuttavien karotenoidien kokonaispitoisuutta on mitattu kemiallisesti. M74-oireiden havainnointi aloitettiin laboratoriossa kuoriutumivuodesta 1994 alkaen ja mädin tiamiinipitoisuuden analysointi vuonna 1994 kudulle nousseista emoista lähtien. Helsingissä laboratorioseurannassa oli mahdollista havainnoida M74-oireet (Keinänen ym. 2000, 2008, Vuorinen ym. 2014a), joten kuolleisuus kyettiin varmentamaan M74-kuolleisuudeksi tai vaihtoehtoisesti muuksi kuolleisuudeksi.

## 2. M74-oireyhtymän syy selvitetty

RKTL:ssä tutkittiin M74:n yhteyttä ravintoon, johon se vaikutti kytkeytyvän (Börjeson ym. 1999). M74:n syyn tutkimisessa hyödynnettiin M74-seurannan yhteydessä kertynyttä tietoa. Sen lisäksi hyödynnettiin RKTL:n eri tutkimusten, muun muassa ympäristömyrkkytutkimusten yhteydessä kerättyistä lohen ravintokalanäytteistä tehtyjä ravintoaineanalyyskejä sekä kilohailin, silakan ja turskan (*Gadus morhua*) kantojen ja vuosiluokkien koon vaihteluiden pitkäaikaisia seurantatietoja (ICES-tietokannat) ja lisäksi kalakantanäytteenottojen yhteydessä kerättyjä silakan ja kilohailin kokotietoja.

M74-oireyhtymän syytä tutkittaessa on käytetty erityisesti Simojokeen kudulle nousseiden lohien M74-kuolleisuutta, mädin tiamiinipitoisuutta ja muita tietoja, koska samojen lohien ruskuaispussipoikaskuolleisuudesta on yhtäjaksoiset tiedot pisimmältä ajalta ja M74-tilanteesta täydellisimmät tiedot (Vuorinen ym. 1997, 2002, Mikkonen ym. 2011, Keinänen ym. 2012). Emolohien lypsyn yhteydessä kerätyt pituus- ja painotiedot sekä näytesuomuista tehdyt iänmäärittäykset ovat tehneet mahdolliseksi monipuolisemmat ja tarkemmat tutkimukset kuin ilman niitä olisi ollut mahdollista. Hajonnan vähentämiseksi on Simojoen lohista tutkimuksiin valittu yleensä kahden merivuoden lohet eli lohet, jotka ovat olleet syönnösvaelluksella kaksi vuotta. Tällöin on voitu tutkia myös emolohien koon yhteyttä M74-oireyhtymään ilman, että meri-ikä vääristäisi tuloksia.

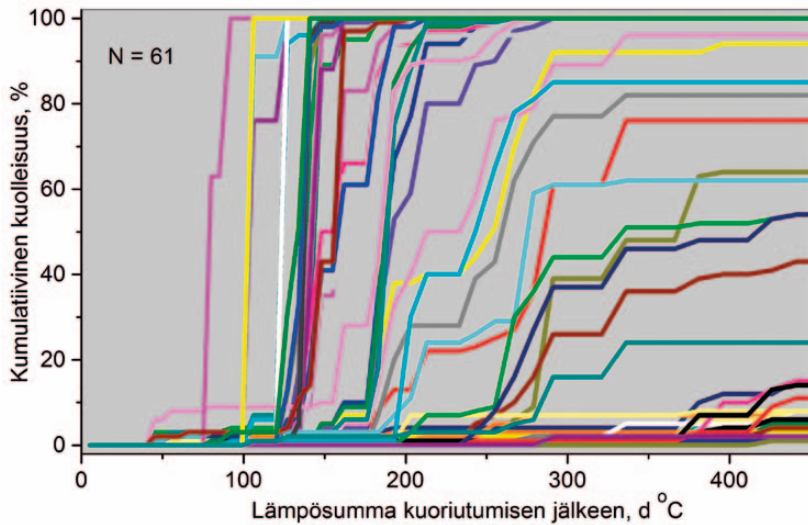
M74-seurannan lohien orgaanisten klooriyhdisteiden pitoisuuksia lihaksessa ja mädissä on verrattu ravintokalojen vastaaviin pitoisuuksiin (Vuorinen ym. 2002) sekä kudulle vaeltavien lohien organoklooriyhdisteiden pitoisuuksiin (Vuorinen ym. 2014b). Lohista on tutkittu myös lihaksen rasvahappokoostumusta ja verrattu sitä Itämeren eri alueilla syönnöstäneiden lohien ja ravintokalojen rasvahappokoostumukseen sekä verrattu mädin rasvahappokoostumusta Tenojoen lohien mädin rasvahappokoostumukseen (M. Keinänen, julkaisematon). Näillä tutkimuksilla on saatu tietoa sekä M74-oireyhtymään liittyvistä lohen ravintokaloista että syönnösalueesta (Mikkonen ym. 2011, Keinänen ym. 2012). Lisäksi suomuista on tehty stabiilien isotooppien analyysejä sen selvittämiseksi, voitaisiinko myös niiden avulla arvioida lohien todennäköistä syönnösalueetta (Torniainen ym. 2014).

### 2.1. Poikaset kuolevat tiamiinin vähyteen

Yhteys tiamiinin puutteeseen on todennettu kylvettämällä oireisia poikasia tiamiiniliuoksessa, jolloin oireet ovat hävinneet ja poikaset toipuneet (Bylund ja Lerche 1995, Fitzsimons 1995, Koski ym. 1999). Myös injektoimalla tiamiinia emolohiin niiden noustessa kudulle jokeen on mädistä kehittynyt terveitä poikasia (Koski ym. 1999). Pohjois-Amerikan Suurilla järvilä vastaava lohikalojen oireyhtymä tunnetaan nimellä EMS (early mortality syndrome) tai TDC (thiamine deficiency complex) ja niin sanotuilla sormijärville (the Finger Lakes) lohen oireyhtymä nimellä ”Cayuga syndrome” (Fisher ym. 1995a, Brown ym. 1998a, Honeyfield ym. 1998, Fitzsimons ym. 1999). Nimellä beriberi tunnetaan tiamiinin puutos ihmisillä, jotka elävät puutteellisella tai yksipuolisella ravinnolla, jossa on liian vähän tiamiinia (McCormick 2000, Forsius 2004, Watson ym. 2011, Carpenter 2012).

Se, kuinka pian ensimmäiset M74-oireet ovat havaittavissa kuoriutumisen jälkeen, on yhteydessä mädin tiamiinipitoisuuteen (Amcoff ym. 1999, Vuorinen ja Keinänen 1999). Mädin ja ruskuaispussipoikasten tiamiinipitoisuudella saman vuoden sisällä ennen M74-oireiden ilmenemistä todettiin suora korrelaatio (Koski ym. 2001). Ruskuaispussipoikasissa havaittavia oireita, kuten samentumia maksan, ruskuaisen ison öljypisaran sekä lipidipisaroiden ympärillä, passiivisuutta, verenkierron häiriöitä ja verenpurkaumia sekä hermosto- ja tasapainohäiriöitä, jotka ilmenevät muun muassa epänormaalina uintina (”spiraaliuimarit”) ja ihon tummenemisena, on kuvattu tarkemmin aiemmassa raportissa (Keinänen ym. 2000). Lievimmissä M74-tapauksissa vasta ruskuaispussivaiheen lopulla havaitaan M74:lle tyypillisiä oireita. Tällöin poikasista kuolee vain osa tai ne voivat pysyä elossa aina neljästä kuuteen viikkoa kestäväen ruskuaispussivaiheen loppuun saakka (kuva 2), mutta ovat tuolloin passiivisia. Luonnossa tällaisetkin poikaset todennäköisesti tuhoutuvat.

Pahimmillaan jo emolohissa on oireita; ne kärsivät tasapainohäiriöistä ja voivat uida kyljellään, minkä vuoksi niitä kutsutaan ”kylkiuimareiksi”. Sellaisten emojen jälkeläiset ovat aina M74-oireisia, ruskuaispussipoikasten kuolleisuus alkaa pian kuoriutumisen jälkeen ja ne kuolevat 2–3 viikossa. M74-lohia tutkittaessa todettiin mädin ja emolohien maksan tiamiinipitoisuuden välillä korrelaatio (Koski ym. 2001). Ei ole tiedossa, voivatko Itämeren lohet kuolla jo kutuvaelluksella M74-oireyhtymän vuoksi. Se lienee ollut mahdollista pahimpina M74-vuosina, jolloin mereltä syönnökseltäkin pyydettyjen lohien liha oli kelmeää. Pohjois-Amerikan Suurilla järville on todettu aikuisten hopealohien (*Oncorhynchus kisutch*) ja kirjolohien (*O. mykiss*) selittämättömiä kuolemia ja samojen lajien lohilla hidasliikkeisyyttä yhdistyneenä kudosten pieneen tiamiinipitoisuuteen (Brown ym. 2005a). M74-oireisilla ruskuaispussipoikasilla on histologisesti todettu aivoissa vaurioita, joiden on epäilty olevan yhteydessä tiamiinin puutokseen ja liittyvän hermostoperäisiin käyttäytymishäiriöihin (Lundström ym. 1999a). M74-oireyhtymän ollessa pahimmillaan Itämeren lohissa raportoitiin niin sanottua ”kylmän veden vibrioosia”; siinäkin esiintyy haavaumia ja hermostollisia häiriöitä, jotka ilmenevät mm. uintihäiriöinä. Kyseinen vibrioosibakteeri (*Vibrio salmonicida*) on yleinen murto- ja merivedessä, ja on esitetty epäilyjä (Stephen 1993), että bakteeritartunta lohien haavaumissa olisi vasta toissijainen eli bakteeri on päässyt kalaan haavaumista. Myös kasvatetuissa lohissa, muun muassa Norjassa ja Kanadassa 1980-luvulla kuvatussa taudissa (”Hitra disease” eli ”hemorrhagic syndrome”), todettiin samanlaisia oireita (Fjølstad ja Heyeraas 1985, Poppe ym. 1986, O’Halloran ja Henry 1993). Nämä lienevät kaikki samaa eli tiamiinin puutteesta johtuvaa oireyhtymää. Myös ihmisen beriberiä luultiin aluksi tarttuvaksi, bakteerin aiheuttamaksi taudiksi. Vaikka beriberi on kuvailtu jo vuonna 2500 eKr., vasta 1800- ja 1900-lukujen taitteessa alkoi selvitä yksipuolisen ravinnon merkitys sen syynä (Forsius 2004).



**Kuva 2.** Ruskuaisspussipoikasten M74-kuolleisuuden ajoittuminen eri jälkeläisryhmissä. Kukaan viivoista kuvaa yhden emon jälkeläisten kuolleisuutta. Lämpösomma ilmaisee haudontapäivien yhteenlasketun lämpötilan kuoriutumisen lähtien. Emot on pyydetty Simojoen suulta syksyllä 1998. Jälkeläisryhmistä oli 59 % M74-oireisia ja 38 % kuoli kokonaan.

M74-lohien mädissä on paitsi vähän tiamiinia yleensä myös vähemmän karotenoideja kuin Itämeren lohien mädissä normaalisti (Pettersson ja Lignell 1999). Karotenoideista astaksantiinin osuus on suurin, noin 70 % (Pettersson ja Lignell 1999). Kuitenkin tiamiinin vähyys mädissä ja todennäköinen tiamiinin loppuminen ennen kuin ruskuaisspussipoikaset alkavat ottaa ulkopuolista ravintoa aiheuttaa kuoleman. Kokeellisessa tutkimuksessa, jossa rehun muita ravintotekijöitä ei muutettu, karotenoidien puute ei lisännyt lohien alkioiden tai poikasten kuolleisuutta (Torrissen 1984). On kuitenkin mahdollista, että karotenoidien vähyys kiihdyttää tiamiinin kulumista ja tiamiinin puute sinänsä lisää hapetusvaurioiden syntymistä aineenvaihdunnassa (Lukienko ym. 2000), koska eri antioksidantit osallistuvat yhdessä happiradikaalien ”sammuttamiseen”. E-vitamiini on karotenoidien ohella tärkeimpiä antioksidanteja, ja M74-oireisten ruskuaisspussipoikasten maksan E-vitamiinipitoisuus oli puolet terveiden poikasten E-vitamiinipitoisuudesta (Börjeson ja Norrgren 1997). Samoin Ontarijärven harmaanieriöillä maksan E-vitamiinipitoisuus oli pienempi silloin, kun jälkeläisten EMS-kuolleisuus oli suurempi kuin 10 % verrattuna emoihin, joiden jälkeläisten kuolleisuus oli pienempi kuin 10 % (Palace ym. 1998).

## 2.2. Kilohailin ahmiminen pahasta

Isotkin lohet syövät pääasiassa pienehköjä, alle 15 cm:n pituisia kaloja ja vain harvoin yli 20 cm:n pituisia (Hansson ym. 2001, Vuorinen ym. 2014b). Kilohaili ja silakka ovat lohien tärkeimmät ravintokalat (Karlsson ym. 1999a, Hansson ym. 2001). Koska kilohaili kasvaa vain noin 15 cm:n pituiseksi (Koli 1990), kaikenikäiset kilohailit ovat lohelle käypää ravintoa, mutta silakoista vain nuorimmat ikäryhmät (Keinänen ym. 2000). Silakoiden kasvunopeus tosin vaihtelee merialueittain. Koska silakka kasvaa nopeammin eteläisellä Itämerellä kuin Itämeren pohjoisemmilla alueilla, lohien ravinnoksi sopivien silakan ikäryhmien määrä on eteläpänä pienempi. Sopivat ikäryhmät vaihtelevat Itämeren eri alueilla myös vuosien välillä silakan kasvun ja kalakantojen koon mukaan (Mikkonen ym. 2011). Kasvunopeudesta riippuen vanhimmat lohien ravinnoksi sopivat silakan ikäryhmät ovat vaihdelleet vuosina 1976–2005 Itämeren eteläisellä pääaltaalla (ICES:n osa-alueet 25 ja 26) yhdestä viiteen vuoteen, keskimäärin pääaltaalla (osa-alue 28) kahdesta kahdeksaan vuoteen ja Selkämerellä neljästä kahdeksaan vuoteen (Mikkonen ym. 2011). Pääaltaan lohien ravinnoksi kelpaavat silakat olivat keskimäärin vanhimmillaan 1990-luvun puolivälissä ja sen jälkeisinä vuosina (kuva 1 julkaisussa Mikkonen ym. 2011). Tämä johtuu siitä, että kilohailikanta runsastui voimakkaasti 1980-luvun viimeisistä vuosista alkaen. Ravintokilpailu lisääntyi kilohailien ja pienten silakoiden kesken, koska kilohailit ja pienet silakat syövät samaa planktonravintoa (Casini ym. 2004, Möllmann ym. 2004). Itämeren pääaltaan silakat ja kilohailit olivat laihimmillaan 1990-luvun puolivälisen tienoilla (Cardinale ym. 2002). Ravintokalojen laihuudella ei kuitenkaan ollut yhteyttä M74-oireyhtymän voimakkuuteen (Mikkonen ym. 2011).

Silloin, kun Itämeren pääaltaalla on ollut runsaasti lohien ravintobiomassaa, M74-kuolleisuus on ollut suurta (Karlsson ym. 1999a, Backman 2004, Mikkonen ym. 2011). Pääaltaalla kilohailin ja silakan osuus lohien ravinnossa on vaihdellut pääasiassa kilohailin runsauden vaihtelusta johtuen; 1970- ja 1980-lukujen vaihteessa, jolloin M74-oireyhtymää ei havaittu, ravintobiomassasta kilohailia oli jopa vähemmän kuin silakkaa (Mikkonen ym. 2011). Kilohailin osuus oli alle 50 % 1970-luvun lopulta 1980-luvun alkuun, aikana, jolloin turskakanta oli suurimmillaan. Turskan vähetessä kilohailikanta vahvistui (ICES 2014b), ja kilohailin osuus oli 70–80 % lohien ravinnossa 1990-luvulla, eli niinä vuosina, jolloin M74 oli voimakasta. Silakan osuus ravinnossa kasvaa etelästä pohjoiseen niin, että silakka on Selkämerellä pääasiallinen ravintokala (Hansson ym. 2001, Vuorinen ym. 2014b). Vuosina 1990–1993 kilohailia ei ollut ollenkaan Selkämerellä lohien ravinnossa, mutta kilohailikannan runsastuttua sitä oli vuosina 1994–1997 jonkin verran (Salminen ym. 2001). Selkämerellä kilohailin osuudeksi ravintobiomassasta arvioitiin enimmillään 5–10 % (Mikkonen ym. 2011).

Tiamiinipitoisuus vaihtelee silakan ja kilohailin iän myötä niin, että tiamiinipitoisuus oli suurimmillaan silakoissa 3–7-vuotiaina, mutta kilohaileissa vasta 6–10-vuotiaina (Keinänen ym. 2012). Keskimääräisessä tiamiinipitoisuudessa ei ole juuri eroa kilohailin ja silakan välillä, mutta syksyllä kilohailissa lienee vähemmän tiamiinia kuin silakassa (Vuorinen ym. 2002, Keinänen ym. 2012). Tiamiinin tarve määräytyy ravinnon energiatihedysten mukaan, sillä tiamiini pyrofosfaattina toimii koentsyyminä solujen eräissä energia-aineenvaihdunnan keskeisissä reaktioissa (Lonsdale 2006), ja sillä on samalla suora yhteys rasvahappometaboliaan. Petokaloille ravinnon tiamiinitarpeeksi on arvioitu 0,3 nmol/kJ (Woodward 1994). Mitä rasvaisempaa kalaa lohi syö, sitä suurempi sen tiamiinin tarve on, sillä rasvan fysiologinen ener-



gia-arvo on proteiiniin verrattuna yli kaksinkertainen (Kriketos ym. 2000). Kilohailissa on keskimäärin lähes kaksi kertaa niin paljon rasvaa kuin lohen ravintokalakokoisessa silakassa, ja lisäksi kilohaileista nuorissa on eniten rasvaa ja vähiten tiamiinia (Vuorinen ym. 2002, Keinänen ym. 2012, Vuorinen ym. 2012). Kilohailin rasvaprosentti on vaihdellut kahdesta 17:ään ja lohen ravintokokoisen silakan rasvaprosentti kahdesta yhdeksään. Kumpikin lohen pääasiallisista ravintokaloista on rasvaisempi syksyllä kuin keväällä. Kilohailin rasvapitoisuus kuitenkin vaihtelee enemmän kuin silakan rasvaprosentti, ja syksyllä kilohailit ovat erityisen rasvaisia. On mahdollista, että rasvaisimpien kalojen pieni tiamiinipitoisuus johtuu siitä, että rasva-aineenvaihdunta kuluttaa tiamiinivarastoja (ks. luku 2.4). Silloin kun meressä on paljon nuoria kilohaileja, lohi saa eniten rasvaa ja vähiten tiamiinia (Keinänen ym. 2012). Nuorimmissa kilohaileissa tiamiinia on lohelle hädin tuskin riittävästi energiasäiltöön nähden (Keinänen ym. 2012). Lohet lihovat rasvaisella ravinnolla, ja tiamiiniakin on eri-ikäisistä kaloista koostuvassa ravintobiomassassa keskimäärin tarpeeksi lohen kasvulle.

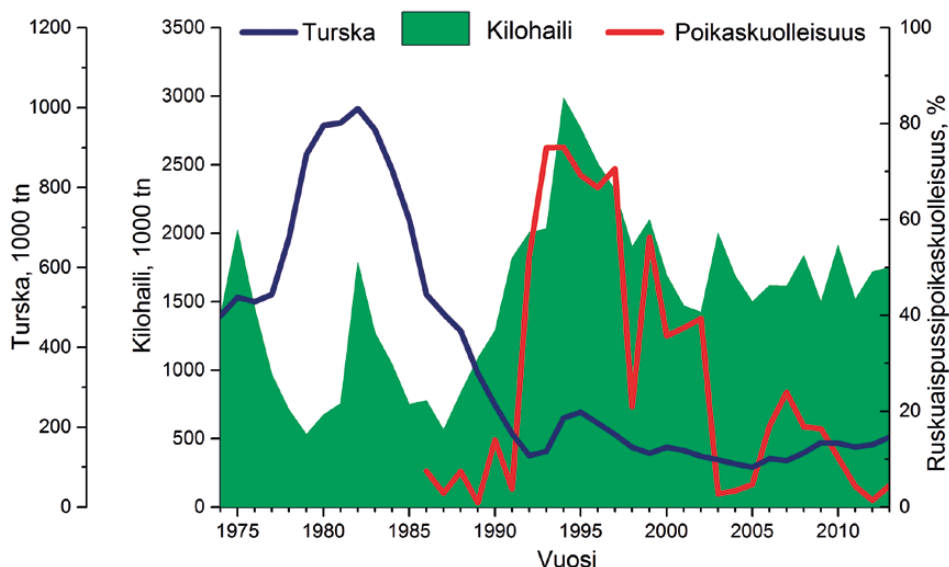
### 2.3. Vahva turskakanta estää kilohailikannan kasvun

Suurin osa Perämeren jokien lohista käy syönnösvaelluksella eteläisellä Itämerellä, joka on pääasiallinen lisääntymisalue niin turskalle kuin kilohailille (Aro 1989, Ikonen 2006). Sekä turska että kilohaili kutevat avomerellä toisin kuin silakka (Aro 1989, Koli 1990, Parmanne ym. 1994). Kilohailin poikaset ovat kuoriutumisesta lähtien ulapalla syönnöstävien lajien ravintoa. Eteläisellä Itämerellä kilohaili on ollut pääasiallinen lohen saaliskala niin 1959–1962 ja 1994–1997 (Karlsson ym. 1999a, Hansson ym. 2001) kuin vuonna 2004 (Vuorinen ym. 2014b). Kilohaili, ja erityisesti kilohailin nuoret ikäryhmät, runsastuivat turskakannan heikkenemisen seurauksena moninkertaisiksi (ICES 2014b). Kilohailin runsaat 1990-luvun vuosiluokat näkyivät lohen ravinnossa niin, että lohet olivat syöneet vuosina 1994–1997 enemmän pieniä, 0–1-ikäryhmän kilohaileja kuin vuosina 1959–1962 (Hansson ym. 2001). Lohet saalistavat jopa alle 5 cm:n pituisia ravintokaloja sekä runsaasti 5–10 cm:n pituisia (Hansson ym. 2001, Vuorinen ym. 2014b), ja 0-vuotiaat kilohailit ovat tuon pituisia jo kuoriutumiskuoriutensa lopussa. Pääaltaan ravintokalakantatekijöistä kilohailin biomassa selittikin parhaiten lohien nopeaa kasvua ja suurta lihavuusindeksiä (Backman 2004, Mikkonen ym. 2011). Vaikka M74:n esiintymistä selitti parhaiten Itämeren pääaltaan koko ravintobiomassa, se oli M74:n voimakkaan esiintymisen aikaan suurimmaksi osaksi kilohailia (Mikkonen ym. 2011).

Turska on ihmisen ohella kilohailin pääasiallinen saalistaja eteläisellä Itämerellä (Sparholt 1994, Casini ym. 2014) ja siten saalistajana lohta tärkeämpi, sillä lohen biomassa siellä on huomattavasti pienempi kuin turskan biomassa; niiden suhde on luokkaa 1 : 100 (Bagge ym. 1994, Börjeson ja Norrgren 1997). Turskakannan koko on kuitenkin vaikuttanut lohen kasvuun. Lohet kasvoivat nopeammin ja lihoivat enemmän silloin, kun turskakanta oli pieni, koska turska ei kilpaillut ravinnosta ja ravintoa oli runsaasti pääaltaalla (Larsson 1984, Mikkonen ym. 2011). Turskakanta oli pieni ennen vuotta 1974, jolloin M74 ensimmäisen kerran havaittiin. Näin oli myös 1980-luvun loppupuolelta alkaen (kuva 3), joten kilohaili on päässyt runsastumaan ja nuorta kilohailia on ollut paljon. Koska kilohaili syö turskan mätimunia ja kilpailee ravinnosta yksivuotiaan turskan kanssa, runsas kilohailikanta estää turskakannan vahvistumista (Köster ym. 2005, Casini ym. 2009). Kilohailit olivat vuosikymmenten 1980/1990 vaihteen tienoilla myös lihavimmillaan, sillä 12 cm pituisten kilohailien lihavuusindeksi (kun-



tokeeroin) oli silloin suurimmillaan (Cardinale ym. 2002). Niinpä kaksi vuotta meressä syönöstäneiden M74-seurannan emolohien keskimääräinen lihavuusindeksi oli suurimmillaan juuri vuosina 1990 ja 1991 (Mikkonen ym. 2011). Nämä lohet ovat syöneet paitsi paljon nuoria, rasvaisia kilohaileja, kaiken kaikkiaan poikkeuksellisen lihavia kilohaileja. Tuolloin M74 puhkesi rajuna.



**Kuva 3.** Itämeren turskakannan (ICES-osa-alueet 25–32), kilohailikannan ja Suomen-puoleisten Perämeren jokien lohien jälkeläisten M74-kuolleisuuden muutokset vuosina 1974–2013.

M74-oireyhtymän voimakkuudella oli yhteys kudulle nousevien lohien lihavuusindeksiin. Silloin kun lihavuusindeksi oli yli 1,05, M74 oli todennäköisesti voimakasta. Ajoverkkokalastuksen vähentäminen ja lopettaminen vuonna 2007 (Romakkaniemi ym. 2014) sekä leudot talvet, jolloin lohi syö tavallista enemmän kilohailia, ovat sittemmin vaikuttaneet lohien kasvuun ravinnon runsauden lisäksi (Karlsson ym. 1999a, Mikkonen ym. 2011). Verrattaessa kunakin vuonna M74-seurannan lohien kokoa keskenään M74-lohet olivat painon, pituuden tai lihavuusindeksin perusteella suurempia kuin ei-M74-lohet (Mikkonen ym. 2011). Näin silloin, kun M74 oli suhteellisen voimakasta ja tulokset olivat ison näytemäärän vuoksi luotettavimpia (Mikkonen 2008). Myös Pohjois-Amerikan Suurten järvien lohikalojen EMS esiintyy poikaskuolleisuuden ja mädin tiamiinipitoisuuden perusteella todennäköisimmin suurten emojen jälkeläisissä (Wolgamood ym. 2005, Werner ym. 2006). Toisaalta harmaasillin (*Alosa pseudoharengus*) lihavuusindeksi, energiatiheys ja tiettyjen vuosiluokkien tai ikäryhmien runsaus vaikuttaa näiden lohikalojen kokoon ja kasvunopeuteen (O’Gorman ym. 1987, Ketola ym. 2009). Niin EMS kuin ”Cayuga” on liitetty harmaasillin kannanvaihteluihin (Fisher ym. 1995b, Riley ym. 2011a), vaikka sikäläiset tutkijat eivät ole osanneet selittää mekanismia (Fitzsimons ym. 1999).

Pohjoisamerikkalaiset tutkimukset ovat keskittyneet tiaminaasi-entsyymien osuuteen EMS:ssä, mutta sitä ei ole lukuisissa aiheita käsittelevissä julkaisuissa pystytty osoittamaan EMS:n aiheuttajaksi (mm. Fitzsimons ym. 2005, Tillitt ym. 2005, Honeyfield ym. 2012, Richter ym. 2012). Samalla on kuitenkin jäänyt huomioimatta harmaasillin suuri rasvapitoisuus ja rasvapitoisuuden suuri vaihtelu (Honeyfield ym. 2012). Myös silakan tiaminaasiaktiivisuuden on esitetty olevan mahdollisena syynä M74:ään (Wistbacka ym. 2002, Wistbacka ja Bylund 2008). Tiaminaasi ei kuitenkaan voi olla syynä M74-oireyhtymään useastakin syystä: Lohissa ei esiintynyt M74:ää silloin, kun lohen ravintokalakokoista silakkaa oli Itämeren pääaltaalla enemmän tai yhtä paljon kuin kilohailia (Mikkonen ym. 2011, Keinänen ym. 2012), vaikka silakassa tiaminaasiaktiivisuus on kymmenkertainen kilohailiin verrattuna (Wistbacka ja Bylund 2008). Toisaalta Selkämerellä, jossa silakka on lohen pääasiallinen ravintokala, ei ole koskaan syönnöstänyt niin suuri osa lohista kuin M74-emoja on ollut pahoina M74-vuosina (Ikonen 2006, Keinänen ym. 2012). Lisäksi lohen tiamiinivarastot hupenevat oleellisesti vasta kutuvaelluksen ja -paaston aikana (Karlsson ym. 1999b).

## 2.4. Tiamiinin puutos aiheutuu runsaasta kalarasvasta

Kalarasvat ovat suureksi osaksi kerta- tai monityydyttymättömiä rasvahappoja (Sargent ym. 2002, Tocher 2003). Kertatytyttyneistä oleiinihappo ja monityydyttyneistä omega-3-rasvahappoihin kuuluva dokosaheksaenihappo, DHA, ovat yleisimmät. Koska Pohjanlahden jokiin lohet syövät pääasiassa rasvaisia kaloja, kilohailia ja silakkaa ja jonkin verran kolmipiikkiä (*Gasterosteus aculeatus*) (Karlsson ym. 1999a, Hansson ym. 2001), lohien ravinnosta saama energia on paljon tyydyttymättömiä rasvahappoja. Kilohailin ja silakan rasvahappokoostumuksessa on eroja (Røjbek ym. 2014, M. Keinänen, julkaisematon), ja ravinnon rasvahappokoostumus heijastuu rasvaisten kalojen lihaksen rasvahappokoostumukseen (Alvarez ym. 1998, Corraze ja Kaushik 1999, Hemre ja Sandnes 1999). Niinpä Etelä-Itämereltä pyydettyjen lohien lihaksen rasvahappokoostumus muistuttaa enemmän kilohailin kuin silakan rasvahappokoostumusta ja Selkämereltä pyydettyjen lohien rasvahappokoostumus päinvastoin silakan rasvahappokoostumusta. Runsa kilohailiravinto näkyy kutua edeltävästä paastosta huolimatta vielä kutukalojen lihaksen rasvahappokoostumuksessa: vuonna 1998, jolloin jälkeläisten M74-kuolleisuus oli kohtalaisen suurta, emolohien rasvahappokoostumus muistutti enemmän kilohailin ja päältaan lohien rasvahappokoostumusta kuin vuonna 2004, jolloin M74-oireyhtymää oli vain nimeksi, ja vuoden 1998 sisällä M74-emojen rasvahappokoostumus muistutti selvemmin kilohailin rasvahappokoostumusta kuin ei-M74-emojen rasvahappokoostumus. Tenojoen lohien mädissä on vähemmän monityydyttymättömiä rasvahappoja ja enemmän tyydyttyneitä rasvahappoja kuin Simojoen lohien mädissä (M. Keinänen, julkaisematon), sillä Pohjois-Atlantilla lohet syövät paljon muun muassa katkarapuja (Jacobsen ja Hansen 2001), joissa on vähemmän rasvaa kuin kilohailissa ja silakassa (Hyvönen ja Koivistoinen 1994).

Rasvaisilla kaloilla, kuten lohilla, varastorasva kertyy lihaksiin ja sisäelinten ympärille, joten ravinnon rasvapitoisuuden suureneminen ilmenee lohien lihaksissa suurempana rasvaprosenttina ja samalla painon kasvuna (Alvarez ym. 1998, Corraze ja Kaushik 1999, Hemre ja Sandnes 1999). Ravinnon suuri rasvamäärä pahimpina M74-vuosina ilmeni kudulle vaeltavien lohien ja lohien suuren lihavuusindeksinä ja painona (Karlsson ym. 1999a, Mikkonen ym. 2011). Samoin EMS-oireyhtymästä kärsiviä jälkeläisiä tuottaneiden lohikalojen suurem-

pi paino tai pituus ilmaisi ravintokalojen runsautta tai suurta energiatiheyttä (O’Gorman ym. 1987, Wolgamood ym. 2005, Werner ym. 2006, Ketola ym. 2009). Harmaasilli on rasvaisin Ontariojärven lohikalojen tärkeimmistä ravintokaloista (Honeyfield ym. 2012) ja lähes yhtä rasvainen kuin kilohaili (Keinänen ym. 2012).

Etelä-Itämerellä syönnöstäneillä Perämeren jokiin kudulle vaeltavilla lohilla on pitkä kutuvaellus. Ne lähtevät kutuvaellukselleen jo maaliskuuhun, vähentävät syömistään vaelluksen aikana ja lopettavat syönnin jo Pohjanlahden suulla tai viimeistään Merenkurkun tienoilla (Ikonen 2006, Vuorinen ja Keinänen 2013, Vuorinen ym. 2014b). Rasvat ovat lohikalojen tärkein energiavarasto, ja ne käyttävät sitä sekä perusaineenvaihdunnassaan kutuvaelluksen ja kutupaaston aikana että mädin ruskuaisen muodostamiseen. Tällöin lohien alttiut lipidiperoksidaatiolle eli tyydyttymättömien rasvahappojen kaksoissidosten hapettumiselle lisääntyy, sillä rasvahappojen kaksoissidokset reagoivat ahnaasti normaaleissa soluprosesseissa syntyvien vapaiden radikaalien kanssa. Karotenoidit ovat tunnetusti antioksidanteja, jotka estävät hapetusreaktioita soluissa. Hapetusreaktioissa karotenoideja kuluu, mikä näkyy M74-oireisten lohien lihan ja mädin normaalia oranssia vaaleampana värinä (Börjeson ym. 1999, Keinänen ym. 2000) ja karotenoidien suurempana vähenemisenä M74-oireyhtymästä kärsivissä ruskuaispussipoikasissa verrattuna normaaleihin ruskuaispussipoikasiin (Pickova ym. 1998, Lundström ym. 1999b, Pettersson ja Lignell 1999).

Vesiliukoisena vitamiinina tiamiini ei säily elimistössä kovin hyvin. Ennen syys-lokuussa tapahtuvaa kutua uutta vitamiinilisää ei tule, joten lohien täytyy selviytyä ja tuottaa mädin ruskuainen sillä tiamiinilla ja muilla vitamiineilla, jotka ne ovat hankkineet syönnöksellä ollessaan. Kutupaaston aikana lohet ovat tavallista alttiimpia rasvojen hapettumisreaktioille, ja toisaalta hapettumisreaktiot kuluttavat antioksidanteja. Myös tiamiinilla on spesifistä antioksidantt ominaisuutta (Lukienko ym. 2000, Gibson ja Zhang 2002). Niinpä oksidatiivinen stressi kuluttaa tiamiinia ja toisaalta tiamiinin vähyys lisää oksidatiivista stressiä. Tiamiini on herkkä solujen hapettumisreaktioissa ja rasvojen kaksoissidosten hapettumisessa syntyneille radikaaleille. Radikaalireaktioissa tiamiinimolekyylin rakenne muuttuu palautumattomasti niin, että sillä ei enää ole koentsyymi ominaisuutta (Gibson ja Zhang 2002). Siten runsaat, suureksi osaksi tyydyttymättömistä rasvahapoista koostuvat rasvavarastot kuluttavat tiamiinia kutuvaelluksen ja -paaston aikana. Tällä tavoin tiamiinia poistuu aineenvaihdunnasta. Emolohien kudoksissa ei tällöin ole tarpeeksi tiamiinia siirrettäväksi mätimuniin turvaamaan tiamiinin tarvetta ruskuaispussipoikasvaiheen loppuun asti ja poikaset kuolevat (Keinänen ym. 2012).

Useilla eri nimillä, ”Hitra” eli ”verenvuotosyndrooma” (haemorrhagic syndrome) tai ”kylmän veden vibriosisi” (cold water vibriosis) (Fjølstad ja Heyeraas 1985, Poppe ym. 1986, Salte ym. 1987, O’Halloran ja Henry 1993), tunnetun, ilmeisesti ravintoperäisen sairauden oireet lohissa ovat samanlaisia kuin M74-oireyhtymässä: muun muassa kylki- tai spiraaliuuntia ja sisäisiä verenvuotoja (Bengtsson ym. 1999, Fitzsimons ym. 1999, Lundström ym. 1999a, Keinänen ym. 2000). Sairaus on kuvattu lohissa, jotka ovat kasvaneet nopeasti ja joita on ruokittu runsasrasvaisella ja runsaasti tyydyttymättömiä rasvahappoja sisältäneellä tai härskiintymään päässeellä kalaravinnolla, johon ei ollut lisätty vitamiineja (Fjølstad ja Heyeraas 1985, Poppe ym. 1986). Jo Fjølstad ja Heyeraas (1985) päättelivät, että kyseinen sairaus eli ravitsemushäiriö syntyy, kun lohien ravinnossa on paljon monitydyttymättömiä rasvahappoja, mutta niukasti antioksidanteja. Tämä sairaus lienee samasyntyinen kuin M74, EMS ja ”Cayuga”.

Orgaanisilla klooriyhdisteillä on todettu korrelaatioita niin M74:ään kuin EMS:ään, koska molemmat oireyhtymät ovat esiintyneet näiden ympäristömyrkköjen kuormittamien vesistöjen lohikaloissa Itämeressä (Vuorinen ym. 1993) tai Michigan- ja Huronjärvessä (Brown ym. 2005b). Kuitenkaan Cayugajärvessä, jossa ”Cayuga”-oireyhtymää on tavattu ja josta ilmiö on saanut nimensä, ei ole teollisuuden päästöjä. Yhteistä EMS:n ja ”Cayugan” esiintymiselle on harmaasillin ilmaantuminen ravintokalaksi ja sen kannanvaihtelut. Toisaalta yhteistä näille tiamiininpuutosoireyhtymille ja M74:lle on tärkeiden ravintokalojen, harmaasillin Pohjois-Amerikassa (Riley ym. 2011b) ja kilohailin Itämeressä (Karlsson ym. 1999a, Mikkonen ym. 2011), runsas esiintyminen, rasvaisuus ja rasvapitoisuuden vaihtelu (Keinänen ym. 2012).

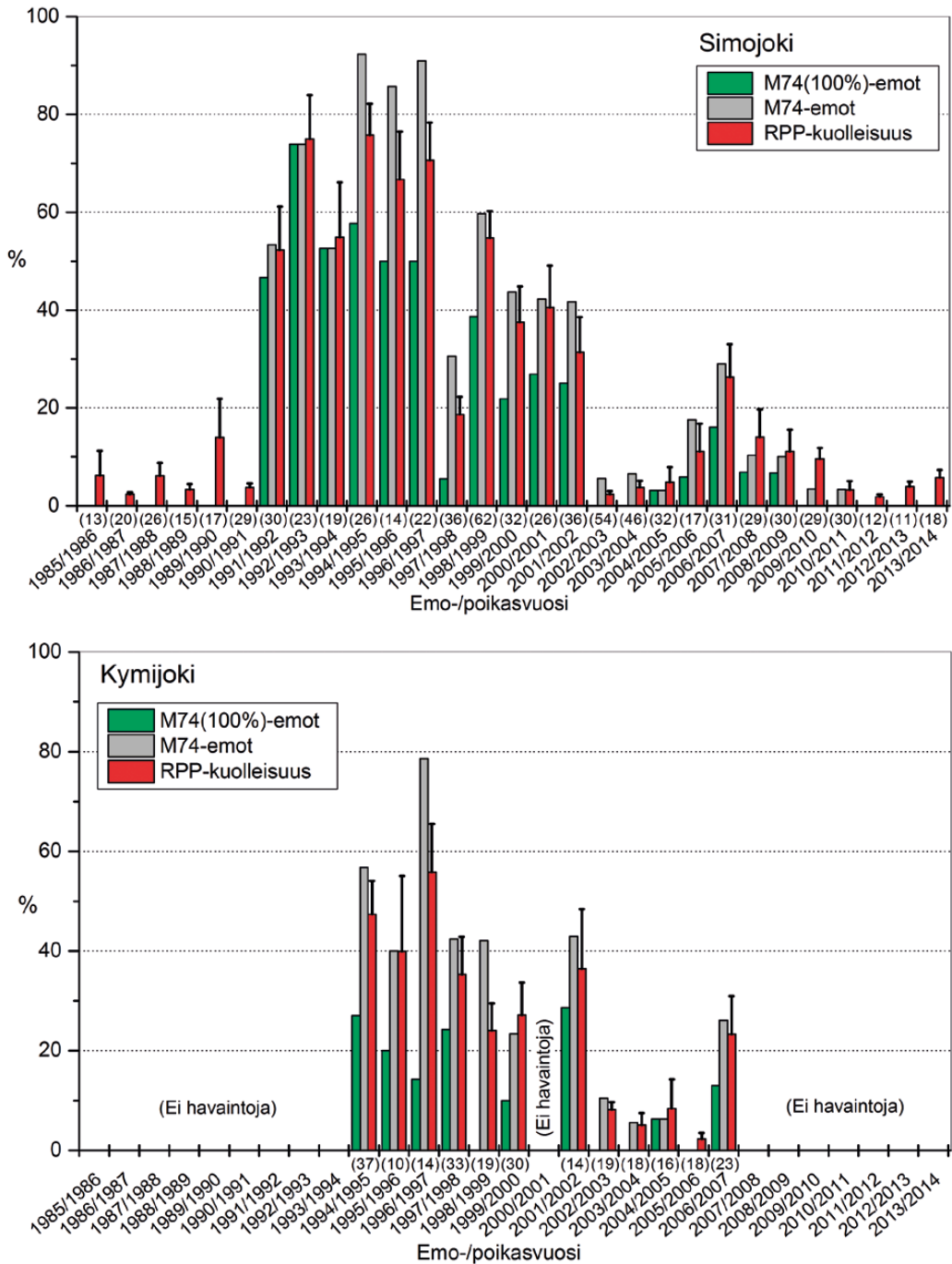
Vuori ym. (2008) esittivät, että M74 olisi yhteydessä tulevien emojen syönnösvaelluksen aikaiseen oksidatiiviseen stressiin. Eri merialueilta pyydettyjen lohien syönnösaikaisen oksidatiivisen stressin voimakkuus ei kuitenkaan ollut yhteydessä M74-oireyhtymän esiintymiseen aikana, jolloin M74 oli lievää, vaikka ravinnon rasvapitoisuus siinä näkyi (P. J. Vuorinen, julkaisematon). Koska tiamiinia on ainakin lievempinä M74-vuosina (1996) ollut lohien kudoksissa runsaasti vielä niiden aloittaessa kutuvaelluksensa (Karlsson ym. 1999b), ei syönnösaikaisen oksidatiivisen stressin voimakkuudesta voi suoraan päätellä tiamiinin vähyyttä mädissä tai jälkeläisten M74-kuolleisuutta.

### 3. M74-kuolleisuuden vaihtelu

Suomessa M74-oireyhtymää on todettu sekä Perämereen laskevien jokien luonnonlohikannoissa että istutetuissa kudulle palaavissa lohissa, samoin Kymijoen lohissa (Keinänen ym. 2008, ICES 2014a). Tornionjoen ja Simojoen lohien keskimääräinen M74-kuolleisuus on ollut hyvin samansuuntaista (Keinänen ym. 2008, ICES 2014a), koska ne syönnöstävät pääosin samoilla alueilla (Niva 2001). Vaikka M74:n voimakkuudessa on havaittu jonkin verran vaihtelua Pohjanlahden jokienkin välillä, ei se yleensä ole ollut tilastollisesti merkitsevää (Keinänen ym. 2008). Siksi sellaisten lohikantojen M74-kuolleisuus voidaan esittää yhtenä lukuna, näiden keskiarvona. Oireyhtymän voimakkuus vaihtelee vuosittain paljon samankin joen lohien jälkeläisryhmien välillä (kuva 2). Tämä voi johtua siitä, että lohet ovat syönnöstäneet eri alueilla (Niva 2001, Ikonen 2006). Myös lohikyksilöiden välillä on eroa ravinnonotossa (Vuorinen ym. 2014b), ja lisäksi lohikyksilöt voivat erota ravinnon rasvan kertymisen ja hyödyntämisen suhteen, vaikka söisivät samaa ravintoa (Sargent ym. 2002).

Suomen-puoleisten Perämeren jokien M74-kuolleisuus oli suurimmillaan, keskimäärin 50–85 %, lisääntymiskausina 1991/1992–1996/1997 (kuva 1). Lisääntymiskautena 1997/1998 ruskuaispussipoikasten kuolleisuus oli vain 21 % mutta taas seuraavana lisääntymiskautena 56 % ja pysyi lisääntymiskautteen 2001/2002 suurempana kuin 30 %. Kuoriutumisuusvuosina 2003–2005 ruskuaispussipoikaskuolleisuus oli vähäistä, noin 5 %:n luokkaa, ensimmäistä kertaa 1990-luvun alun jälkeen, mutta kasvoi taas sen jälkeen ja oli lisääntymiskausina 2005/2006–2009/2010 lähellä 20 prosenttia. Vuoden 2010 syksyn yhteensä 47 emosta vain kaksi oli M74-emoa. Lisääntymiskaudesta 2011/2012 lähtien keskimääräinen ruskuaispussipoikaskuolleisuus on ollut liki haudontojen normaalia kuolleisuutta, 5 %, eikä M74-oireita ole esiintynyt.

Kymijoen lohien M74-kuolleisuus on poikennut Perämeren jokien lohien M74-kuolleisuudesta (kuva 4). Tämä johtunee erilaisesta kutu- ja syönnösvaelluksesta ja siitä, että ravintokalojen runsaussuhteet pääaltaalla ja Suomenlahdella ovat olleet erilaiset. Kymijoen lohia nousee kudulle vielä myöhään syksyllä, ja ne ovat merkintätulosten mukaan syönnöstäneet pääasiassa Suomenlahdessa (Kallio-Nyberg ja Ikonen 1992, Karlsson ym. 1999b, Keinänen ym. 2000). Yleensä Kymijoen lohien M74 oli 1990-luvulla Pohjanlahden jokien lohien M74:ää lievempää. Kuitenkin esimerkiksi lisääntymiskautena 1997/1998 Kymijoen lohien M74-kuolleisuus ja M74-emojen osuus olivat suurempia kuin Simojoen lohilla (kuva 4). Vuosina 1996 ja 1997, jolloin syksyllä 1997 kuteneet kahden merivuoden lohet ovat olleet syönnöksellä, Suomenlahdesta saatiin suuremmat lohisaaliit kuin kahtena edellisellä tai seuraavana vuosina (ICES 2014a). Todennäköisesti kilohailin runsastumisen vuoksi siellä lienee noina vuosina ollut paljon lohta syönnöksellä. Kun esimerkiksi vuonna 1973 silakka oli Suomenlahdella noin kaksi kertaa niin yleinen lohien ravintokohde kuin kilohaili (Andersson 1980), vuonna 1996, kilohailikannan ollessa vielä lähes suurimmillaan, kilohaili oli Suomenlahdella lähes kymmenen kertaa niin yleinen lohien ravintokohde kuin silakka (Keinänen ym. 2000).



**Kuva 4.** M74:n esiintyminen Simojoen (yllä) ja Kymijoen (alla) lohissa lisääntymiskaudesta 1985/1986 kauteen 2013/2014 (seurannassa olleiden emojen eli mätierien lukumäärä suluissa). M74-kuolleisuus on Suomessa raportoitu seurannasta saatujen kolmen vuosittaisen lukuarvon perusteella: 1) RPP-kuolleisuusprosentti eli keskiarvo kaikkien emojen ruskuaispussi-poikasten kuolleisuudesta (punainen pylväs), 2) M74-emojen/jälkeläisryhmien osuus (harmaa pylväs) ja 3) niiden emojen osuus, joiden kaikki jälkeläiset menehtyivät M74-oireyhtymään eli 100 %:n M74-emot (vihreä pylväs).

Lohien syönnösalue ilmeisesti vaihtelee sopivan ravinnon runsauden mukaan, ja osa Perämeren jokien lohistakin voi vaeltaa Suomenlahden kautta kutujokeensa (Ikonen 2006, ICES 2008), vaikka yleisempi niiden kutuvaellusreitti on Ahvenanmeren kautta (Ikonen 2006). Lisääntymiskautena 1997/1998, jolloin Perämeren jokiin kudulle nousseiden lohien M74-kuolleisuus oli pienempi kuin Kymijokeen nousseilla lohilla, Perämeren jokien lohien lihavuusindeksi oli poikkeuksellisen pieni (Mikkonen, 2011); se, samoin kuin jälkeläisten M74-kuolleisuus, oli pienempi kuin edeltävinä ja seuraavina vuosina. Lisääntymiskautena 1998/1999 Tornionjoen ja Simojoen lohien M74-kuolleisuus oli jälleen suurempaa kuin Kymijoen lohilla. Kilo-hailin alueellinen runsaus vaihtelee, mikä näkyi turskan alueellisessa vaihtelussa (Casini ym. 2014). Kansainvälinen merentutkimusneuvosto ICES ei ole seurannut Itämeren kilohailikantojen alueellista vaihtelua, joten Suomenlahden kilohailimääristä ei ole erikseen saatavilla tietoa. Kuitenkin M74-kuolleisuuden vaihtelun perusteella voi päätellä vaihtelua olleen.

Ruotsin puolella M74-oireyhtymää on esiintynyt kaikissa Itämereen laskevien jokien lohikannoissa aina eteläisestä Mörrumjoesta Perämeren jokiin asti (ICES 2014a). Ruotsin hautomoissa kirjataan eri jokien lohikannoista kompensatioistutuksia varten haudontaan otetuista mätieristä tavanomaista suurempi ruskuaispussipoikasten kuolleisuus, ja nämä emot kirjataan M74-emoiksi. Mukana on siten kaikki kuolleisuus, eikä muuta kuin M74-kuolleisuutta ole eroteltu. Yksittäisten jälkeläiserien kuolleisuusprosentteja ei ole tiedossa, mutta suurentunut/normaali kuolleisuus on kirjattu suuresta määrästä mätieriä, mikä parantaa tulosten luotettavuutta.

Koska Ruotsissa saadaan tiedot vain niin sanottujen M74-emojen osuuksista, voidaan Suomen ja Ruotsin M74-seurannan tuloksia verrata ainoastaan niistä. Suomessa saadaan lisäksi tiedot keskimääräisistä ruskuaispussipoikaskuolleisuuksista ja niin sanotuista 100 %:n M74-emoista eli emoista, joiden kaikki jälkeläiset kuolevat ruskuaispussivaiheessa M74-oireyhtymään. Näitä tietoja ei Ruotsista ole saatavissa. Vuosittaiset M74-emojen osuudet ja niiden muutokset vuosien mittaan ovat olleet samansuuntaiset Ruotsin ja Suomen seurannoissa (ICES 2014a). Suomen M74-seurannassa on kuitenkin havaittu, että vaikka pitkän ajan tuloksista tarkasteltuna M74-emojen osuuden ja ruskuaispussipoikasten M74-kuolleisuuden välinen korrelaatio on suuri, niiden ero voi olla vuosi- ja jokikohtaisesti tarkasteltuna enemmän kuin 20 prosenttiyksikköä (Keinänen ym. 2008). Suurimmat erot M74-emojen osuudessa ja ruskuaispussipoikasten kuolleisuusprosentissa on havaittu sellaisina vuosina, jolloin M74 on ollut useimmissa jälkeläisryhmissä lievää. Suomen ja Ruotsin tulosten eroihin on etenkin pahimpina M74-vuosina vaikuttanut myös se, että Ruotsissa kompensatioistutuksiin haudottavaa mätä ei ole otettu ollenkaan emoista, joilla on ollut tasapainohäiriöitä, eli niin sanotuista ”kylkiuimareista”, ja tällaisten emojen kaikki jälkeläiset ovat Suomen kokemusten mukaan aina tuhoutuneet.

Virosta on jonkinlaisia havaintoja M74:n esiintymisestä kerrottu, mutta niistä ei ole julkaistuja tietoja, ja kaikkiaan Viron jokien lohikannat ovat hyvin pieniä ja heikkoja. Riianlahteen laskevissa joissa, Venta ja Daugava, M74:ää ei ole havaittu, vaikka niiden lohikantojen mätä on ollut koehaudonnoissa (Karlsson ym. 1999a). Näiden jokien lohet syönnöstävät ennen kudulle nousuaan Riianlahdella, jossa niiden ravinto on huomattavasti monipuolisempaa kuin pääaltaalla syönnöstävillä lohilla eikä sisällä lainkaan kilohailia (Karlsson ym. 1999a, Hansson ym. 2001). Riianlahdella lohien ravinnossa voi olla tuulenkalaja (*Ammodytes ssp.*),



ahvenia (*Perca fluviatilis*), kuoretta (*Osmerus eperlanus*) ja turskaa. Kuoretta lukuun ottamatta näiden lajien rasvapitoisuus (0,8–8 %; Ruus ym. 1999, Pandelova ym. 2008) on kilohailin rasvapitoisuutta pienempi, ja kuoreen osuus lohen ravinnossa on vain muutama prosentti. Kolmiipiikin rasvapitoisuus on noin 10 % (Vuorinen ym. 2012), mutta laji kuuluu pienessä määrin kaikilla merialueilla lohen ravintoon (Karlsson ym. 1999a, Hansson ym. 2001). Ruotsin Mörrumjoen lohien usein muista poikkeavat ja suuremmat ruskuaispussipoikaskuolleisuudet (ICES 2014a) voivat johtua muita lohikantoja eteläisemmästä syönnösalueesta.

Pohjois-Amerikan Suurista järvistä Michiganjärven kuningaslohi (*Oncorhynchus tshawytscha*) ja hopealohi kärsivät pahemmin EMS:stä kuin harmaanieriä (Fitzsimons ym. 1999). Erot johtunevat ravinnosta, sillä kuningaslohi ja hopealohi syönnöstävät ulapalla lähinnä harmaasilliä ja kuoretta, jotka ovat rasvaisia kaloja. Sitä vastoin harmaanieriä syönnöstää rannempana, joten sen ravinto on monipuolisempaa (Brandt 1986, Jude ym. 1987). Vastaavasti Itämeren meritaimenen (*Salmo trutta*) ravinto on monipuolisempaa kuin avomerellä saalistavan lohien ravinto, eikä meritaimenessa todettu M74:ää tai se oli erittäin vähäistä (Landergren ym. 1999). Siitä, että taimenten mädin karotenoidipitoisuus korreloi negatiivisesti taimenemomoon, pääteltiin kuitenkin isoimpien meritaimenten syövän ulompana merellä ja siten yksipuolisempaa kalaravintoa (Landergren ym. 1999). Kaiketi myös lohikalojen lajityypillisellä rasvapitoisuudella eli geneettisesti määräytyvällä taipumuksella kerätä rasvoja lienee vaikutusta siihen, voiko tyydyttymättömien rasvahappojen peroksidaatiosta aiheutuva tiamiinin puutos kehittyä jälkeläisissä.



## 4. M74:n seuranta

### 4.1. Miksi M74-seurantaa tarvitaan

Luotettavaa ja ajantasaista tietoa M74:n esiintymisen voimakkuudesta tarvitaan sekä lohikantojen arviointia että vesiviljelyn emokalparvien perustamista ja vaelluspoikasten tuottamista varten.

Kansainvälisen merentutkimusneuvoston lohi- ja meritaimentyöryhmä (ICES WGBAST) tarvitsee vuosittain tiedon M74:n aiheuttamasta kuolleisuudesta lohikantojen tilan arvioinnissa ja sen pohjalta tehtävässä suosituksessa lohien kalastuskiintiöksi. Työryhmä on käyttänyt Suomen M74-kuolleisuusprosentteja myös mallintaessaan M74-kuolleisuutta Ruotsin eri jokien lohikannoissa. M74-tietoa voitaneen käyttää taannehtivasti kuvaamaan Itämeren kalakantojen runsaussuhteita.

RKTL:n vastuulla on ollut turvata luonnonvaraisten lohikantojen säilyminen mm. pitämällä yllä emokalastoja ja tuottamalla poikasia luonnonkantoja vahvistaviin tai kotiutustutuksiin. M74:n voimistuessa mätiä/ruskuaispussipoikasia pitää kylvettää poikastappioiden välttämiseksi emokalastoja uusittaessa sekä tuotettaessa poikasia velvoite- ym. istutuksiin.

Seuranta pitää tehdä vuosittain, koska M74-kuolevuus on vaihdellut peräkkäisissä vuosiluokissa enimmillään lähes 60 prosenttiyksikköä. Suurimmat muutokset poikaskuolleisuudessa ovat olleet 1990-luvun alussa M74:n puhjetessa, sen laannuttua huomattavasti vuodeksi 1998, mutta voimistuttua jälleen seuraavana vuonna sekä laannuttua 2003 muutamaksi vuodeksi. M74-kuolevuutta voidaan ennustaa kutuvuosiluokka kerrallaan, ja ennuste perustuu ovuloituneen, hedelmöittämättömän mädin tiamiinipitoisuuden mittaamiseen. Koska M74-oireyhtymä voi voimistua äkillisesti koska tahansa kutuvuosiluokkien välillä, on seuranta järjestettävä vuosittain.

### 4.2. M74-seurantamenetelmän kehittäminen

#### 4.2.1. Ruskuaispussipoikasten kuolleisuus ja M74-oireet

Jälkeläiskuolleisuutta on seurattu Suomessa lohienmokohtaisesti vuodesta 1985 lähtien Lautiosaaren/Keminmaan kalanviljelylaitoksessa ja oireiden perusteella ruskuaispussipoikasten M74-kuolleisuutta on havainnointi RKTL:n Helsingin laboratoriossa kuoriutumivuodesta 1994 kuoriutumivuoteen 2010 asti (Vuorinen ym. 2014a). Perämerestä Tornionjokeen nousseiden lohien (Vähä ym. 2014) lisäksi tarkkailtavina ovat olleet Simojokeen nousseet lohet ja joinakin vuosina myös valjastettuun Kemijokeen kudulle pyrkinet, pelkästään istutuksista peräisin olevat lohet (Keinänen ym. 2008) (kuva 1). Suomenlahden Kymijokeen nousevia lohia, jotka alun perin ovat Nevan kantaa, on saatu tarkkailuun lisääntymiskausina 1994/1995–2006/2007 lukuun ottamatta kautta 2000/2001 (kuva 4). Syksystä 2007 alkaen Kymijoen lohien mätiä ei ole saatu hankituksi haudontaan, mutta syksyllä 2013 viidestä emosta saatiin mätinäytteet tiamiinianalyyysiin. Tenojoen lohien mätiä oli vertailuna seurannassa lisääntymiskausina 1994/1995 ja 1996/1997–1998/1999 ja Oulujoen sekä Iijoen lohien mätiä lisääntymiskausina 2009/2010 ja 2008/2009–2009/2010.

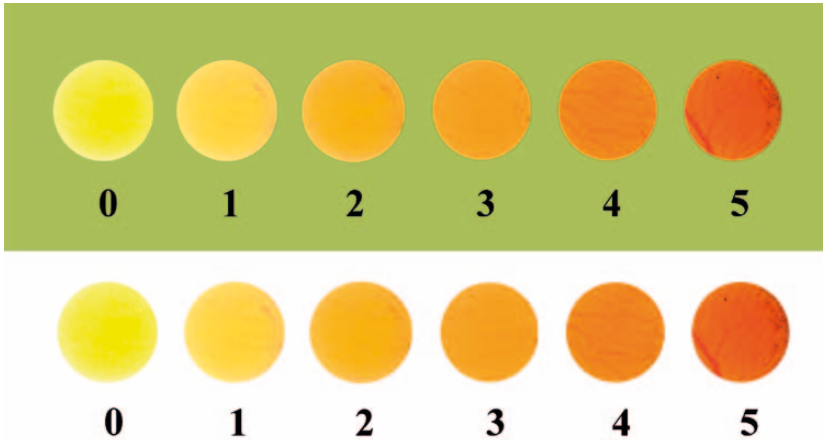
Koska ruskuaispussipoikasten suuri kuolleisuus haudonnoissa voi johtua muustakin kuin M74-oireyhtymästä, pelkällä emokohtaisellakaan ruskuaispussipoikasten kuolleisuuden seurannalla ei saada luotettavia tietoja M74-oireyhtymän esiintyvyydestä ja voimakkuudesta. Kuolleisuus pitää varmistaa jollain tapaa M74-kuolleisuudeksi. M74-oireiden (Keinänen ym. 2000, 2008) päivittäinen havainnointi koko ruskuaispussipoikasten kehittymisen ajan tai niiden kuolemiseen asti on melko varma, mutta työläs ja paljon kokemusta vaativa keino varmistaa kuolleisuuden syy M74:ksi tai rajata se pois kuolinsyynä (Vuorinen ym. 2014a).

#### **4.2.2. Karotenoidit ja niiden väri mädissä tai ruskuaisessa**

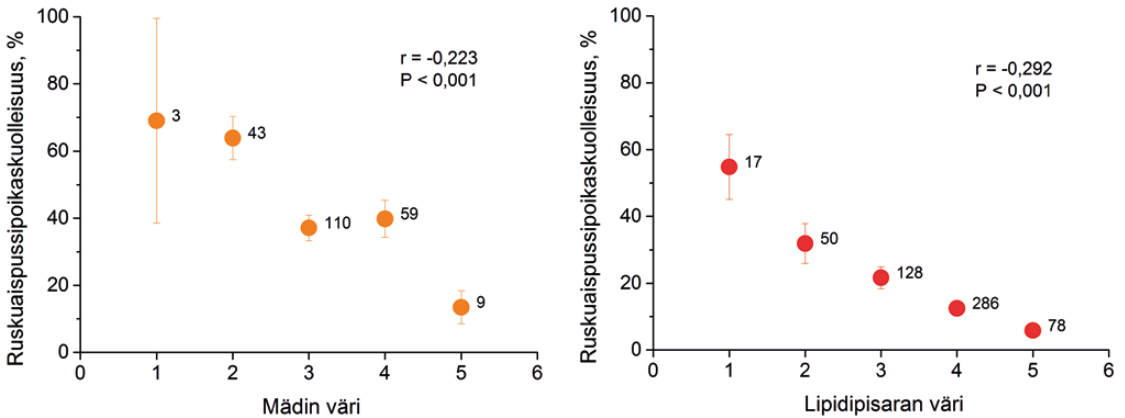
Lohien lihan ja mädin väri johtuu niiden sisältämistä rasvaliukoisista karotenoideista, joista suurin osa on astaksantiinia (Pettersson ja Lignell 1999). Lihan ja mädin vaalea väri oli ensimmäinen havainto, joka liitettiin ruskuaispussipoikasten suurentuneeseen kuolleisuuteen (Börjeson ym. 1999, Vuorinen ja Keinänen 1999). Koska M74-oireyhtymästä kärsiviä poikasia tuottavien emojen lihan ja mädin väri on yleensä vaaleampaa kuin elinkelpoisia jälkeläisiä tuottavilla emoilla, on värin käyttöä M74-esiintyvyyden arviointiin testattu (Keinänen ym. 2000).

Värin arviointia varten kehitettiin vastakuoriutuneiden lohenoikasten ruskuaisen valokuvista testiliuska (kuva 5), johon vertaamalla mäti voidaan pisteyttää ennen hedelmöitystä mädin talteenoton eli lypsyn yhteydessä. Mätiin voi kuitenkin sekoittua verta, eri emoista saadaan eri määriä mätiä ja se voidaan ottaa erivärisiin astioihin, jotka kaikki seikat häiritsevät vastalypsetyn mädin väriluokittelua. Mädin värin arviointitulokset eivät sen vuoksi ole kovin luotettavia, vaikka emovuosien 1994–2001 aineistosta laskettu korrelaatio mädin värin ja ruskuaispussipoikaskuolleisuuden välillä tuli suuren havaintomäärän vuoksi merkitseväksi (kuva 6).

Värin arviointi vastakuoriutuneiden ruskuaispussipoikasen öljypisarasta testiliuskan avulla osoittautui luotettavammaksi (kuva 6). Arviointi tehdään petrimaljalla vedessä olevista elävistä poikasista valkoisella alustalla. Väri on arvioitava mahdollisimman pian kuoriutumisen jälkeen, koska verisuoniston kehittyminen ja pigmentaatio häiritsevät arviointia. Värin arviointi standardiliuskankin avulla on kuitenkin subjektiivista, eikä aina ole helppoa päättää, mihin luokkaan öljypisaran väri kuuluu. Luotettavampaa on analysoida kemiallisesti astaksantiinin ja/tai karotenoidien pitoisuus mädistä.

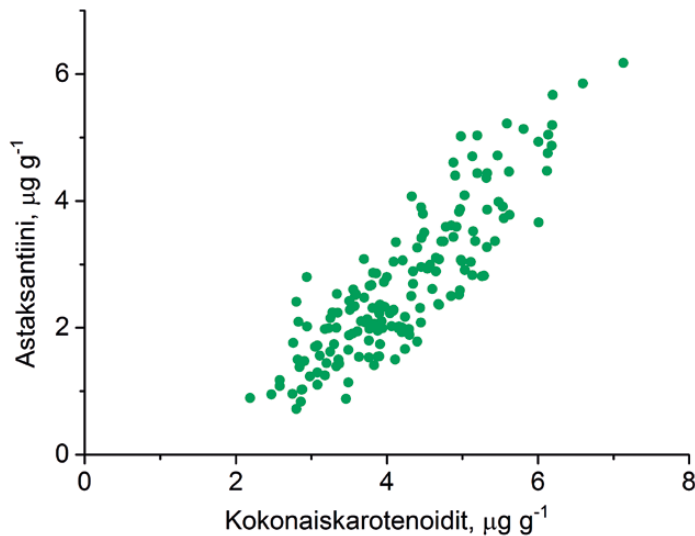


**Kuva 5.** Ruskuaispussipoikasen (1–3 vrk:n ikäisen) ruskuaisen öljypisaran värin arvioimiseen käytettävä kuusiportainen väriasteikko vihreällä ja valkealla pohjalla. Asteikko on tehty ruskuaispussipoikasista otetuista valokuvista.



**Kuva 6.** Vastalypsetyn hedelmöittämättömän mädin värin suhde ruskuaispussipoikasten kuolleisuuteen (vasemmalla; emovuosina 1994–2001) ja vastakuoriutuneen ruskuaispussipoikasen ruskuaisen öljypisaran värin suhde poikasten kuolleisuuteen (oikealla; emovuosina 2000–2009). Luvut kuvaavat havaintomääriä ja pystyjana keskivirhettä; korrelaatiot on laskettu kaikista yksittäisistä havainnoista.

M74-seurannan lohien hedelmöittämättömästä mädistä on usealta lisääntymiskaudelta (2002/2003–2004/2005) analyysitulokset sekä karotenoidien kokonaispitoisuudesta että astaksantiinipitoisuudesta (analyysimenetelmä, Pettersson ja Lignell 1999). Koska astaksantiinin pitoisuus korreloi karotenoidien kokonaispitoisuuteen (kuva 7), lisääntymiskaudesta 2005/2006 alkaen on analysoitu vain karotenoidien kokonaispitoisuus. Se on näistä kahdesta yksinkertaisempi analyysi. Karotenoidien vähyys ei sinänsä lisää kuolleisuutta muuten normaalilla rehellä ruokittujen lohien mädissä tai poikasissa (Torrissen 1984), ja toisaalta M74:ssä tiamiinin puutos on välitön kuolleisuuden aiheuttaja. Karotenoidien pitoisuus mädissä ei korreloikaan kovin hyvin ruskuaispussipoikasten kuolleisuuden kanssa (kuva 8). Karotenoidien vähyys voi kuitenkin kiihdyttää tiamiinin kulumista, koska myös tiamiini toimii karotenoidien ohella antioksidanttina (Lukienko ym. 2000, Jung ja Kim 2003). Karotenoidit kuuluivatkin M74-oireisissa eli vähän tiamiinia sisältävissä ruskuaispussipoikasissa nopeammin verrattuna normaaleihin poikasiin (Lundström ym. 1999b, Pettersson ja Lignell 1999). Karotenoidien vähyys voi siten vaikuttaa mädistä mitattavan tiamiinin kynnyspitoisuuteen, jossa ruskuaispussipoikasia alkaa kuolla ja siihen pienimpään eli turvalliseen pitoisuuteen, jossa niitä ei enää kuole.



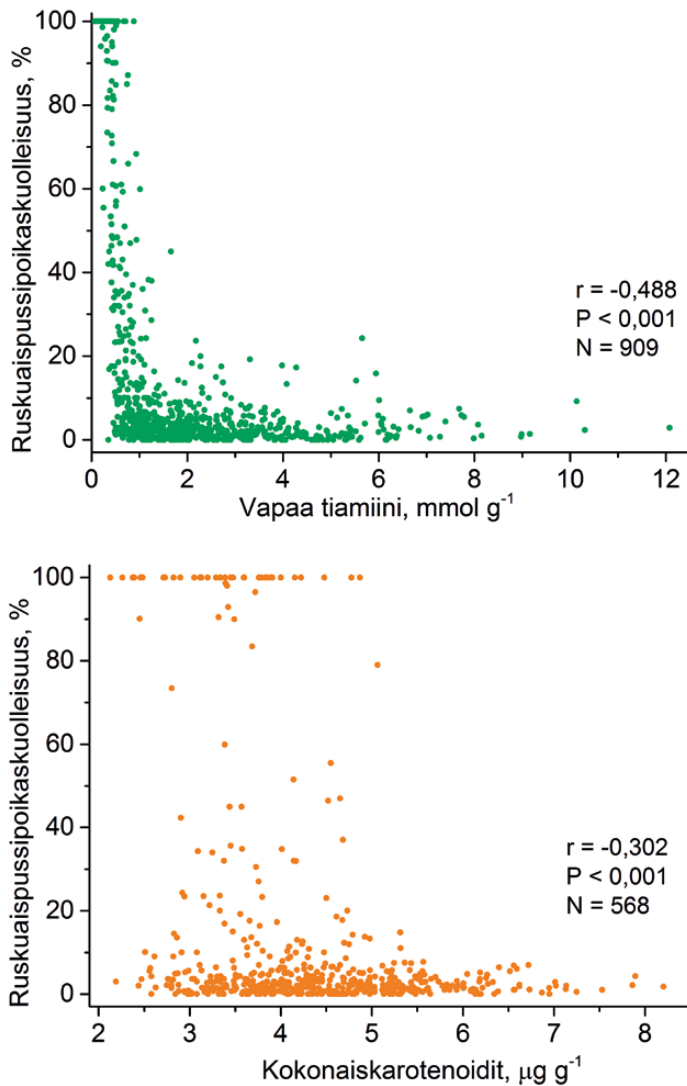
**Kuva 7.** Astaksantiinin pitoisuuden korrelaatio karotenoidien kokonaispitoisuuteen yksittäisten lohien hedelmöittämättömässä mädissä (emovuosina 2002–2004).

### 4.2.3. Mädin tiamiinipitoisuus oireyhtymän tunnistajana

Tiamiini analysoidaan hedelmöittämättömästä mädistä. Suomessa käytössä oleva tiamiinianalyysi kehitettiin RKTL:n laboratoriossa (P. J. Vuorinen) yhteistyössä Pohjois-Amerikan Suurten järvien EMS:ää vuosia tutkineiden kanadalaisen (edesmennyt Scott Brown) ja amerikkalaisen (Dale Honeyfield) kollegan kanssa. Tiamiinianalyysi (Brown ym. 1998b) Suomen muunnoksineen (Vuorinen ym. 2002) mittaa tiamiinin eri komponenttien pitoisuudet: vapaa tiamiini ja molemmat fosforyloidut muodot, tiamiinimonofostaatti (TMP) ja tiamiinipyrofosfaatti (TPP), joista viimeksi mainittu on biologisesti aktiivinen, koentsyyminä toimiva muoto (Lonsdale 2006). Tiamiini uutetaan mädistä (tai kudoksesta), puhdistetaan sekä tehdään fluoresoivat johdokset, minkä jälkeen tiamiinikomponentit määritetään nestekromatografisesti fluoresenssidetektorilla. Koska vapaan tiamiinin havaittiin korreloivan parhaiten M74-kuolleisuuden kanssa (Vuorinen ja Keinänen 1999), on sitä käytetty M74-oireyhtymän voimakkuuden kuvaajana sekä M74-raportoinnissa että M74:n syytä selvittävässä tutkimuksissa. Kuvattu tiamiinianalyysimenetelmä on ollut käytössä ja osoittautunut hyödylliseksi myös ravintokalojen kokonaistiamiinin määrän ja TPP:n sekä rasvatekijöiden yhteyksien tutkimisessa.

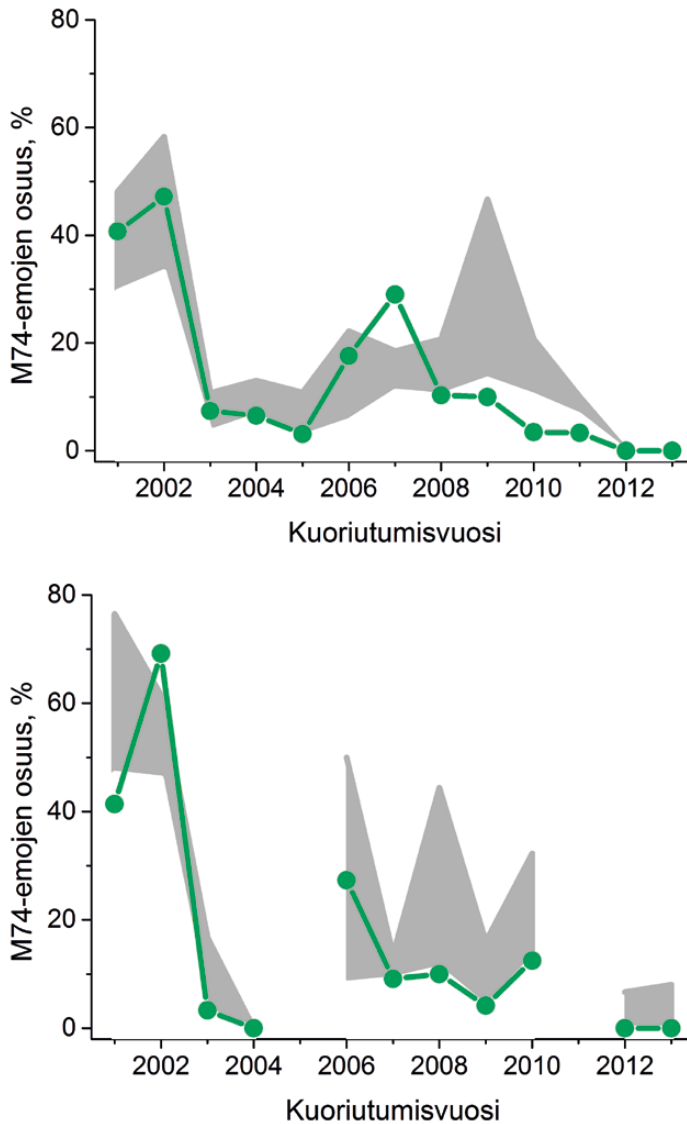
Kun RKTL:n laboratorion kemiallinen ja biokemiallinen analytiikka laitteineen ja henkilöstöineen siirrettiin vuonna 2001 Eläinlääkintä- ja elintarviketutkimuslaitokseen (sittemmin Elintarviketurvallisuusvirasto Evira), otettiin siellä käyttöön tämä tiamiinin analyysimenetelmä aiemmin käytössä olleen tilalle. Tätä menetelmää on sittemmin edelleen käytetty M74-seurannan mädin tiamiinipitoisuuksien analysointiin. Tiamiinille ei ole saatavissa kaupallisia vertailunäytteitä eikä analyysistä ole järjestetty interkalibrointeja. Eviran laboratorio on akkreditoitu laboratorio, ja tiamiinimenetelmä on Eviran akkreditoitujen menetelmien joukossa. Tulosten luotettavuuden varmistamiseksi näytteiden analysoinnin mukana analysoidaan laboratorion sisäinen vertailunäyte, jolla varmistetaan analyysimenetelmän toimivuus. Laboratorion sisäinen vertailunäyte on valmistettu analysoitavasta materiaalista, tässä tapauksessa mädistä, ja siinä analysoitavan tiamiinin pitoisuus tiedetään verrattuna aiempaan vertailunäytteeseen niin, että erän vaihtuessa vanhaa ja uutta analysoidaan rinnan. Vertailunäyte säilytetään pakastettuna  $-70\text{ }^{\circ}\text{C}$ :ssa pieniin eriin jaettuna.

M74-oireyhtymästä aiheutuva kuolleisuus voidaan erottaa muusta kuolleisuudesta ainoastaan havainnoimalla oireita (Keinänen ym. 2000) ruskuaispussipoikasista ja/tai mittaamalla tiamiinipitoisuutta hedelmöittämättömästä mädistä. Lisääntymiskausilta 1994/1995–2009/2010 on tiedot molemmista. Oireiden havainnointi vaatii kokemusta ja on paljon työläämpää kuin tiamiinipitoisuuden mittaaminen. Ruskuaispussipoikasten M74-kuolleisuuden välitön syy on tiamiinin loppuminen emolta saadusta vararavinnosta eli ruskuaisesta. Sen vuoksi tiamiini on luotettavin yksittäinen M74-oireyhtymän biomarkkeri (kuva 8). Kuolleisuutta esiintyy, kun mädin vapaan tiamiinin pitoisuus on ollut pienempi kuin  $1,0\text{ nmol/g}$  tai tiamiinin kokonaispitoisuus pienempi kuin  $1,5\text{ nmol/g}$  (Vuorinen ja Keinänen 1999, Keinänen ym. 2000, Brown ym. 2005b). Koska mädin karotenoidipitoisuus ilmeisesti vaikuttaa tiamiinin kulumisnopeuteen ja sitä kautta ruskuaispussipoikasten kuolleisuuteen, se tulee ottaa tarkasteluun mukaan arvioitaessa mädin tiamiinipitoisuuden perusteella ruskuaispussipoikasten M74-kuolleisuusprosentteja.



**Kuva 8.** Ruskuaispussipoikasten M74-kuolleisuuden yhteys hedelmöittämättömästä mädistä mitatun vapaan tiamiinin (ylhäällä; emovuosina 1994–2011) ja kokonaiskarotenoidien (alhaalla; emovuosina 2001–2011) pitoisuuteen.

Silloin, kun mädin tiamiinitulokset on saatu ajoissa eli jo haudonnan alkupuolella, on mädin tiamiinipitoisuuksien perusteella kyetty ennustamaan melko luotettavasti niiden emojen osuus, joiden jälkeläisissä tulee olemaan M74-kuolleisuutta (kuva 9) (ICES 2014a). M74-emojen osuudesta ei kuitenkaan voi suoraan päätellä M74-kuolleisuusprosenttia, vaikka silloin, kun emoja on seurannassa runsaasti, M74-emojen osuus ja ruskuaispussipoikasten kuolleisuus ovat keskimäärin samansuuntaisia (Keinänen ym. 2008). Ero voi olla yli 20 %, kuten oli kuoriutumivuonna 1997 Kymijoen lohissa. Seurannassa olleista Kymijoen lohien emoista 79 % oli M74-emoja, mutta keskimääräinen kuolleisuus jäi 56 prosenttiin, koska vain 29 % emoista oli sellaisia, joiden kaikki poikaset kuolivat.



**Kuva 9.** Hedelmöittämättömästä mädistä analysoidun tiamiinipitoisuuden perusteella ennustettu M74-emojen eli M74:stä kärsivien jälkeläisryhmien osuus minimi- ja maksimiarvoina (harmaa alue) Simojoen (ylhäällä) ja Tornionjoen (alhaalla) lohista ja vastaavat toteutuneet arvot (vihreä viiva).

### 4.3. M74-seurannasta Ruotsissa

Kuoriutumisvuosina 1985–2013 haudonnan aikaisia kuolleisuustuloksia oli Ruotsin seuraavista joista: Uumajanjoki, Indaljoki ja Daljoki; vuodesta 1991 tai 1992 lähtien kuolleisuustiedot on seuraavista joista: Luulajanjoki, Skelleftejoki, Ångermanjoki ja Ljusnanjoki. Lisäksi Mörumjoesta on kuolleisuustiedot vuosilta 1985–1997 ja Ljunganjoesta 1992–2003, ja joitakin kuolleisuustietoja on 1970-luvulta (ICES 2014a). Mädistä ei ole mitattu tiamiinia eikä yk-

sittäisistä jälkeläiseristä ole havainnointi M74-oireita. Ruotsissa ei ole ikätietoja emolohista, ei yleensä myöskään kokotietoja. Emokalojen paino ja pituus on kuitenkin kirjattu Daljoen lohista emovuodesta 1997 alkaen (Börjeson 2013). M74-tilanteen ennakoimiseksi Daljoen ja Luulajanjoen lohien mätiä on haudottu lisääntymiskausina 2007/2008–2012/2013 pienet erät myös lämmitetyssä vedessä, jolloin alustavat kuolleisuustiedot näistä on saatu jo aikaisin keväällä.

Koska Ruotsin M74-seurannassa mädistä ei ole mitattu tiamiinin pitoisuutta, M74:ksi raportoitu suurentunut kuolleisuus voi olla muutakin eli haudontaoloista johtuvaa kuolleisuutta. Esimerkiksi keväällä 2013 Skelleftejoen ja Uumajajoen poikasissa oli suurentunutta kuolleisuutta, joka raportoitiin M74-kuolleisuudeksi (Börjeson 2013). Kuitenkin samaan aikaan veden lämpötila nousi jopa 18 asteeseen, joten sen epäiltiin olleen syynä kuolleisuuteen. Asiaa ei voitu varmistaa, koska mätierien tiamiinipitoisuudesta ei ollut tietoja (Börjeson 2013). Kirjoittaja esittää raportissa, ja huomauttaa esittäneensä jo aiemmin, että Ruotsissakin pitäisi ainakin yhden joen lohien mädistä mitata tiamiinia, jotta kuolleisuuden syy tiedetään. Tiamiinianaalyysi on opetettu (P. J. Vuorinen, vuonna 2001) Tukholman yliopiston soveltavan ympäristötieteen laitoksen tutkimusryhmälle (Lennart Balkin ryhmä), mutta Ruotsissa ei ole tähän asti ollut tiamiinin määrittäminen seurantakäytössä. Suomessa voitaisiin analysoida myös Ruotsin mätinäytteiden tiamiinit, jos heillä ei ole menetelmä vielä luotettavalla tavalla käytössä. Näytteiden käsittely yhdessä laboratoriossa myös varmistaisi tulosten vertailtavuuden.

Ruotsissa M74-seurantatietojen kokoamisesta päävastuu on tällä hetkellä Älvkarlebyn kalantutkimusasemalla. Aiempina vuosina M74-seuranta on hoitanut Fiskeriforskningsinstitutet.

#### 4.4. Yhteenveto havainnointimenetelmistä

Riittävän luotettava ja käyttökelpoinen tieto M74:n esiintymisen voimakkuudesta saadaan mittaamalla tiamiinipitoisuus hedelmöittämättömästä mädistä ja havainnoimalla emokohtaisissa koehaudonnoissa ruskuaispussipoikasten kuolleisuus kuoriutumuksesta ruskuaispussivaiheen loppuun saakka. Näin saadaan suoraan emokohtaiset M74-kuolleisuusprosentit ja varmistetaan mädin tiamiinipitoisuuden avulla, että kuolleisuus johtuu tiamiinin vähyydestä eli M74-oireyhtymästä. Tiamiinimittaus M74:n biomarkkerina on välttämätön ja voi olla korvike niin sanotulle laborioseurannalle, jolloin havainnoidaan M74-oireet päivittäin, vaikkakin näillä yhdessä saadaan kaikkein luotettavin M74-seurantatieto. Laborioseuranta vaatii tehtävään koulutetut, kokeneet henkilöt ja tulee huomattavasti kalliimmaksi kuin tiamiinin analysoiminen. Lisäksi mädin tiamiinipitoisuus M74-oireyhtymän toteamisessa on oireiden silmämääräistä havainnointia luotettavampi etenkin niissä tapauksissa, joissa M74 on lievää ja kuolleisuus osittaista. Kuolleisuus hautomoissa voi johtua M74-kuolleisuuden lisäksi myös jostain muusta emo- tai ympäristöperäisestä kuolleisuudesta tai esimerkiksi teknisistä seikoista ja lämpötilan äkillisistä tai liian suurista muutoksista. Ilman tiamiinimittausta (tai laboriohavainnointia) vuosittaisissa jokikohtaisissa M74-kuolleisuuksissa olisi tullut virhettä jopa 30 prosenttiyksikköä ja suuremmatkin virheet ovat mahdollisia. M74-oireyhtymän voimakkuutta on tarpeen seurata vuosittain, koska se voi vaihdella paljon peräkkäisinä vuosina. Turskan ja kilohailin vuosiluokkien voimakkuus arvioidaan takautuvasti, joten niiden avulla ei voida vuosittaista M74-kuolleisuutta ennakoita.



Mädin tiamiinipitoisuuden perusteella annetut ennusteet M74-emojen osuudesta ovat osuneet kohtuullisen hyvin kohdalleen (kuva 9). Etenkin, jos tiamiinipitoisuus on selvästi kynnyspitoisuutta suurempi, voidaan sanoa, että M74-oireita tai -kuolleisuutta ei esiinny. Pitkän ajan M74-aineistoston pohjalta on tarpeen arvioida, voidaanko M74-kuolleisuus mallintaa riittävän tarkasti mädin tiamiinipitoisuuksista. Tämä on mahdollista lisääntymiskausilta 1994/1995–2010/2011, joilta on tiedot sekä mädin tiamiinipitoisuuksista että ruskuaispussi-poikasten kuolleisuudesta laboratorioseurannasta, jossa on havainnoitu kuolleisuuden lisäksi M74-oireet. Myös karoteenipitoisuuden vaikutus tiamiinin kynnyspitoisuuteen ja siten kuolleisuuteen on syytä arvioida.

Syksyllä M74-seurannan lohista lypsetyn, hedelmöittämättömän mädin tiamiinipitoisuudet pitää mitata ja tiamiinitulokset saada mädistä mahdollisimman aikaisin ennen seuraavaa kevättä, jotta vesiviljelyssä osataan tarvittaessa varautua kylvettämään vastakuoriutuneet poikaset tiamiinilla ja siten kyetään tuottamaan tavoitteeksi asetettu määrä elinkelpoisia poikasia. Lisäksi tiamiinitulokset ovat tällöin käytettävissä ICES WGBAST -työryhmällä lohikantojen arvioinnissa, niin että pystytään ennakoimaan kyseessä olevan vuosiluokan luonnonpoikas-tuotantoa.

M74-seurannan järjestämisestä vuodesta 2014 alkaen on tehty tämän tiedon perusteella suunnitelma (Vuorinen ym. 2014a).

## 5. Johtopäätökset – M74:n ehkäiseminen

Poikastuotannon romahtaminen M74:n vuoksi 1990-luvun alussa oli todellinen uhka 1980-luvulla voimakkaasti kalastetuille Pohjanlahden lohikannoille, jotka tuottavat suurimman osan Itämeren luonnonlohista, Tornionjoki ja Ruotsin Kalixjoki tärkeimpinä lohijokina. Tuolloin M74:n aiheuttamista vahingoista ja niiden kompensoimiseksi tehdyistä toimituksista aiheutui niin suuret kustannukset, että sellaisten välttämiseksi M74:n voimistumista tulee pyrkiä estämään. Runsas mutta yksipuolinen lohen Itämeren eteläosista saama ravinto, joka on valtaosin kilohailia erityisesti nuorista ikäryhmistä, on syynä M74-oireyhtymään. Tällöin ravinnossa on eniten rasvaa sekä monityydyttymättömiä rasvahappoja ja vähiten tiamiinia suhteessa energiaan (Keinänen ym. 2012).

Tutkimustuloksista voidaan päätellä, että runsaat kilohailin nuoret ikäryhmät heikentävät myös turskan palautumista, jos laji pääsee taantumaan. M74-oireyhtymän esiintymistä voidaan ehkäistä pitämällä turskakannat vakaina ja vahvoina ja kilohailikanta kohtuullisena (Mikkonen ym. 2011, Keinänen ym. 2012), koska turska on kilohailin pääasiallinen saalistaja (Sparholt 1994, Casini ym. 2014) ja siten saalistajana lohta tärkeämpi. Turska- ja kilohailikantojen vakaudella varmistetaan, että ei synny sellaista tilannetta, että meressä olisi peräkkäisiä nuorten kilohailien erittäin suuria vuosiluokkia, jotka puolestaan estäisivät turskakannan palautumista (Köster ym. 2005, Casini ym. 2009). Perämeren jokien vuosittaista M74-kuolleisuutta ja Itämeren itäisen turskakannan kokoa vertaamalla näyttäisi siltä, että turskaa pitäisi olla 500–600 tuhatta tonnia, jotta M74-oireyhtymä ei vaarantaisi lohikantojen olemassaoloa. Tosin turskayksilöiden määrä voi olla turskan biomassaa parempi muuttuja kuvaamaan Itämeren sillikalajien ja niiden saalistajien määrän suhdetta, sillä turskayksilöiden koko vaikuttaa paljon biomassaan, ja suuret turskat käyttävät ravintonaan myös pienempiä lajitovereitaan (Jarre-Teichmann ym. 2000).

Mikkosen ym. (2011) mukaan M74 ei ole ollut ongelma niillä aikajaksoilla, kun Itämeren pääaltaalla lohen ravintokalakokaisen silakan biomassassa on ollut suurempi kuin kilohailin biomassassa. Lisäksi runsaat kilohailin vuosiluokat hidastavat silakankin kasvua Itämeren pääaltaalla ja Suomenlahdella. Hidas kasvu puolestaan lisää ympäristömyrkyjen kertymistä silakkaan ja kilohailiin ja niiden kautta loheen (Vuorinen ym. 2012).

Kun M74:n syy ja sen synty tapa tiedetään, oireyhtymää on mahdollista ehkäistä. Se ei ole uhka Itämeren lohikannoille, jos päättäjät ottavat huomioon, että kilohailikannan nopea kasvaminen aikana, jolloin turskakanta on heikko, voi vaikuttaa haitallisesti lohikantoihin M74-oireyhtymän esiintymisen kautta. Tuloksia voitaneen soveltaa myös Pohjois-Amerikan lohikalajien tiamiinin puutukseen liittyvien oireyhtymien hallinnassa.

Kalakantojen vahvuudet ja eri vuosiluokkien voimakkuudet arvioidaan kalastosta otettujen näytteiden avulla taannehtivasti, ja arvioita vielä tarkennetaan seuraavina vuosina. Sen vuoksi M74:n esiintymisen voimakkuutta ja M74-kuolleisuutta ei voida ennakoita turskaksi kilohailikantojen muutoksista, vaikka M74-oireyhtymä liittyy näihin. Päinvastoin, M74:n vuosittaista voimakkuutta ja sen vaihtelua voidaan käyttää kuvaamaan Itämeren kalakantojen runsaussuhteita ja siten Itämeren ravintoverkkojen tilan indikaattorina.

M74:n seurantamenetelmistä kustannukset ja luotettavuus huomioon ottaen parhaimmaksi osoittautui hedelmöittämättömän mädin tiimiinipitoisuuden mittaaminen emokohtaisen koehaudonnan rinnalla. Koska M74:n voimakkuus vaihtelee peräkkäisinäkin vuosina paljon, M74:ää tulee seurata vuosittain. Saman alueen lohijokien samalla merialueella syönnöstävien lohien jälkeläisissä ei ole oleellisia eroja M74:n voimakkuudessa, joten niiden yhteinen keskimääräinen ruskuaispussipoikasten kuolleisuus voidaan ilmoittaa yhtenä lukuna.

## Viitteet

- Alvarez, M. J., Lopez-Bote, C. J., Diez, A., Corraze, G., Arzel, J., Dias, J., Kaushik, S. J. & Bautista, J. M. 1998. Dietary fish oil and digestible protein modify susceptibility to lipid peroxidation in the muscle of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) and sea bass (*Dicentrarchus labrax*). *British Journal of Nutrition* 80: 281–289.
- Amcoff, P., Börjeson, H., Landergren, P., Vallin, L. & Norrgren, L. 1999. Thiamine (vitamin B1) concentrations in salmon (*Salmo salar*), brown trout (*Salmo trutta*) and cod (*Gadus morhua*) from the Baltic sea. *Ambio* 28: 48–54.
- Andersson, E. 1980. Merilohen ravinnosta syyspyyntikauden aikana itäisellä Suomenlahdella. (Food of the Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) during the autumn fishing season in the eastern part of the Gulf of Finland.) Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitos, kalantutkimusosasto. *Tiedonantoja* nro 15. 47 s.
- Aro, E. 1989. A review of fish migration patterns in the Baltic. *Rapports et Procès-verbaux des Réunions du Conseil International pour l'Exploration de la Mer* 190: 72–96.
- Backman, J. 2004. *Itämeren hydrologisten vaihteluiden sekä biologisten tekijöiden yhteys lohen M74-oireyhtymään*. Pro gradu -tutkielma. Helsingin yliopisto. 53 s.
- Bagge, O., Thurow, F., Steffensen, E. & Bay, J. 1994. The Baltic cod. *Dana* 10: 1–28.
- Bengtsson, B.-E., Hill, C., Bergman, Å., Brandt, I., Johansson, N., Magnhagen, C., Södergren, A. & Thulin, J. 1999. Reproductive disturbances in Baltic fish: A synopsis of the FiRe project. *Ambio* 28: 2–8.
- Brandt, S. B. 1986. Food of trout and salmon in Lake Ontario. *Journal of Great Lakes Research* 12: 200–205.
- Brown, S. B., Fitzsimons, J. D., Palace, V. P. & Vandenbyllaardt, L. 1998a. Thiamine and early mortality syndrome in lake trout. Teoksessa: McDonald, G., Fitzsimons, J. D. & Honeyfield, D. C. (toim.), *Early Life Stage Mortality Syndrome in Fishes of the Great Lakes and the Baltic Sea*. American Fisheries Society, Symposium 21, Bethesda, Maryland, s. 18–25.
- Brown, S. B., Honeyfield, D. C. & Vandenbyllaardt, L. 1998b. Thiamine analysis in fish tissues. Teoksessa: McDonald, G., Fitzsimons, J. D. & Honeyfield, D. C. (toim.), *Early Life Stage Mortality Syndrome in Fishes of the Great Lakes and the Baltic Sea*. American Fisheries Society, Symposium 21, Bethesda, Maryland, s. 73–81.
- Brown, S. B., Honeyfield, D. C., Hnath, J. G., Wolgamood, M., Marcquenski, S. V., Fitzsimons, J. D. & Tillitt, D. E. 2005a. Thiamine status in adult Salmonines in the Great Lakes. *Journal of Aquatic Animal Health* 17: 59–64.
- Brown, S. B., Fitzsimons, J. D., Honeyfield, D. C. & Tillitt, D. E. 2005b. Implications of thiamine deficiency in Great Lakes Salmonines. *Journal of Aquatic Animal Health* 17: 113–124.
- Bylund, G. & Lerche, O. 1995. Thiamine therapy of M74 affected fry of Atlantic salmon *Salmo salar*. *Bulletin of the European Association of Fish Pathologists* 15: 93–97.
- Börjeson, H. 2013. Redovisning av M74-förekomsten i svenska kompensationsodlade laxstammar från Östersjön för 2013. Ruotsin vuoden 2013 M74-seurantaraportti ICES WGBAST -työryhmälle. 4 s.
- Börjeson, H. & Norrgren, L. 1997. M74 syndrome: a review of potential etiological factors. Teoksessa: Roland, R. M., Gilbertson, M. & Peterson, R. E. (toim.), *Chemically Induced Alterations in Functional Development and Reproduction of Fishes*. Proceedings from a Session at the 1995 Wingspread Conference. SETAC, Pensacola, Florida, s. 153–166.
- Börjeson, H., Amcoff, P., Ragnarsson, B. & Norrgren, L. 1999. Reconditioning of sea-run Baltic salmon (*Salmo salar*) that have produced progeny with the M74 syndrome. *Ambio* 28: 30–36.
- Cardinale, M., Casini, M. & Arrhenius, F. 2002. The influence of biotic and abiotic factors on the growth of sprat (*Sprattus sprattus*) in the Baltic Sea. *Aquatic Living Resources* 15: 273–281.
- Carpenter, K. J. 2012. The discovery of thiamin. *Annals of Nutrition and Metabolism* 61: 219–223.
- Casini, M., Cardinale, M. & Arrhenius, F. 2004. Feeding preferences of herring (*Clupea harengus*) and sprat (*Sprattus sprattus*) in the southern Baltic Sea. *ICES Journal of Marine Science* 61: 1267–1277.

- Casini, M., Hjelm, J., Molinero, J. C., Lovgren, J., Cardinale, M., Bartolino, V., Belgrano, A. & Kornilovs, G. 2009. Trophic cascades promote threshold-like shifts in pelagic marine ecosystems. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 106: 197–202.
- Casini, M., Rouyer, T., Bartolino, V., Larson, N. & Wlodzimierz, G. 2014. Density-dependence in space and time: Opposite synchronous variations in population distribution and body condition in the Baltic Sea sprat (*Sprattus sprattus*) over three decades. *Plos One* 9: 1–9.
- Cook, P. M., Robbins, J. A., Endicott, D. D., Lodge, K. B., Guiney, P. D., Walker, M. K., Zabel, E. W. & Peterson, R. E. 2003. Effects of aryl hydrocarbon receptor-mediated early life stage toxicity on lake trout populations in Lake Ontario during the 20th century. *Environmental Science & Technology* 37: 3864–3877.
- Corraze, G. & Kaushik, S. 1999. Lipids from marine and freshwater fish, Les lipides des poissons marins et d'eau douce. *Ocl-Oléagineux Corps Gras Lipides* 6: 111–115.
- Fisher, J. P., Spitsbergen, J. M., Iamonte, T., Little, E. E. & DeLonay, A. 1995a. Pathological and behavioral manifestations of the "Cayuga syndrome", a thiamine deficiency in larval landlocked Atlantic salmon. *Journal of Aquatic Animal Health* 7: 269–283.
- Fisher, J. P., Spitsbergen, J. M., Getchell, R., Symula, J., Skea, J., Babenzin, M. & Chiotti, T. 1995b. Reproductive failure of landlocked Atlantic salmon from New York's Finger Lakes: Investigations into the etiology and epidemiology of the 'Cayuga Syndrome'. *Journal of Aquatic Animal Health* 7: 81–94.
- Fitzsimons, J. D. 1995. The effect of B-vitamins on a swim-up syndrome in Lake Ontario lake trout. *Journal of Great Lakes Research* 21 (Suppl. 1): 286–289.
- Fitzsimons, J. D., Brown, S. B., Honeyfield, D. C. & Hnath, J. G. 1999. A review of early mortality syndrome (EMS) in Great Lakes salmonids: Relationship with thiamine deficiency. *Ambio* 28: 9–15.
- Fitzsimons, J. D., Williston, B., Zajicek, J. L., Tillitt, D. E., Brown, S. B., Brown, L. R., Honeyfield, D. C., Warner, D. M., Rudstam, L. G. & Pearsall, W. 2005. Thiamine content and thiaminase activity of ten freshwater stocks and one marine stock of alewives. *Journal of Aquatic Animal Health* 17: 26–35.
- Fjølstad, M. & Heyeraas, A. L. 1985. Muscular and myocardial degeneration in cultured Atlantic salmon, *Salmo salar* L., suffering from 'Hitra disease'. *Journal of Fish Diseases* 8: 367–372.
- Forsius, A. 2004. B 1 -vitamiini eli tiamiini. [http://www.saunalahti.fi/arnoldus/b1\\_vitam.html](http://www.saunalahti.fi/arnoldus/b1_vitam.html). 4 s. [Luettu 11.11.2014].
- Gibson, G. E. & Zhang, H. 2002. Interactions of oxidative stress with thiamine homeostasis promote neurodegeneration. *Neurochemistry International* 40: 493–504.
- Hansson, S., Karlsson, L., Ikonen, E., Christensen, O., Mitans, A., Uzars, D., Petersson, E. & Ragnarsson, B. 2001. Stomach analyses of Baltic salmon from 1959–1962 and 1994–1997: possible relations between diet and yolk-sac-fry mortality (M74). *Journal of Fish Biology* 58: 1730–1745.
- Hemre, G. I. & Sandnes, K. 1999. Effect of dietary lipid level on muscle composition in Atlantic salmon *Salmo salar*. *Aquaculture Nutrition* 5: 9–16.
- Honeyfield, D. C., Fitzsimons, J. D., Brown, S. B., Marcquenski, S. V. & McDonald, G. 1998. Introduction and overview of early life stage mortality. Teoksessa: McDonald, G., Fitzsimons, J. D. & Honeyfield, D. C. (toim.), *Early Life Stage Mortality Syndrome in Fishes of the Great Lakes and Baltic Sea*. American Fisheries Society, Symposium 21, Bethesda, Maryland, s. 1–7.
- Honeyfield, D. C., Daniels, M. E., Brown, L. R., Arts, M. T., Walsh, M. G. & Brown, S. B. 2012. Survey of four essential nutrients and thiaminase activity in five Lake Ontario prey fish species. *Journal of Great Lakes Research* 38: 11–17.
- Hyvönen, L. & Koivistoinen, P. 1994. Fatty acid analysis, TAG equivalents as net fat value, and nutritional attributes of fish and fish products. *Journal of Food Composition and Analysis* 7: 44–58.
- ICES 2008. Report of the Baltic salmon and trout assessment working group (WGBAST), 1–10 April 2008, ICES Headquarters, Copenhagen. ICES Advisory Committee on Fishery Management ICES CM 2008/ACOM:05. 267 s.
- ICES 2014a. Report of the Baltic salmon and trout assessment working group (WGBAST), 26 March – 2 April 2014, Aarhus, Denmark. *ICES Advisory Committee on Fishery Management* ICES CM 2014/ACOM:08. 347 s.

- ICES 2014b. Report of the Baltic fisheries assessment working group (WGBFAS), 3–10 April 2014, ICES Headquarters, Copenhagen, Denmark. *ICES Advisory Committee* ICES CM 2014/ACOM:10. 919 s.
- Ikonen, E. 2006. *The role of the feeding migration and diet of Atlantic salmon (Salmo salar L.) in yolk-sac fry mortality (M74) in the Baltic Sea*. Väitöskirja. Helsingin yliopisto. 34 s.
- Jacobsen, J. A. & Hansen, L. P. 2001. Feeding habits of wild and escaped farmed Atlantic salmon, *Salmo salar* L., in the Northeast Atlantic. *ICES Journal of Marine Science* 58: 916–933.
- Jarre-Teichmann, A., Wieland, K., MacKenzie, B. R., Hinrichsen, H.-H., Plikshs, M. & Aro, E. 2000. Stock-recruitment relationships for cod (*Gadus morhua* L.) in the central Baltic Sea incorporating environmental variability. *Archive of Fishery and Marine Research* 48: 97–123.
- Jensen, S., Johansson, N. & Olsson, M. 1970. PCB – Indications of effects on salmon. Report, Salmon Research Institute. 9 s.
- Jude, D. J., Tesar, F. J., DeBoe, S. F. & Miller, T. J. 1987. Diet and selection of major prey species by Lake Michigan Salmonines, 1973–1982. *Transactions of the American Fisheries Society* 116: 677–691.
- Jung, I. L. & Kim, I. G. 2003. Thiamine protects against paraquat-induced damage: scavenging activity of reactive oxygen species. *Environmental Toxicology and Pharmacology* 15: 19–26.
- Kallio-Nyberg, I. & Ikonen, E. 1992. Migration pattern of two salmon stocks in the Baltic Sea. *ICES Journal of Marine Science* 49: 191–198.
- Kallio-Nyberg, I., Peltonen, H. & Rita, H. 1999. Effects of stock-specific and environmental factors on the feeding migration of Atlantic salmon (*Salmo salar*) in the Baltic Sea. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 56: 853–861.
- Karlsson, L., Ikonen, E., Mitans, A. & Hansson, S. 1999a. The diet of salmon (*Salmo salar*) in the Baltic sea and connections with the M74 syndrome. *Ambio* 28: 37–42.
- Karlsson, L., Ikonen, E., Mitans, A., Hansson, S. & Uzars, D. 1999b. Thiamine levels in migrating salmon spawners (*Salmo salar*) in the Gulf of Riga and in the Gulf of Bothnia. Nordic Research Cooperation on Reproductive Disturbances in Fish. Report from the Redfish project. *TemaNord* 1999:530. S. 67–88.
- Karlström, Ö. 1999. Development of the M74 syndrome in wild populations of Baltic salmon (*Salmo salar*) in Swedish rivers. *Ambio* 28: 82–86.
- Keinänen, M., Tolonen, T., Ikonen, E., Parmanne, R., Tigerstedt, C., Rytilahti, J., Soivio, A. & Vuorinen, P. J. 2000. Itämeren lohen lisääntymishäiriö – M74. Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitos. *Kalaturkimuksia – Fiskundersökningar* 165. 38. s.
- Keinänen, M., Uddström, A., Mikkonen, J., Rytilahti, J., Juntunen, E.-P., Nikonen, S. & Vuorinen, P. J. 2008. Itämeren lohen M74-oireyhtymä – Suomen jokien seurantatulokset kevääseen 2007 saakka. *Riista- ja kalatalous – Selvityksiä* 4/2008. 21 s.
- Keinänen, M., Uddström, A., Mikkonen, J., Casini, M., Pönni, J., Myllylä, T., Aro, E. & Vuorinen, P. J. 2012. The thiamine deficiency syndrome M74, a reproductive disorder of Atlantic salmon (*Salmo salar*) feeding in the Baltic Sea, is related to the fat and thiamine content of prey fish. *ICES Journal of Marine Science* 69: 516–528.
- Ketola, H. G., Rinchar, J., O’Gorman, R., Begnoche, L. J., Bishop, D. L. & Greulich, A. W. 2009. Thiamine content of eggs and lengths of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) in relation to abundance of alewife (*Alosa pseudoharengus*) in eastern Lake Ontario, 2003 to 2006. *Journal of Freshwater Ecology* 24: 247–254.
- Koli, L. 1990. *Suomen kalat*. Werner Söderström Osakeyhtiö. 357 s.
- Koski, P., Pakarinen, M., Nakari, T., Soivio, A. & Hartikainen, K. 1999. Treatment with thiamine hydrochloride and astaxanthine for the prevention of yolk-sac mortality in Baltic salmon fry (M74 syndrome). *Diseases of Aquatic Organisms* 37: 209–220.
- Koski, P., Soivio, A., Hartikainen, K., Hirvi, T. & Myllylä, T. 2001. M74 syndrome and thiamine in salmon broodfish and offspring. *Boreal Environment Research* 6: 79–92.
- Kriketos, A. D., Peters, J. C. & Hill, J. O. 2000. Cellular and whole-animal energetics. Teoksessa: Stipanuk, M. H. (toim.), *Biochemical and Physiological Aspects of Human Nutrition*. Saunders/Elsevier. Philadelphia, s. 411–424.

- Köster, F. W., Möllmann, C., Hinrichsen, H.-H., Wieland, K., Tomkiewicz, J., Kraus, G., Voss, R., Makarchouk, A., Mackenzie, B. R., St John, M. A., Schnack, D., Rohlf, N., Linkowski, T. & Beyer, J. E. 2005. Baltic cod recruitment – the impact of climate variability on key processes. *ICES Journal of Marine Science* 62: 1408–1425.
- Landergren, P., Vallin, L., Westin, L., Amcoff, P., Börjeson, H. & Ragnarsson, B. 1999. Reproductive failure in Baltic sea trout (*Salmo trutta*) compared with the M74 syndrome in Baltic salmon (*Salmo salar*). *Ambio* 28: 87–91.
- Larsson, P.-O. 1984. Growth of Baltic salmon *Salmo salar* in the sea. *Marine Ecology-Progress Series* 17: 215–226.
- Lonsdale, D. 2006. A review of the biochemistry, metabolism and clinical benefits of thiamin(e) and its derivatives. *Evidence-based Complementary and Alternative Medicine* 3: 49–59.
- Lukienko, P. I., Mel'nichenko, N. G., Zverinskii, I. V. & Zabrodskaya, S. V. 2000. Antioxidant properties of thiamine. *Bulletin of Experimental Biology and Medicine* 130: 874–876.
- Lundström, J., Börjeson, H. & Norrgren, L. 1999a. Histopathological studies of yolk-sac fry of Baltic salmon (*Salmo salar*) with the M74 syndrome. *Ambio* 28: 16–23.
- Lundström, J., Carney, B., Amcoff, P., Pettersson, A., Börjeson, H., Förlin, L. & Norrgren, L. 1999b. Antioxidative systems, detoxifying enzymes and thiamine levels in Baltic salmon (*Salmo salar*) that develop M74. *Ambio* 28: 24–29.
- McCormick, D. B. 2000. Niacin, riboflavin and thiamin. Teoksessa: Stipanuk, M. H. (toim.), *Biochemical and Physiological Aspects of Human Nutrition*. Saunders/Elsevier. Philadelphia, s. 458–482.
- Mikkonen, J. 2008. *Itämeren kalakantamuutokset ja lohen M74-oireyhtymä*. Pro gradu -tutkielma. Helsingin yliopisto. 51 s.
- Mikkonen, J., Keinänen, M., Casini, M., Pönni, J. & Vuorinen, P. J. 2011. Relationships between fish stock changes in the Baltic Sea and the M74 syndrome, a reproductive disorder of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *ICES Journal of Marine Science* 68: 2134–2144.
- Monod, G. 1985. Egg mortality of Lake Geneva charr (*Salvelinus alpinus* L.) contaminated by PCB and DDT derivatives. *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology* 35: 531–536.
- Möllmann, C., Kornilovs, G., Fetter, M. & Köster, F. W. 2004. Feeding ecology of central Baltic Sea herring and sprat. *Journal of Fish Biology* 65: 1563–1581.
- Niva, T. 2001. Perämeren ja sen jokien lohi-istutusten tuloksellisuus vuosina 1959–1999. Results of salmon smolt releases in the Bothnian Bay from 1959–1999. Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitos. *Kalatutkimuksia – Fiskundersökningar* 179. 67 s.
- O’Gorman, R., Bergstedt, R. A. & Eckert, T. H. 1987. Prey fish dynamics and salmonine predator growth in Lake Ontario, 1978–84. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 44: 390–403.
- O’Halloran, J. & Henry, R. 1993. *Vibrio salmonicida* (Hitra disease) in New Brunswick. *Bulletin of the Aquaculture Association of Canada* 93: 96–98.
- Palace, V. P., Brown, S. B., Baron, C. L., Fitzsimons, J., Woodin, B., Stegeman, J. J. & Klaverkamp, J. F. 1998. An evaluation of the relationships among oxidative stress, antioxidant vitamins and early mortality syndrome (EMS) of lake trout (*Salvelinus namaycush*) from Lake Ontario. *Aquatic Toxicology* 43: 195–208.
- Pandelova, M., Henkelmann, B., Roots, O., Simm, M., Järv, L., Benfenati, E. & Schramm, K. W. 2008. Levels of PCDD/F and dioxin-like PCB in Baltic fish of different age and gender. *Chemosphere* 71: 369–378.
- Parmanne, R., Rechlin, O. & Sjöstrand, B. 1994. Status and future of herring and sprat stocks in the Baltic Sea. *Dana* 10: 29–59.
- Parmanne, R., Hallikainen, A., Isosaari, P., Kiviranta, H., Koistinen, J., Laine, O., Rantakokko, P., Vuorinen, P. J. & Vartiainen, T. 2006. The dependence of organohalogen compound concentrations on herring age and size in the Bothnian Sea, northern Baltic. *Marine Pollution Bulletin* 52: 149–161.
- Perttilä, M., Tervo, V. & Parmanne, R. 1982. Age dependence of the concentration of harmful substances in Baltic herring (*Clupea harengus*). *Chemosphere* 11: 1019–1026.



- Pettersson, A. & Lignell, Å. 1999. Astaxanthin deficiency in eggs and fry of Baltic salmon (*Salmo salar*) with the M74 syndrome. *Ambio* 28: 43–47.
- Pickova, J., Kiessling, A., Pettersson, A. & Dutta, P. C. 1998. Comparison of fatty acid composition and astaxanthin content in healthy and by M74 affected salmon eggs from three Swedish river stocks. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B* 120: 265–271.
- Poppe, T. T., Håstein, T., Frøslie, A., Koppang, N. & Norheim, G. 1986. Nutritional aspects of Haemorrhagic Syndrome ('Hitra Disease') in farmed Atlantic salmon *Salmo salar*. *Diseases of Aquatic Organisms* 1: 155–162.
- Richter, C. A., Evans, A. N., Wright-Osment, M. K., Zajicek, J. L., Heppell, S. A., Riley, S. C., Krueger, C. C. & Tillitt, D. E. 2012. *Paenibacillus thiaminolyticus* is not the cause of thiamine deficiency impeding lake trout (*Salvelinus namaycush*) recruitment in the Great Lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 69: 1056–1064.
- Riley, S. C., Rinchar, J., Ebener, M. P., Tillitt, D. E., Munkittrick, K. R., Parrott, J. L. & Allen, J. D. 2011a. Thiamine concentrations in lake whitefish eggs from the upper Great Lakes are related to maternal diet. *Journal of Great Lakes Research* 37: 732–737.
- Riley, S. C., Rinchar, J., Honeyfield, D. C., Evans, A. N. & Begnoche, L. 2011b. Increasing thiamine concentrations in lake trout eggs from Lakes Huron and Michigan coincide with low alewife abundance. *North American Journal of Fisheries Management* 31: 1052–1064.
- Røjbek, M. C., Tomkiewicz, J., Jacobsen, C. & Støttrup, J. G. 2014. Forage fish quality: seasonal lipid dynamics of herring (*Clupea harengus* L.) and sprat (*Sprattus sprattus* L.) in the Baltic Sea. *ICES Journal of Marine Science* 71: 56–71.
- Romakkaniemi, A., Pera, I., Karlsson, L., Jutila, E., Carlsson, U. & Pakarinen, T. 2003. Development of wild Atlantic salmon stocks in the rivers of the northern Baltic Sea in response to management measures. *ICES Journal of Marine Science* 60: 329–342.
- Romakkaniemi, A., Jutila, E., Pakarinen, T., Saura, A., Ahola, M., Erkinaro, J., Heinimaa, P., Karjalainen, T. P., Keinänen, M., Oinonen, S., Moilanen, P., Pulkkinen, H., Rahkonen, R., Setälä, J. & Söderkultalahti, P. 2014. Lohistrategian taustaselvitykset. *Kala- ja riistahallinnon julkaisu* 91 (1/2014). 58. s.
- Ruus, A., Uglund, K. I., Espeland, O. & Skaare, J. U. 1999. Organochlorine contaminants in a local marine food chain from Jarfjord, Northern Norway. *Marine Environmental Research* 48: 131–146.
- Salminen, M., Kuikka, S. & Erkamo, E. 1994. Divergence in feeding migration of Baltic salmon (*Salmo salar* L.); the significance of smolt size. *Nordic Journal of Freshwater Research* 69: 32–42.
- Salminen, M., Erkamo, E. & Salmi, J. 2001. Diet of post-smolt and one-sea-winter Atlantic salmon in the Bothnian Sea, northern Baltic. *Journal of Fish Biology* 58: 16–35.
- Salte, R., Nafstad, P. & Åsgård, T. 1987. Disseminated intravascular coagulation in "Hitra disease" (hemorrhagic syndrome) in farmed Atlantic salmon. *Veterinary Pathology* 24: 378–385.
- Sargent, J., Tocher, D. R. & Bell, J. G. 2002. The lipids. Teoksessa: Halver, J. E. & Hardy, R. W. (toim.), *Fish Nutrition*. Academic Press, Inc. San Diego, s. 181–257.
- Sparholt, H. 1994. Fish species interactions in the Baltic Sea. *Dana* 10: 131–162.
- Stephen, C. 1993. Questions about Hitra disease in Atlantic salmon. *Canadian Veterinary Journal* 34: 5–6.
- Tillitt, D. E., Zajicek, J. L., Brown, S. B., Brown, L. R., Fitzsimons, J. D., Honeyfield, D. C., Holey, M. E. & Wright, G. M. 2005. Thiamine and thiaminase status in forage fish of Salmonines from Lake Michigan. *Journal of Aquatic Animal Health* 17: 13–25.
- Tocher, D. R. 2003. Metabolism and functions of lipids and fatty acids in teleost fish. *Reviews in Fisheries Science* 11: 107–184.
- Torniaainen, J., Vuorinen, P. J., Jones, R. I., Keinänen, M., Palm, S., Vuori, K. A. M. & Kiljunen, M. 2014. Migratory connectivity of two Baltic Sea salmon populations: retrospective analysis using stable isotopes of scales. *ICES Journal of Marine Science* 71: 336–344.
- Torrissen, O. J. 1984. Pigmentation of salmonids – Effect of carotenoids in eggs and start-feeding diet on survival and growth rate. *Aquaculture* 43: 185–193.



- Vuori, K. A., Kanerva, M., Ikonen, E. & Nikinmaa, M. 2008. Oxidative stress during Baltic salmon feeding migration may be associated with yolk-sac fry mortality. *Environmental Science & Technology* 42: 2668–2673.
- Vuorinen, P. J. & Keinänen, M. 1999. Environmental toxicants and thiamine in connection with the M74 syndrome in Baltic salmon (*Salmo salar*). Nordic Research Cooperation on Reproductive Disturbances in Fish. Report from the Redfish project. *TemaNord* 1999:530. S. 25–37.
- Vuorinen, P. J. & Keinänen, M. 2012. Dioksiinit ja PCB-yhdisteet Itämeren kaloissa. *Kalastaja*, toukokuu 2012, s. 8.
- Vuorinen, P. J. & Keinänen, M. 2013. Lohien myrkkypitoisuudet eroavat merialueella ja joessa. *Kalastaja*, joulukuu 2013, s. 8.
- Vuorinen, P. J., Vuorinen, M. & Nyholm, K. 1984. Vesistöihin joutuvien aineiden haitallisista vaikutuksista kaloihin ja vaikutusten tutkimusmenetelmistä. Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitos, kalantutkimusosasto. *Monistettuja julkaisuja* nro 23. 118 s.
- Vuorinen, P. J., Paasivirta, J., Piilola, T., Surma-Aho, K. & Tarhanen, J. 1985. Organochlorine compounds in Baltic salmon and trout. I. Chlorinated hydrocarbons and chlorophenols 1982. *Chemosphere* 14: 1729–1740.
- Vuorinen, P. J., Paasivirta, J., Vuorinen, M., Peuranen, S. & Hoikka, J. 1993. Lohen ja meritaimenen ympäristömyrkkypitoisuudet ja lohen alkio- ja poikaskuolleisuus. Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitos. *Kalattutkimuksia – Fiskundersökningar* nro 65. 71 s.
- Vuorinen, P. J., Paasivirta, J., Keinänen, M., Koistinen, J., Rantio, T., Hyötyläinen, T. & Welling, L. 1997. The M74 syndrome of Baltic salmon (*Salmo salar*) and organochlorine concentrations in the muscle of female salmon. *Chemosphere* 34: 1151–1166.
- Vuorinen, P. J., Parmanne, R., Vartiainen, T., Keinänen, M., Kiviranta, H., Kotovuori, O. & Halling, F. 2002. PCDD, PCDF, PCB and thiamine in Baltic herring (*Clupea harengus* L.) and sprat (*Sprattus sprattus* L.) as a background to the M74 syndrome of Baltic salmon (*Salmo salar* L.). *ICES Journal of Marine Science* 59: 480–496.
- Vuorinen, P. J., Keinänen, M., Kiviranta, H., Koistinen, J., Kiljunen, M., Myllylä, T., Pönni, J., Peltonen, H., Verta, M. & Karjalainen, J. 2012. Biomagnification of organohalogens in Atlantic salmon (*Salmo salar*) from its main prey species in three areas of the Baltic Sea. *Science of the Total Environment* 421-422: 129–143.
- Vuorinen, P. J., Keinänen, M., Heinimaa, P., Iivari, J., Juntunen, E.-P., Kannel, R., Pakarinen, T. & Romakkaniemi, A. 2014a. M74-oireyhtymän seuranta Itämeren lohikannoissa. *RKTL:n työraportteja* 41/2014. 24 s.
- Vuorinen, P. J., Kiviranta, H., Koistinen, J., Pöyhönen, O., Ikonen, E. & Keinänen, M. 2014b. Organohalogen concentrations and feeding status in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) of the Baltic Sea during the spawning run. *Science of the Total Environment* 468-469: 449–456.
- Vähä, V., Romakkaniemi, A., Pulkkinen, K., Ankkuriniemi, M., Keinänen, M., Lilja, J. & Leminen, M. 2014. Lohi- ja meritaimenkantojen seuranta Tornionjoen vesistössä vuonna 2013. Monitoring of the salmon and trout stocks in the Tornionjoki river system in 2013. *Riista- ja kalatalous – Tutkimuksia ja selvityksiä* 2/2014. 28 s.
- Watson, J. T., El Bushra, H., Lebo, E. J., Bwire, G., Kiyengo, J., Emukule, G., Omballa, V., Tole, J., Zuberi, M., Breiman, R. F. & Katz, M. A. 2011. Outbreak of beriberi among African Union troops in Mogadishu, Somalia. *Plos One* 6: 1–7.
- Werner, R. M., Rook, B. & Greil, R. 2006. Egg-thiamine status and occurrence of early mortality syndrome (EMS) in Atlantic salmon from the St. Marys River, Michigan. *Journal of Great Lakes Research* 32: 293–305.
- Westman, K. 2013. Lohen istutuspoikaset pitäisi merkitä. *Helsingin Sanomat* 17.4.2013.
- Westman, K. 2014. Tornionjoen lohikanta koheni myös istutuksiin. *Helsingin Sanomat* 6.7.2014.
- Wistbacka, S. & Bylund, G. 2008. Thiaminase activity of Baltic salmon prey species: a comparison of net- and predator-caught samples. *Journal of Fish Biology* 72: 787–802.

- Wistbacka, S., Heinonen, A. & Bylund, G. 2002. Thiaminase activity of gastrointestinal contents of salmon and herring from the Baltic Sea. *Journal of Fish Biology* 60: 1031–1042.
- Wolgamood, M., Hnath, J. G., Brown, S. B., Moore, K., Marcquenski, S. V., Honeyfield, D. C., Hinterkopf, J. P., Fitzsimons, J. D. & Tillitt, D. E. 2005. Temporal and spatial variation of early mortality syndrome in salmonids from Lakes Michigan and Huron. *Journal of Aquatic Animal Health* 17: 65–76.
- Woodward, B. 1994. Dietary vitamin requirements of cultured young fish, with emphasis on quantitative estimates for salmonids. *Aquaculture* 124: 133–168.



**Itella Green**

**JULKAISIJA**

**Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitos**

Viikinkaari 4

PL 2

00791 Helsinki

Puh. 0295 301 000

[www.rktl.fi](http://www.rktl.fi)