



Luonnonvara- ja biotalouden tutkimus 75/2023

Kyttyrälohi Jäämeren lohijoissa

Kirjallisuuskatsaus vieraslajin biologiaan, leviämiseen ja mahdollisiin vaikutuksiin

Panu Orell ja Jaakko Erkinaro

Luonnonvara- ja biotalouden tutkimus 75/2023

Kyttyrälohi Jäämeren lohjoissa

Kirjallisuuskatsaus vieraslajin biologiaan, leviämiseen ja mahdollisiin vaikutuksiin

Panu Orell ja Jaakko Erkinaro

Viittausohje:

Orell, P. & Erkinaro, J. 2023. Kyttyrälohi Jäämeren lohjoissa : Kirjallisuuskatsaus vieraslajin biologiaan, leviämiseen ja mahdollisiin vaikutuksiin. Luonnonvara- ja biotalouden tutkimus 75/2023. Luonnonvarakeskus. Helsinki. 32 s.

Panu Orell ORCID ID, <https://orcid.org/0000-0003-4294-5048>



ISBN 978-952-380-755-6 (Painettu)

ISBN 978-952-380-756-3 (Verkkajulkaisu)

ISSN 2342-7647 (Painettu)

ISSN 2342-7639 (Verkkajulkaisu)

URN <http://urn.fi/URN:ISBN:978-952-380-756-3>

Copyright: Luonnonvarakeskus (Luke)

Kirjoittajat: Panu Orell ja Jaakko Erkinaro

Julkaisija ja kustantaja: Luonnonvarakeskus (Luke), Helsinki 2023

Julkaisu vuosi: 2023

Kannen kuva: Panu Orell

Tiivistelmä

Panu Orell ja Jaakko Erkinaro

Luonnonvarakeskus, Paavo Havaksentie 3, 90014 Oulun yliopisto

Tyyntenmeren alueelta peräisin oleva kyttyrälohi (*Oncorhynchus gorbucha*) on 1950-luvun lopulla Atlantilte tuotu vieraslaji, jonka määrä kasvoi ja levinneisyys laajeni Pohjois-Atlantin alueella merkittävästi ja äkillisesti vuodesta 2017 lähtien.

Kyttyrälohen elinkaari on käytännössä aina kaksivuotinen ja lajilla esiintyy parittomien ja parillisten vuosien kantoja, jotka eivät lisäänty keskenään. Kaikki kyttyrälohet kuolevat kudun jälkeen. Venäläiset onnistuivat kotiuttamaan Pohjois-Atlantin alueelle erityisesti parittomien vuosien kannan. Parillisten vuosien kannan runsastumisesta ei ainakaan vielä ole merkkejä.

Kyttyrälohi on Tyyntenmeren alueen runsaslukuisin ja taloudellisesti tärkein lohilaji. Sen saaliit luonnollisella levinneisyysalueella ovat viime vuosina olleet historiallisen suuria ja lajin on arvioitu hyötyvän ilmaston lämpenemisestä. Kyttyrälohelle on tyypillistä erittäin voimakkaat kannanvaihtelut sukupolvien välillä. Kannat voivat äkillisesti runsastua suuresti, mutta ne voivat myös nopeasti romahtaa hyvin pieniksi.

Kyttyrälohi on kotijokiuskollinen kala, mutta sitä pidetään kuitenkin yleisesti harhautumisherkimpänä Tyyntenmeren lohilajeista. Kyttyrälohikantojen suuresta tuotantopotentiaalista johtuen verraten pienetkin harhautumisprosentit tarkoittavat kappalemäärinä suurta joukkoa kotijokiensa ulkopuolelle hakeutuvia kaloja.

Kyttyrälohien määrän ja levinneisyyden valtava kasvu Pohjois-Atlantilla on täytynyt perustua ympäristöolosuhteiden muutoksiin, jotka ovat merkittävästi parantaneet eloonjäätymiä kaikissa elinkierron vaiheissa, sekä joessa että merellä.

Kyttyrälohikantojen kotiutumisessa Pohjois-Atlantin alueen jokiin on todennäköisesti nähty vasta jäävuoren huippu. Verrattuna lajin luonnollisen levinneisyysalueen yksilömääriin, ovat jokiin palavat kyttyrälohimäärät Pohjois-Atlantin alueella edelleen pieniä, joskin alkuperäisten lohikalakantojen kokoon verrattuna suuria.

Kyttyrälohi on kilpailukykyinen kalalaji, jolla voi olla merkittäviä vaikutuksia muiden kalalajien kantojen tilaan, mutta tutkimustietoa asiasta on niukasti. Potentiaalisesti laji voi kilpailla esimerkiksi Atlantin lohen kanssa ravinnosta ja elintilasta niin joki- kuin merivaiheessa, levittää kalatauteja sekä muuttaa jokielinympäristöjen tilaa, mm. ravinnekuormituksen kautta.

Kyttyrälohikantojen lähitulevaisuutta Pohjois-Atlantin alueella on lähes mahdoton ennustaa. Lajiin kohdistuvat laajat poistopyyntihankkeet saattavat hidastaa kantojen kasvua ja lajin leviämistä, mutta kokonaan eroon siitä ei päästä. Laji voi mahdollisesti levitä myös Itämereen laskeviin jokiin.

Asiasanat: Vieraslaji, kyttyrälohi, lohi, Tenojoki, istutus, poistopyynti

Sisällys

1. Johdanto	5
2. Kyttyrälohen levinneisyys ja elinkierto	6
3. Kyttyrälohi luonnollisella levinneisyysalueellaan	9
3.1. Kyttyrälohikannat ja kantojen vaihtelu.....	9
3.2. Nousukalamäärät jokialueilla.....	11
3.3. Kotijokiuskollisuus ja harhautuminen.....	12
3.4. Kyttyrälohien vaikutus muihin kalalajeihin	13
3.5. Veden laatu.....	15
4. Siirtoistutukset ja kotiutuminen uusille alueille	16
4.1. Vieraslajiksi Barentsinmerelle.....	16
4.2. Kyttyrälohikantojen räjähdys 2017–2021	17
4.3. Miksi kyttyrälohikannat ovat levinneet ja runsastuneet.....	18
5. Vieraslajin potentiaaliset vaikutukset	19
6. Kyttyrälohikantojen torjuntamahdollisuudet.....	22
7. Kyttyrälohikantojen tulevaisuusnäkymät Pohjois-Atlantilla	24
Viitteet.....	26

1. Johdanto

Tyyntenmeren alueelta peräisin oleva kyttyrälohi (*Oncorhynchus gorbucha*) on Atlantille tuotu vieraslaji, jonka määrä on kasvanut nopeasti viime vuosina Pohjois-Atlantin alueella, erityisesti Vienan- ja Barentsinmereen laskevissa joissa (Mo ym. 2018, Alekseev ym. 2019, Diaz Pauli ym. 2023). Laji istutettiin Neuvostoliiton toimesta Vienanmeren alueelle 1950-luvun lopulta lähtien, mutta kotiutuminen Atlantin jokiin ja itseään ylläpitävät, luonnossa lisääntyvät kannat saivat alkunsa myöhemmin, 1980-luvulla tehdyistä istutuksista (Gordeeva ym. 2015, Niemelä ym. 2016).

Kyttyrälohen levittäytyminen Vienanmeren alueelta länteen päin oli alkuun hidasta ja vuosittaiset kutukalamäärät varsin pieniä. Tilanne muuttui kuitenkin nopeasti vuonna 2017, jolloin kyttyrälohia tavattiin ennennäkemättömän laajalla alueella eri puolilla Pohjois-Atlantin aluetta ja selvästi runsaammin kuin koskaan aiemmin (Armstrong ym. 2018, Mo ym. 2018, Sandlund ym. 2019, Nielsen ym. 2020, Diaz Pauli ym. 2023).

Vuosina 2019 ja 2021 kyttyrälohien määrät kasvoivat edelleen ja vuonna 2021 kyttyrälohia esiintyi monissa Finnmarkin lohijoissa paljon enemmän kuin jokien alkuperäistä Atlantin lohta (Diaz Pauli ym. 2023). Teno- ja Näätämöjoella kyttyrälohien määrät nousivat kesällä 2021 useisiin kymmeneen tuhansiin kappaleisiin. Samaan aikaan Atlantin lohien kannat ovat olleet historiallisen heikolla tasolla (Tana Monitoring and Research Group 2021).

Kyttyrälohikantojen räjähdysmäinen kasvu on aiheuttanut suurta huolta lajin vaikutuksista alueen alkuperäiseen vesiluontoon, kalalajeihin ja kalastusolosuhteisiin. Erityisesti Pohjois-Norjan joilla on käynnistetty aktiivista poistopyyntiä, joissa kyttyrälohia pyritään poistamaan vesistöistä mahdollisimman paljon. Useimmiten paikallisella tasolla on organisoitu ja otettu käyttöön monenkirjavia poistomenetelmiä, esimerkiksi koko joen sulkevia pyydyksiä. Näiden toimien tehokkuus ja vaikutukset esimerkiksi seuraavan sukupolven kutukannan kokoon ovat kuitenkin toistaiseksi huonosti tutkittuja. Kasvavien kyttyrälohimäärien on arvioitu heikentävän myös lohijokien arvoa ja houkuttelevuutta kalastuskohteina, ja lohienkalastajat suhtautuvat enimmäkseen kielteisesti kyttyrälohiin lohijoissa (Guay ym. 2023).

Kyttyrälohen vaikutuksista Barentsin alueen alkuperäiseen kalalajistoon ja toisaalta lajin kantojen kasvun rajoittamismahdollisuuksista on vielä varsin niukasti tutkimustietoa (ks. Alekseev ym. 2019). Tiedonpuute vaikeuttaa niin tilannearvioiden kuin kyttyrälohikantojen hallintaan tähtäävien toimintasuunnitelmien laatimista.

Tämän raportin päätavoitteena on koota taustatietoa kyttyrälohen biologiasta, istutuksista ja levittäytymisestä Pohjois-Atlantilla. Vieraslajin mahdollisista vaikutuksista muihin kalalajeihin sekä kantojen rajoittamismahdollisuuksia arvioidaan sekä lajin luonnolliselta levinneisyysalueelta että uudelta Pohjois-Atlantin levinneisyysalueelta peräisin olevien tutkimustietojen, selvitysten ja havaintojen perusteella.

2. Kyttyrälöhen levinneisyys ja elinkierto

Kyttyrälöhi on yksi seitsemästä Tyynenmeren lohilajista (*Oncorhynchus*-suku). Se on näistä lajeista selvästi runsaslukuisin ja muodostaa merkittävimmän osuuden pohjoisen Tyynenmeren alueen lohisaaliista, niin massana kuin kappaleina mitattuna (Heard 1991, Ruggerone & Irvine 2018).

Luontaisesti kyttyrälöhta esiintyy Pohjois-Amerikan puolella keskisestä Kaliforniasta Arktiseen Kanadaan, Mackenzie joen lähistölle asti. Aasian puolella lajia tavataan Pohjois-Koreasta Siperian rannikolle, Venäjän Yana- ja Lenajoille asti (Heard 1991, Hard ym. 1996) (Kuva 1). Merkittävimmät kutujoet sijoittuvat kuitenkin selvästi kapeammalle alueelle niin Pohjois-Amerikan (leveysasteet 48–64°N) kuin Aasian (44–65°N) puolella (Heard 1991, Hard ym. 1996) (Kuva 1). Kyttyrälöhta on istutettu runsaasti myös alkuperäisen levinneisyysalueen ulkopuolelle (Groot & Margolis 1991, Karpevich ym. 1991, Quinn 2018, Radtchenko ym. 2018).



Kuva 1. Kyttyrälöhen pysyvä (punainen) ja laajin havaittu (vihreä) luontainen levinneisyysalue. Kartta pohjautuu Hard ym. (1996) julkaisuun.

Kyttyrälöhi eroaa muista Tyynenmeren lohilajeista elinkiertoiltaan; sen elinkaari on käytännössä aina kaksivuotinen (Kuva 2). Kutu tapahtuu jokien sorapohjille elo-marraskuussa joen sijainnista riippuen. Hedelmöitetty mäti hautoutuu soran sisällä syksyn-talven ajan ja poikaset nousevat soran sisältä keväällä noin 900–1000 päivästä hedelmöityksen jälkeen (Heard 1991). Pian tämän jälkeen 3–4 cm pituiset vaelluspoikaset aloittavat vaelluksen kohti merialuetta. Jokialueen sijainnista ja ympäristöolosuhteista riippuen alasvaellus ajoittuu helmikuun lopun ja elokuun puolivälin väliseen ajanjaksoon (Heard 1991). Syönnösvaellus merellä kestää reilun vuoden (12–16 kk), jonka aikana kyttyrälöhet saavuttavat noin 1–3 kg painon. Syönnösvaellus päättyy kutuvaellukseen syntymäjokiin, ja se ajoittuu pääosin heinä-elokuulle (Heard 1991). Kudun jälkeen kaikki kyttyrälöhet kuolevat (Kuva 3).



Kuva 2. Kyttyrälohen elinkierto. Yksi sukupolvi soraan lasketusta mädistä kutukaloiksi kestää aina kaksi vuotta. Piirros: Esa Holopainen.



Kuva 3. Kaikki kyttyrälohet kuolevat kudun jälkeen. Yksilöiden voimakas hajoaminen alkaa usein jo selvästi ennen kuolemaa. Kuva: Panu Orell.

Tiukasta ja käytännössä poikkeuksettomasta kaksivuotisesta elinkierrosta johtuen kyttyrälohella tavataan parillisina (even-year) ja parittomina (odd-year) vuosina kudulle nousevia kantoja, jotka eivät lisäänty keskenään (Heard 1991, Christensen ym. 2021).

Lajin luonnollisella levinneisyysalueella tavataan jokia, joihin nousee kyttyrälohia vain parillisina tai parittomina vuosina (Beacham ym. 2012), mutta toisiin jokiin kaloja nousee molemmista kannoista, eli joka vuosi (Heard 1991, Beacham ym. 2012) (Kuva 4).

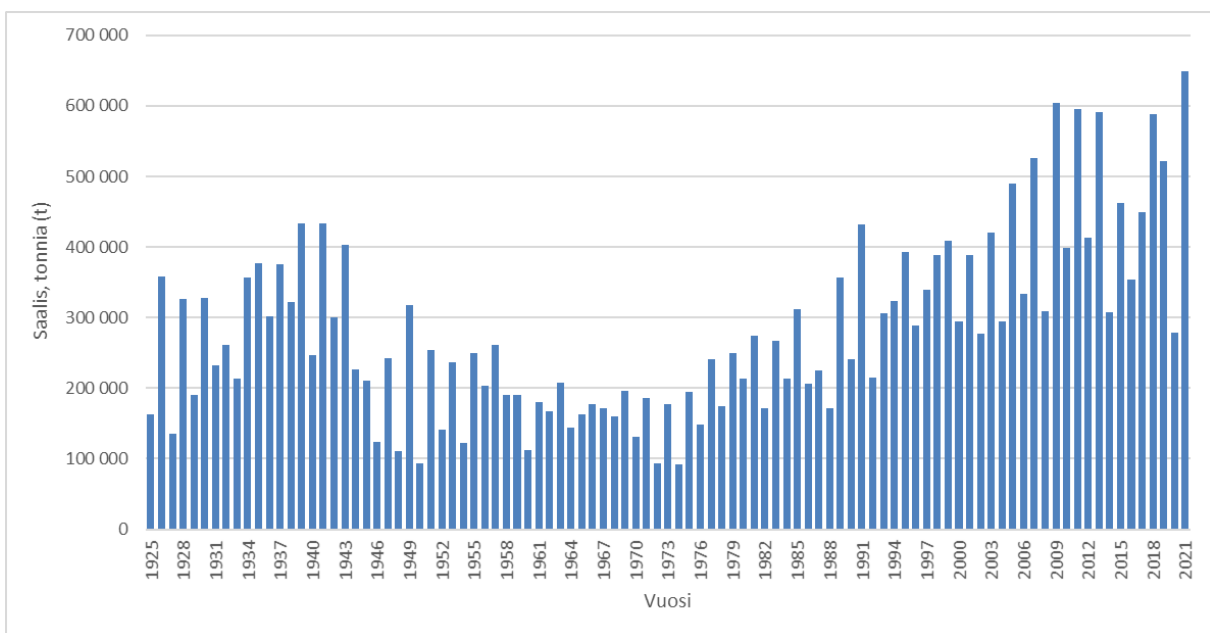
Kanta	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016	2017	2018	2019	2020	2021	2022	2023
Parillisten vuosien kanta	■		■		■		■		■		■		■	
Parittomien vuosien kanta		■		■		■		■		■		■		■
Molemmat kannat	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■

Kuva 4. Parillisten (vihreä) ja parittomien (keltainen) vuosien kyttyrälohikantojen kutuvaelluksen ajoittuminen kuvitteellisissa joissa. Viimeisellä rivillä kuvataan tilanne, jossa samassa joessa esiintyy molempia kantoja.

3. Kyttyrälohi luonnollisella levinneisyysalueellaan

Kyttyrälohi on Tyynenmeren alueen runsaslukuisin ja taloudellisesti tärkein lohilaji (Hawkings ym. 2002, Quinn 2018, NPAFC 2022). Sitä kalastetaan laajasti niin Pohjois-Amerikan kuin Aasian puoleisilla meri- ja jokialueilla. Luontaisen tuotannon lisäksi kalastusmahdollisuuksia on parannettu vuosittain toistuvilla runsailla istutuksilla, jotka viimeisen kymmenen vuoden (2012–2021) aikana ovat olleet keskimäärin yli 1,3 miljardia poikasta/vuosi (NPAFC 2022). Tyynenmeren alueen kyttyrälohisaaliit ovat viimeisen kymmenen vuoden aikana olleet keskimäärin noin 340 miljoonaa yksilöä (460 000 tonnia) vuodessa (NPAFC 2022). Vastaavaan aikaan Pohjois-Atlantin alueen (pl. Itämeri) Atlantin lohen saalis on ollut keskimäärin vain noin 1200 tonnia vuodessa (ICES 2021). Kyttyrälohisaaliit ovat siten lähes 400 kertaa Atlantin lohen saaliita suuremmat.

Kyttyrälohikannat ovat viime vuosina vahvistuneet ja saaliit kasvaneet kaikkien aikojen suurimmiksi (Ruggerone & Irvine 2018, NPAFC 2022). Vuosien 1925–2021 suurin kyttyrälohisaalis, yli 530 miljoonaa kalaa (650 000 tonnia) (Kuva 5), nostettiin vuonna 2021 (NPAFC 2022). Kantojen ja saaliiden kasvamisen arvioidaan johtuvan sekä kyttyrälohelle suotuisiksi muuttuneista ympäristöolosuhteista (Irvine & Fukuwaka 2011) että osaltaan myös pitkään jatkuneista runsaista istutuksista (Ruggerone & Irvine 2018).



Kuva 5. Tyynenmeren alueen arvioidut kyttyrälohien kokonaissaaliit (tonneja) vuosina 1925–2021. Lähde: NPAFC 2022.

3.1. Kyttyrälohikannat ja kantojen vaihtelu

Kyttyrälohelle tunnusomainen tiukan kaksivuotinen elinkiertoisykli on johtanut kahden eri kantakomponentin, parillisina ja parittomina vuosina kutemaan nousevien kantojen, syntyymiseen. Eri vuosina kutevien kantojen välillä on merkittäviä perinnöllisiä eroja, jotka ovat selvästi suurempia kuin alue- tai jokikohtaiset populaatioiden väliset erot (Hawkings ym. 2002, Golovanov ym. 2009, Beacham ym. 2012, Sato & Urawa 2017). Parillisten ja parittomien vuosien

kannat eivät käytännössä lisäänty lainkaan keskenään, eikä niiden välillä ole geenivirtaa (Beacham ym. 2012, Christensen ym. 2021).

Kantakomponenttien sisällä kyttyrälohikantojen geneettinen erilaistuminen on vähäistä verrattuna muihin Tyynenmeren lohilajeihin (Hawkings ym. 2002, Beacham ym. 2012, Christensen ym. 2021). Parillisten vuosien kannat ovat erilaistuneet geneettisesti enemmän kuin parittomien vuosien kannat (Noll ym. 2001, Hawkings ym. 2002). Toisaalta vuosien väliset geneettiset erot yhden joen kummassakin kantakomponentissa voivat olla suurempia kuin samana vuonna havaitut erot eri jokien populaatioiden välillä (Golovanov ym. 2009). Tämä voi viitata muita Tyynenmeren lohilajeja myöhäisempään kolonisaatiohistoriaan viimeisen jääkauden jälkeen (Hawkings ym. 2002) ja/tai suurempaan harhautumiseen syntymäjokiensa ulkopuolelle (Beacham ym. 2012).

Parittomien vuosien kyttyrälohikannat ovat keskimäärin runsaslukuisempia kuin parillisten vuosien kannat (Ruggerone & Nielsen 2004). Tämän eron on arvioitu vahvistuneen viime aikoina myös joissa, missä molemmat kannat esiintyvät yhdessä (Irvine ym. 2014). Parittomien vuosien kantojen suurempi koko näkyy myös Tyynenmeren alueen kyttyrälohen saalistilastoissa (Kuva 5, NPAFC 2022).

Parillisten ja parittomien vuosien kantakomponenttien vahvuudessa on toisinaan todettu tapahtuneen isoja ja äkillisiä muutoksia. Esimerkiksi Kamtšatkan niemimaan länsirannikon joissa hallitseva parittomien vuosien kanta kuihtui heikoksi ja parillisten vuosien kanta vahvistui 1980-luvulla (Bugaeu 2002). Syyksi on arvioitu ylisuuren parittomien vuosien kutukannan aiheuttama suuri poikastuotantohävikki vuonna 1983, minkä seurauksena parittomien vuosien kanta hiipui jyrkästi.

Myös Venäjän Kaukoidän Tauy-lahden kyttyrälohikannoissa tapahtui iso muutos vuosituhanen vaihteessa: parillisten vuosien kanta lähes katosi ja parittomien vuosien kanta muuttui hallitsevaksi (Golovanov 2009). Ilmiön taustalla saattoivat olla huonot meriolosuhteet parillisten vuosien kantojen poikasille vuosina 1999 ja 2001 sekä vastaavasti hyvät olosuhteet parittomien vuosien poikasille vuosina 2000 ja 2002 (Golovanov ym. 2009).

Edellä mainitut tapaukset Venäjältä kuvaavat hyvin kyttyrälohikantojen voimakasta dynamiikkaa. Erot kyttyrälohipopulaatioiden koossa vuosien välillä voivat helposti olla kertaluokan mitakaavassa (Hawkings ym. 2002). Yksinkertaisesta ja pysyvästä elinkiertomallista johtuen parillisten ja parittomien vuosien kyttyrälohikantojen lisääntyminen on aina vain yhden vuosiluokan varassa ja sen epäonnistuessa kannat saattavat lähes hävitä. Toisaalta lisääntymisen onnistuessa ja olosuhteiden suosiessa mereen vaeltaneita poikasia kyttyrälohikannat voivat kasvaa äkillisesti hyvin vahvoiksi (Quinn 2022).

Kyttyrälohikantojen tilan kehittymisen ennustaminen on osoittautunut erittäin vaikeaksi. Lajin elinkierrosta johtuen ennusteissa ei voida esimerkiksi turvautua samasta kohortista eri vuosina palaavien kalamäärien välisiin suhteisiin. Lisäksi mereen vaeltavat poikaset ovat pienestä koostaan johtuen erittäin alttiita vaihteleville ympäristöolosuhteille ja niiden selviytyminen voitaiten vaihdella suuresti ja ennustamattomasti eri vuosiluokkien välillä (Quinn 2022).

3.2. Nousukalamäärät jokialueilla

Yksittäisiin jokiin nousevien kyttyrälohien määrästä on saatavilla varsin niukasti tietoa avoimista lähteistä. Alaskan alueelta on kuitenkin ladattavissa pitkän aikavälin laskentatietoa kyttyrälohimäärästä noin 15 joen osalta (<https://www.adfg.alaska.gov/sf/FishCounts/>). Laskennat toteutetaan vuosittain poikkipatomenetelmällä, missä kalat pakotetaan uimaan pienten aukkojen läpi, jolloin ne voidaan helpohkosti laskea (Kuva 6, Fuerst 2021). Nämä laskenta-aineistot tarjoavat mahdollisuuksia tarkastella kyttyrälohikantojen kokoa ja niiden vuosien välistä vaihtelua.

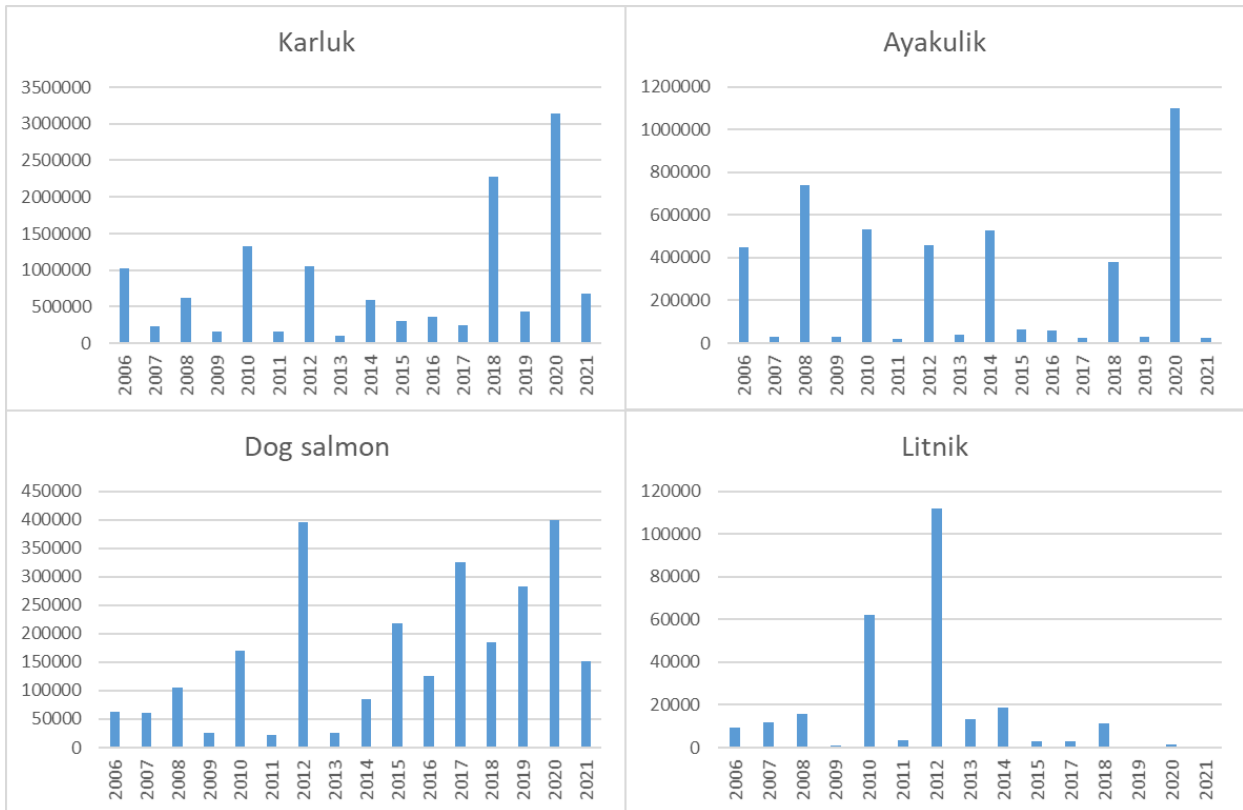
Aineistojen perusteella on selvää, että verraten pieniinkin jokiin voi nousta satoja tuhansia tai jopa useita miljoonia kyttyrälohia (Kuva 7). Esimerkiksi Karluk-järvestä alkunsa saava Karluk-joki on vain 40 km pitkä ja leveydeltään noin 100–150 metrin luokkaa, mutta sinne nousee jopa 3 000 000 kyttyrälohta vuodessa (Kuvat 6–7).

Myös alueen kyttyrälohikantojen vuosien välinen vaihtelu on suurta. Toisinaan kanta pienee äärimmäisen pieneksi, mutta palautuu jälleen huippulukuihin vain kahdessa lohisukupolvessa eli neljässä vuodessa (Kuva 7). Hyvä esimerkki kantojen vaihtelusta on Ayakulik-joki (valuma-alue n. 480 km²), jossa vahva parillisten vuosien kanta romahti vuoden 2014 reilusta 500 000 yksilöstä yhdessä sukupolvessa vain 60 000 kalaan, jonka jälkeen kanta kasvoi kahdessa sukupolvessa yli 1 000 000 lohen tasoon (Kuva 7). Dog Salmon-joella parittomien vuosien kanta oli kolme elinkiertosykliä aallonpohjassa (vain reilu 20 000 kpl) vuosina 2009–2013, mutta nousi vuodesta 2015 alkaen kymmenkertaiseksi (Kuva 7).

Vastaavasti vain kaksi kilometriä pitkällä Sashin Creek-joella Alaskassa nousevien kyttyrälohien määrä vaihteli 600–155 000 kappaleen välillä vuosina 1946–1999 (Thedinga ym. 2000).



Kuva 6. Kalojen laskenta-aita Karluk-joella Kodiakin saarella Alaskassa. Kuva: Brad Fuerst, Alaska Department of Fish and Game.



Kuva 7. Kyttyrälöhien arvioidut nousumäärät Karluk-, Ayakulik-, Dog salmon- ja Litnik-joissa vuosina 2006–2021. Joet sijaitsevat Kodiakin saarella Alaskassa. Huomaa poikkeavat mittakaavat y-akseleilla. Lähde: Alaska Department of Fish and Game, Fish count data search. Vierailtu 25.8.2022.

3.3. Kotijokiuskollisuus ja harhautuminen

Atlantin lohien tavoin Tyynenmeren lohilajit (*Oncorhynchus* sp) ovat kotijokiuskollisia, eli ne palaavat merivaellukseltaan syntymäjokeensa lisääntymään suurella tarkkuudella (Thedinga ym. 2000, Brenner ym. 2012, Quinn 2018). Kotijokeen palaaminen ei kuitenkaan ole aivan täydellistä, vaan osa kaloista harhautuu muihin jokiin (Quinn 2018). Tavallisesti harhautuminen on maksimissaan muutamien prosenttien luokkaa suhteessa kotijokeen palaaviin kaloihin (Quinn 2018 ja lähteet siinä).

Kyttyrälöhta pidetään kuitenkin yleisesti harhautumisherkimpänä Tyynenmeren lohilajeista (Quinn 1993), joskin tietoa lajin luonnonkantojen kotijokiuskollisuudesta ja harhaumista on saatavilla niukasti (Quinn 1993, Quinn 2018). Sharp ym. (1994) havaitsivat kuuden Prince William Soundin alueen luonnonkannan osalta harhautumisessa olevan suuria populaatioiden/jokien välisiä eroja. Kolmessa joessa harhautumisprosentti oli noin 10 %:n luokkaa, kun taas kolmessa muussa joessa harhautujia oli jopa 23–54 %. Vastaavasti Thedinga ym. (2000) arvioivat harhautujien osuuden olevan keskimäärin noin 5 % kahdessa Alaskan kaakkoisosan luonnonpopulaatiossa. Auke Creek-joella kyttyrälöhella ei puolestaan havaittu harhautumista viereiseen jokeen juuri lainkaan, vaan kalat palasivat hyvin tarkasti kotijokeensa (Gharret 1985). Myöhemmin Mortensen ym. (1999) arvoivat laajemmassa selvityksessään saman Auke Creek-joen kyttyrälöhien harhautumisprosentin olevan 5–10 % luokkaa. Istutettujen kyttyrälöhien on toisaalta havaittu harhailevan laajalti istutuspaikkojen ulkopuolelle sekä hakeutuvan luonnonjokiin (Quinn 1993, Brenner ym. 2012). Kyttyrälöhillä tunnetaan myös ns. ”probing” -

käyttäytymistä, jossa kalat ensin vierailevat väärässä joessa, mutta laskeutuvat ennen kutua takaisin mereen ja suuntaavat kohti kotijokeaan (Thedinga ym. 2000).

Kyttyrälöhien muita lajeja suurempaa harhautumista syntymäjokiensa ulkopuolelle tukevat myös havainnot eri jokien kyttyrälöhipopulaatioiden tavallisesti varsin vähäisestä geneettisestä erilaistumisesta (Hawkings ym. 2002, Hendry ym. 2004). Vastaavasti kyttyrälöhella on tehty useita havaintoja nopeasta kolonisaatiosta, eli levittäytymisestä uusille potentiaalisille lisääntymisalueille, niin lajin luonnollisella levinneisyysalueella kuin myös alueilla, jonne laji on ihmisen toimesta siirretty (Quinn 1993, Hawkings ym. 2002).

Kyttyrälöhen muista Tyynenmeren lohilajeista suurempaa harhautumisherkkyyttä voi selittää usea eri tekijä. Ensinnäkin kyttyrälöhi vaelttaa merelle jo ensimmäisenä kesänään pian kuoriutumisen jälkeen. On mahdollista, että niiden leimautuminen kotijokeensa jää siten muita lohilajeja heikommaksi (Quinn 2018). Kyttyrälöhety myös lisääntyvät monin paikoin jokien alaosien vuorovesialueilla ja näiden kantojen kalojen on havaittu harhautuvan herkemmin kotijokensa ulkopuolella kuin ylempänä jokialueilla kutevien populaatioiden kalojen (Sharp ym. 1994, Thedinga ym. 2000). On mahdollista, että näiden vuorovesialueella kutevien populaatioiden kalat ovat heikommin kotijokeensa leimautuneita (Thedinga ym. 2000).

Toisaalta kyttyrälöhen täsmällisestä kaksivuotisesta ja semelparisesta (lisääntyy vain kerran elämänsä aikana) elinkierrosta johtuen, laji sijoittaa ”kaikki munat yhteen koriin”, jolloin riski populaation täydellisestä häviämisestä yksittäisessä joessa on olemassa. Tätä riskiä pienentää osaltaan kutijoiden harhautuminen muihin jokiin, jolloin lisääntymisen onnistuminen ainakin jossain vesistöissä on varsin todennäköistä (Quinn 2018). On mahdollista, että kotiutumisen ja harhautumisen ovat ainakin osittain geneettisesti määräytyviä ominaisuuksia ja näissä ominaisuuksissa voi olla myös populaatioiden välisiä eroja (Quinn 2018).

Kyttyrälöhikantojen suuresta tuotantopotentiaalista johtuen verraten pienetkin harhautumisprosentit tarkoittavat kappalemäärinä usein suurta joukkoa kotijokiensa ulkopuolelle hakeutuvia kaloja. Tämä on todennäköisesti osasy kyttyrälöhien voimakkaaseen levittäytymis- ja kolonisaatiokykyyn. Eräät venäläiset tutkijat (Glubokovsky & Zhivotovsky 1986, Zhivotovsky & Glubokovsky 1989) ovat jopa esittäneet hypoteesin, että kyttyrälöhikantojen koon suuresta vaihtelusta johtuen tapahtuu ajoittaisia massaharhaantumisia muihin vesistöihin kotiutumisen tarkkuuden samanaikaisesti heikentyessä (ns. ”fluctuating stock hypothesis”). Periaatteessa tämä ilmiö voisi osaltaan selittää kyttyrälöhikantojen voimakasta ja äkillistä levittäytymistä Kuolan ja Viananmeren joista laajasti eri osiin Pohjois-Atlantia vuonna 2017.

3.4. Kyttyrälöhien vaikutus muihin kalalajeihin

Kalalajien keskinäistä tai lajinsisäistä kilpailua tunnetaan merialueella yleensä huonosti koska valtavan laaja meriympäristö tekee asian tutkimisen hyvin vaikeaksi. Atlantin lohien merivaiheen tiheydestä riippuvia vaikutuksia esimerkiksi lajinsisäiseen eloonjääntiin on yritetty selvittää, mutta tällaisia vaikutuksia ei ole havaittu (Jonsson ym. 1998). Kyttyrälöhi on Tyynen valtameren runsaslukuisin lohilaji, jonka populaatiokoot ja kokonaismäärät ovat erittäin paljon suurempia kuin Atlantin lohella. Vahvana kilpailijana tunnetun kyttyrälöhen on osoitettu aiheuttavan tietyissä olosuhteissa sekä lajien välistä, että lajin sisäistä kilpailua merivaelluksen aikana (Ruggerone & Nielsen 2004).

Kyttyrälöhikantojen vaihtelu vaikuttaa Tyynenmeren muihin lohilajeihin erityisesti merivaiheen ravintokilpailun kautta. Kyttyrälöhella on useita kilpailuetuja verrattuna muihin Tyynenmeren lohilajeihin, esimerkiksi, kyky hyödyntää laajasti ravintokohteita, tehokas fysiologinen ravinnonkäyttö sekä poikasten varhainen vaellus meren syönnösalueille. Suuri kyttyrälöhen runsaus heikentää muiden lajien käytettävissä olevia ravintovaroja, mistä seuraa muutoksia niiden ravinnonvalinnassa, kasvun ja eloonjäännin heikentymistä sekä muutoksia sukukypsyysikässä. Ruggerone ym. (2003) analysoivat yli 40 vuoden aikasarja-aineistoa Alaskan Bristol Bayn alueelta ja osoittivat, että punalöhen (*Oncorhynchus nerka*) koko ja kasvu oli kääntäen verrannollinen punalöhen nousua edeltävän vuoden kyttyrälöhikantojen kokoon merialueella. Myös kyttyrälöhen suuret istutusmäärät vaikuttavat muiden lajien luonnonkantojen tuottoon. Vuosien 2005 ja 2015 välillä Pohjois-Amerikan länsirannikon istutusten arvioitiin tuottavan noin 82 miljoonaa aikuista kyttyrälöhta, joiden arvioitiin heikentäneen länsirannikon eteläosien punalöhen kantoja noin 15 % (Connors ym. 2020).

Ilmastonmuutos tuo lisäpiirteitä lajien väliseen kilpailuun: esimerkiksi 1980-luvun alkuvuosina merkittävästi ilmastoa muuttanut El Niño -ilmiö vaikutti vahvasti sekä kyttyrälöhen, kuningaslöhen (*Oncorhynchus tshawytscha*) että niiden ravintokohteiden runsauteen. Kuningaslöhen eloonjäantiin vaikutti aiemmin eniten petojen saalistuspaine, mutta El Niño muutti lohilajien välisiä vuorovaikutussuhteita, ja pääasialliseksi eloonjäantitekijäksi vaihtui kilpailu resursseista kyttyrälöhen kanssa (Ruggerone & Goetz 2004).

Muiden lohilajien runsaus ei ilmeisesti vaikuta kyttyrälöhen kasvuun, mutta kyttyrälöhen kannan kasvu voi heikentää kyttyrälöhen kasvua (Ruggerone & Nielsen 2004). Ohlberger ym. (2022) tarkastelivat 60 vuoden aikasarja-aineistoa kyttyrälöhikannoista, istutuksista ja meriolosuhteista, ja päätyivät johtopäätökseen, jonka mukaan lisääntyneet kyttyrälöhen istutukset ovat heikentäneet kyttyrälöhen luonnonkantojen tuottavuutta. Pääasialliseksi vaikutusmekanismiksi arvioitiin rannikkoalueella, merivaelluksen alkuvaiheessa lisääntynyt kilpailu ravinnosta (Ohlberger ym. 2022). Myös Krkošekin ym. (2011) tutkimus 33 kyttyrälöhikannasta osoitti lajisäisäisen tiheydestä riippuvan vaikutuksen: populaatiosta riippuen parillisten tai parittomien vuosien kantojen vahvuus vaikutti seuraavan vuoden kutukannan populaatiokoon ravintokilpailun, tauti-infektioiden, predaation, ja elinympäristön laadun muutosten kautta.

Muiden lohilajien lisäksi kyttyrälöhöt kilpailevat myös muiden merikalalajien kanssa. Merellä syönnöstävät kyttyrälöhöt kilpailevat vaelluksen eri vaiheessa sekä pelagisten että lähempänä pohjaa elävien lajien kanssa. Alaskan lahdella tehtyjen tutkimusten mukaan nuoret kyttyrälöhöt syövät runsaasti muiden kalojen, erityisesti punasimppujen (*Sebastes sp.*), villakuoreen (*Mallotus villosus*) ja kampeloiden nuoria yksilöitä ja kilpailevat niiden kanssa myös ravintovaroista (Daly ym. 2019). Vuorovaikutus liittyy ennen kaikkea meriympäristön yleiseen tilaan ja ravintovaroihin: joinakin vuosina ravintokilpailu on muita vuosia voimakkaampaa, ja toisaalta hyvinä ravintovuosina sekä muiden kalalajien että kyttyrälöhen eloonjäanti oli parempi, kun taas huonoina vuosina kaikkien lajien eloonjäanti on heikompi (Daly ym. 2019).

Kyttyrälöhen vuorovaikutuksia muiden kalalajien kanssa makeassa vedessä on tutkittu vähemmän. Useiden Tyynen valtameren lohikalalajien on todettu syövän kyttyrälöhen munia, poikasia ja myös kuolleita kutukalojen raatoja (Ruggerone & Nielsen 2004). Kyttyrälöhi kutee muita Tyynenmeren lohilajeja aikaisemmin, joten kutualueilla kyttyrälöhi ei todennäköisesti tuhoa muiden lajien kutupesäitä, vaan pikemminkin päinvastoin. Puget Soundin (WA, USA) alueen koiralöhen (*Oncorhynchus keta*) kutukantojen kasvu vaikutti negatiivisesti samojen jokien

kytträlohikantojen kokoon (Gallagher 1979, cit. Ruggerone & Nielsen 2004). Tyynen valtameren alueelta ei löydy julkaistuja esimerkkejä kytträlohen negatiivisesta vaikutuksesta muihin kalalajeihin jokivesissä.

3.5. Veden laatu

Runsailla kytträlohi- ja punalohikannoilla saattaa pahimmillaan olla merkittäviä negatiivisia vaikutuksia veden laatuun, esimerkiksi liunneen hapen (DO) pitoisuuden ja happisaturaation osalta (Sergeant ym. 2017, Tillotson & Quinn 2017). Sergeant ym. (2017) havaitsivat DO-pitoisuuksien laskevan, kun kytträlohia oli joessa. Kytträlohien esiintymisalueen yläpuolisella jokialueella happipitoisuudet sitä vastoin säilyivät normaalilla tasolla. Pahimmat ongelmat DO-pitoisuuksille ja happisaturaatiolle aiheutuivat olosuhteissa, joissa kytträlohia oli poikkeuksellisen runsaasti ja jokien virtaamat olivat alhaisia. Esimerkiksi Alaskan Indian River -joella DO-pitoisuus laski vuonna 2013 alhaisimmillaan tasolle 1,7 mg/L ja happisaturaatio 16 %:iin, eli selvästi kuolettavan pitoisuuden alapuolelle, ja joessa havaittiin kalakuolemia (Sergeant ym. 2017).

Sergeant ym. (2017) päättelivät, että happivajeeseen liittyviä ongelmia voi esiintyä myös verraten kylmällä ilmastoalueella. Ilmastonmuutoksen arvioidaan todennäköisesti lisäävän ongelmien mahdollisuutta ja todennäköisyyttä (Sergeant ym. 2017, Tillotson & Quinn 2017). Happivajeongelmia voivat pahentaa jokien vesien virtaamien väheneminen, kun vettä johdetaan joesta muuhun käyttöön (Sergeant ym. 2017). Vastaavasti runsaat kytträlohi-istutukset saattavat johtaa epänormaalin suurin kutukantoihin, mikä voi taas osaltaan pahentaa veden laadun ongelmia kutuajoissa (Sergeant ym. 2017).

Kuollessaan kudun jälkeen kytträlohien raadot toimivat ravinteiden lähteenä joissa (Quinn 2018). Mikäli kytträlohikannat ovat runsaat ja vastaanottava joki on pieni ja ravinnepöyhä, saattaa raatojen aiheuttama ravinnekuormitus olla huomattava. Tilanne voi johtaa yleiseen tuotannon kasvuun ja lajiyhteisömuutoksiin mm. kasvien, levien ja sinilevien osalta (VKM 2020). Vastaavasti myös selkärangattomien lajien määrät ja biomassat voivat kasvaa merkittävästi ja johtaa myös niitä ravintonaan käyttävien kalojen kasvun kiihtymiseen (VKM 2020).

4. Siirtoistutukset ja kotiutuminen uusille alueille

Kyttyrälöhia on historiallisesti siirtoistutettu runsaasti niin lajin luonnollisen levinneisyysalueen sisällä kuin sen ulkopuolellekin (Lear 1975, Heard 1991, Gordeeva 2015). Luonnollisella levinneisyysalueella siirtoistutuksilla on tavallisimmin pyritty kotiuttamaan joko parillisten tai parittomien vuosien kanta sellaisille alueille, joissa luontaisesti esiintyy vain toista kantaa (Heard 1991). Alkuperäisen levinneisyysalueen ulkopuolelle tehdyillä siirtoistutuksilla on puolestaan tavoiteltu lajin kotiuttamista uusille alueille etenkin kalastusmahdollisuuksien parantamiseksi (Lear 1975, Heard 1991, Gordeeva ym. 2015).

Valtaosa toteutetuista siirtoistutuksista niin lajin luonnollisella levinneisyysalueella kuin sen ulkopuolella on osoittautunut tuloksettomiksi (Lear 1975, Heard 1991). Esimerkiksi Neuvostoliiton tekemät kyttyrälöhen siirtoistutukset Mustan-, Kaspian- ja Itämeren alueille eivät tuottaneet toivottua tulosta, eli luontaista lisääntymistä, vaikka kyttyrälöhen todettiin pystyvän syönnöstämään ja kasvamaan mm. Itämeren murtovedessä (Karpevich ym. 1991). Joissakin tapauksissa siirtoistutuksilla on saatu luonnontuotantoa käyntiin muutamiksi vuosiksi, mutta kannat hävisivät muutaman elinkiertosyklin jälkeen (Heard 1991, Quinn 2018). Luonnossa lisääntyviä kantoja on kuitenkin saatu menestyksellisesti kotiutettua mm. Pohjois-Atlantille Kuolan niemimaan jokiin (Gordeeva 2015) sekä Pohjois-Amerikan suurille järville, jonne kyttyrälöhikanta syntyi tosin vahingossa ilman määrätietoista kotiutustavoitetta (Heard 1991, Quinn 2018).

4.1. Vieraslajiksi Barentsinmerelle

Venäläiset aloittivat kyttyrälöhen kotiuttamisen Pohjois-Atlantin puolelle Kuolan niemimaan alueelle Vienanmereen ja sinne laskeviin jokiin 1950-luvulla. Kotiuttamisyrityksissä käytettiin sekä parillisten että parittomien vuosien kantoja, jotka olivat istutusten ensi vaiheessa (1956–1979) valtaosin peräisin Sahalinin saarelta (Gordeeva ym. 2015 ja viitteet siinä, Kuva 1). Tämä alue on eteläisempi ja ympäristöolosuhteiltaan selvästi leudompi verrattuna Kuolan niemimaan. Vuosittaiset mäti- ja poikasistutukset olivat runsaita ja tuottivat ajoittain varsin suuriakin kyttyrälöhisaaliita. Luonnossa lisääntyviä kantoja ei kuitenkaan syntynyt, johtuen todennäköisesti käytetyn kyttyrälöhikannan ominaisuuksista, mm. liian myöhäisestä kutuajankohdasta suhteessa Kuolan alueen olosuhteisiin sekä siitä seuranneesta mädin suuresta kuolleisuudesta. Sahalinin kannat eivät soveltuneet ja sopeutuneet uudelle elinalueelle (Gordeeva ym. 2015). Istutusten loputtua kyttyrälöhisaaliitit hiipuivat nopeasti (Zubchenko ym. 2010, Niemelä ym. 2016).

Istutukset aloitettiin uudestaan vuosina 1984–1985, jolloin käytettiin pohjoisempaa kyttyrälöhikantaa Ola-joelta Magadanin alueelta (Gordeeva ym. 2015). Uudella kotiutuskannalla saatiin Vienanmereen laskeviin jokiin syntymään nopeasti, jo yhdellä istutuskerralla, useita luonnossa lisääntyviä parittomien vuosien kantoja. Parillisten vuosien kannalla kotiutustulokset jäivät huomattavan heikoiksi, joskin nekin tuottavat pieniä kyttyrälöhimääriä yhä edelleen (Gordeeva ym. 2015). Kyttyrälöhien kotiutusistutukset lopetettiin 2000-luvun alussa (Sandlund ym. 2019).

Kyttyrälöhi levisi hiljalleen Vienanmeren puolelta myös Barentsinmereen laskeviin jokiin ja luonnossa lisääntyviä kantoja arvioitiin syntyneen Norjan Itä-Finnmarkin jokiin viimeistään 2000-luvun alkupuolella (Gjelland & Sandlund 2012, Hesthagen & Sandlund 2016); ainakin

Näätämöjoen alaosilla on nähty kutevia kyttyrälöhia 2000-luvun alkuvuosina (J. Erkinaro, oma havainto). Pienimuotoista luonnontuotantoa on mahdollisesti syntynyt samaan aikaan myös laajemmalla alueella Pohjois-Norjassa. Vieraslaji levisi Vienanmeren alueelta vähitellen myös itään, Karan mereen laskeviin jokiin (Prusov & Zubchenko, 2021).

4.2. Kyttyrälöhikantojen räjähdys 2017–2021

Norjan kyttyrälöhikantojen kehityksestä on olemassa luotettavaa ja pitkäaikaista saalisaineistoa. Näiden aineistojen perusteella parittomien vuosien kyttyrälöhikantojen koon kasvaminen ja lajin levittäytyminen oli varsin hidasta aina vuoteen 2015 asti (Mo ym. 2018, Sandlund ym. 2018, Diaz Pauli ym. 2023). Yhtäkkiä, yhden kyttyrälöhikantokauden aikana, vuosien 2015 ja 2017 välillä Norjan kyttyrälöhikannat kasvoivat monikymmenkertaisiksi ja samaan aikaan laji levisi Finnmarkin alueelta käytännössä koko Norjaan (Diaz Pauli ym. 2023). Kantojen kasvu on jatkunut myös vuoden 2017 jälkeen ja toinen merkittävä kyttyrälöhikantokohtiin Norjassa vuonna 2021 (Diaz Pauli ym. 2023). Suurimmat saaliit ja kalamäärät painottuvat edelleen Finnmarkin ja Tromssan alueelle (Diaz Pauli ym. 2023).

Tenojoella kyttyrälöhen esiintyminen on ollut samanlaista kuin muuallakin Finnmarkissa (ks. Diaz Pauli ym. 2023, Erkinaro & Orell 2022). Kyttyrälöhia on Tenolla saatu saaliiksi parittomina vuosina pääosin muutamista kymmenistä muutamiin satoihin kappaleihin ennen vuotta 2017 (Erkinaro & Orell 2022). Vuonna 2017 arvioitu saaliismäärä kasvoi yli 2000 yksilöön. Vuonna 2019 arvioitiin kaiku- ja seurannan perusteella Tenoon nousseen noin 5000 kyttyrälöhta (Tana Monitoring and Research Group 2019). Vuonna 2021 kyttyrälöhiin määrän arvioitiin kasvaneen kymmenkertaiseksi (5000 --> 50000 kpl) vuosien 2019 ja 2021 välillä (Tana Monitoring and Research Group 2021, Erkinaro & Orell 2022). Kyttyrälöhiin määrän arvioitiin olleen kesällä 2021 noin kaksinkertainen Tenon alkuperäisen lohien määrään verrattuna (Tana Monitoring and Research Group 2021).

Norjan lisäksi kyttyrälöhikantojen huima kasvu vuodesta 2017 alkaen havaittiin laajasti muissakin Pohjois-Atlantin alueen osissa. Kyttyrälöhta esiintyi vuonna 2017 ja sen jälkeen aiempaa runsaammin ja selvästi laajemmalla alueella, mm. Brittein saarilla, Islannissa, Grönlannissa, Ruotsin länsirannikolla, Tanskassa, Saksassa, Hollannissa, Ranskassa ja myös joissakin Pohjois-Amerikan itärannikon joissa Newfoundlandissa, Labradorissa ja Quebecissä (Armstrong ym. 2018, ICES 2018, Millane ym. 2019, Nielsen ym. 2020). Näillä alueilla kyttyrälöhiin määrät ovat kuitenkin toistaiseksi olleet verraten pieniä, vaikka kasvu aiempaan nähden on ollut voimakasta.

Vienan meren alueelta, jonne kyttyrälöhi ensimmäisenä Atlantilla kotiutettiin, tietoa kyttyrälöhikantojen kehityksestä on saatavilla heikohkosti. Myös alkuperäisen kotiutusalueen kyttyrälöhikantojen on kuitenkin havaittu kasvaneen huomattavasti vuodesta 2015 alkaen (Efremov 2021, Prusov & Zubchenko 2021). Vuonna 2019 Vienan meren kyttyrälöhisaaliit olivat ennätystasoa (380 t) ja saatujen tietojen mukaan saaliit kasvoivat vielä merkittävästi vuonna 2021 (Prusov & Zubchenko 2021). Efremovin (2021) mukaan kyttyrälöhia esiintyi kesällä 2021 epätavallisen paljon, pelkästään Varzugajoella kyttyrälöhia jäi saaliiksi heinäkuun puoliväliin mennessä noin 270 000 kpl (380 t). Karkeiden pyyntitehoarvioiden perusteella tähän Tenojokea selvästi pienempään jokeen lienee noussut noin 500 000–1 000 000 kyttyrälöhta kesällä 2021. Näiden tietojen perusteella kyttyrälöhikannat ovat tietyissä Vienanmeren joissa jo lähestymässä lajin luonnollisella levinneisyysalueella havaittuja tasoja ja kannat ovat merkittävästi suurempia kuin mitä toistaiseksi on havaittu esim. Finnmarkin alueen joissa.

4.3. Miksi kyttyrälohikannat ovat levinneet ja runsastuneet

Kyttyrälohien määrän ja levinneisyyden valtava kasvu Pohjois-Atlantilla parittomien vuosien kannan kutuvuoden 2015 jälkeen on täytynyt perustua ympäristöolosuhteiden muutoksiin, jotka ovat merkittävästi parantaneet eloonjäätymiä kaikissa elinkierron vaiheissa, sekä makeassa että suolaisessa vedessä. Kutukantojen kasvu monin- tai monikymmenkertaiseksi ei selity muulla tavalla. Kyttyrälohen muita Tyynenmeren lohilajeja korkeampi veden lämpötilan optimi ja sietokyky (Clark ym. 2011) selittää osan kyttyrälohen sopeutumisen ja leviämiskyvystä lämpenevässä ilmastossa. Lämpenevät kevät Barentsin alueella ovat luultavasti auttaneet kyttyrälohen poikasten eloonjäätymiä vaelluksen alkuvaiheessa (Niemelä ym. 2016, VKM 2020) samoin kuin Barentsin meren lämpötilan kasvu on luultavasti ollut edullista merivaiheen eloonjäännille (mm. Pasanen ym. 2017). Ympäristöolosuhteiden tarkemmat vaikutusmekanismit ja tekijöiden väliset syy-seuraussuhteet eivät kuitenkaan ole vielä tarkemmin tiedossa. Myös luontaisella levinneisyysalueella Tyynellämerellä todettua kyttyrälohikantojen viimeaikaista kasvua on selitetty yhteydellä ilmastonmuutoksen aiheuttamiin ilmiöihin sekä meressä että jokialueilla (Irvine & Fukuwaka 2011).

Gordeevan ym. (2015) mukaan Atlantin puolelle kotiutetun parillisten vuosien kannan perinnöllinen monimuotoisuus on ollut selvästi suurempi kuin parillisten vuosien kannalla, mikä selittää merkittävän eron kantojen välisessä menestyksessä uudessa ympäristössä (ks. myös Lennox ym. 2023). Mutta miksi menestyneemmänkin kannan kehitys oli pitkään niin hidasta, ja mitkä tekijät tai niiden muutokset johtivat parittomien vuosien kannan räjähdysmäiseen kasvuun juuri vuodesta 2017 lähtien, on edelleen epäselvää. Samanlainen useampien sukupolvien hidas kehitys ja yhtäkkäinen kokonaismäärän nopea kasvu tapahtui myös Pohjois-Amerikan suuriin järviin istutetulla kyttyrälohella (Quinn 2018, Lennox ym. 2023).

On ilmeistä, että Atlantin alueelle tuotujen kyttyrälohien perinnölliset ominaisuudet poikkeavat ainakin jonkin verran alkuperäisistä Tyynenmeren populaatioista (Gordeeva ym. 2015, Gilbey ym. 2022) mutta vieraslajin monimuotoisuus on kuitenkin ilmeisen riittävä mahdollistamaan nopean sopeutumisen uusiin ympäristöihin ja niiden nopeasti muuttuviin olosuhteisiin, mikä voi edelleen vauhdittaa lajin leviämistä ja runsastumista (Lennox ym. 2023).

5. Vieraslajin potentiaaliset vaikutukset

Kyttyrälöhi on runsaslukuinen ja monella tavalla kilpailukykyinen kalalaji, jolla voi olla merkittäviäkin vaikutuksia muiden kalalajien kantojen tilaan (ks. kappale 3.4.). Vieraslajina levittäytyneen kyttyrälöhen mahdolliset vaikutukset Atlantin alueen ekosysteemeihin, kalakantoihin ja erityisesti alueen luontaisiin vaelluskalakantoihin ovat olleet keskeisiä huolenaiheita viime vuosina nopeasti muuttuneessa tilanteessa. Näistä mahdollisuuksista on Atlantin alueelta kuitenkin toistaiseksi hyvin vähän tai ei lainkaan tutkimustietoa. Monissa Atlantin alueen maissa on joko tehty tai ollaan laatimassa riskinarviointia kyttyrälöhen vaikutusten varalta (mm. VKM 2020, Bean 2022).

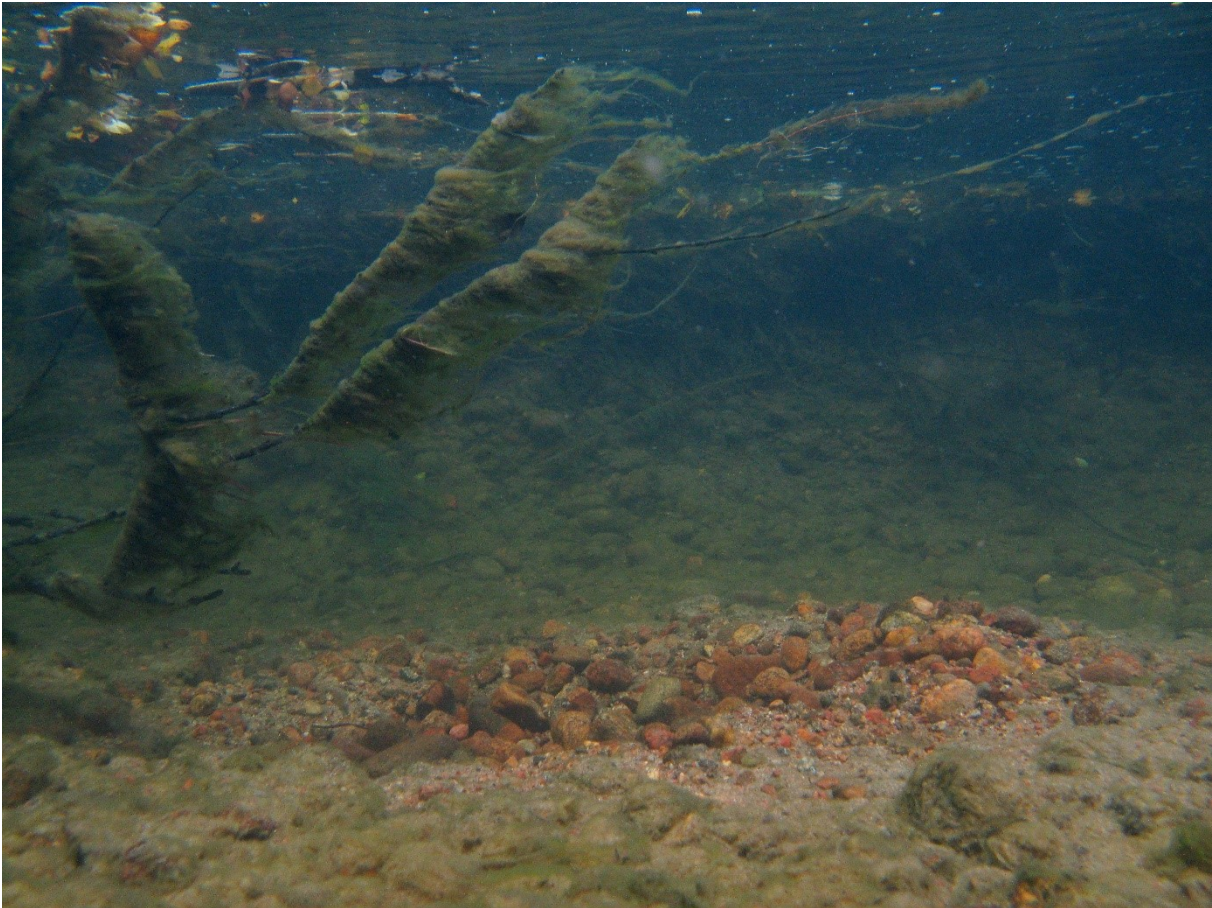
Kyttyrälöhta on esiintynyt runsaammissa määrin Atlantin alueella pisimpään Vienan meren ja Kuolan niemimaan lohijoissa Luoteis-Venäjällä. Atlantin lohikantojen tilan kehittymistä tarkastelemalla on vaikea tehdä johtopäätöksiä mahdollisista kyttyrälöhen vaikutuksista alkuperäisiin lohikantoihin (Prusov 2021), vaikka alueen lohikantojen tila onkin kääntynyt laskusuuntaan viime vuosina, samoin kuin yleisesti Pohjois-Norjassa, mukaan lukien Tenon ja Näätämojoen lohikannoissa (Tana Monitoring and Research Group 2021, Kytökorpi ym. 2023). Toisaalta on esitetty myös huolta nopeasti kasvaneiden kyttyrälöhimäärien vaikutuksesta Luoteis-Venäjän jokien ympäristön ja luontaisten kalakantojen tilaan (Efremov 2021). Valitettavasti tutkimusyhteistyö ja tietojen vaihdon mahdollisuus Venäjän suuntaan katkesi Ukrainan sodan myötä 2022.

Nopeasti Pohjois-Atlantin joissa lisääntyvän vieraslajin vaikutukset alueen alkuperäisiin kalalajeihin ja ekosysteemeihin voivat liittyä kaikkiin elinkierron vaiheisiin. Kyttyrälöhen on havaittu kutevan Kuolan ja Pohjois-Norjan joissa, myös Tenossa, huomattavasti aikaisemmin kuin Atlantin lohi (Bjerknes & Vaag 1980, Alekseev ym. 2019, Erkinaro ym. 2022, Sørvik 2022). Selvä ajallinen ero kutuajoissa on katsottu seikaksi, joka pienentää mahdollisuutta vieraslajin haittaliisiin vaikutuksiin alkuperäisissä vaelluskalannoissa (VKM 2020). Kuitenkin esimerkiksi meritaimenen ja nierjän kutuaika Barentsin alueen joissa on tyypillisesti aiemmin kuin lohella (Orell ym. 2017, VKM 2020), ja toisaalta kyttyrälöhen kudun ajankohdan on havaittu monipuolistuneen ja siirtyneen paikoin myöhemmäksi Kuolan niemimaan joissa (Efremov 2021). Kyttyrälöhen kutuaika saattaa siis ainakin joissakin tapauksissa, tai tulevaisuudessa, olla samanaikainen alkuperäisten lajien kanssa, mikä lisää riskiä sille, että kyttyrälöhet tuhoavat alkuperäisten lajien mätipesiä (Kuva 8).

Kyttyrälöhi kutee tyypillisesti hyvin matalassa (mm. Alekseev ym. 2019, Erkinaro ym. 2022) ja lähellä rantaa (Erkinaro ym. 2022), mikä erottaa niiden kutualueet Atlantin lohien kutualueista ainakin suurissa joissa, mutta pienissä joissa kutualueet voivat olla käytännössä hyvin päällekkäisiä (mm. Sørvik 2022). Lisäksi kyttyrälöhi kaivaa kalan kokoon nähden varsin syviä kutukuoppia, aina n. 30 cm syvyyteen asti (Scott & Crossman 1973, Groot & Margolis 1991) mikä edelleen lisää mahdollisuutta aiemmin kutuneen lohikalan kutupesän tuhoutumiseen.

Kuoriuduttuaan mätimunasta ja kulutettuaan ruskuaispussin ravintonsa, kyttyrälöhen poikaset suuntaavat kohti merta. Vaellus tapahtuu Barentsin alueen joissa pääosin toukokuun ja kesäkuun alun aikana (Niemelä ym. 2016, Gordeeva ym. 2015, Erkinaro & Orell, julkaisematon). Poikasten ravinnonkäytön käynnistyminen ja siihen liittyvät mahdolliset vaikutukset muihin kalalajeihin ovat osin epäselvät, mutta sekä Kuolan joista että Tenojoelta on selvää näyttöä kyttyrälöhen vaelluspoikasten aktiivisesta ravinnonotosta; niiden ravintokohteet ovat hyvin samankaltaisia kuin muidenkin keväällä aktiivisen ravinnonkäytön aloittavien nuorten

lohikalojen poikasten: eläinplanktonia, kaksisiipisten toukkia sekä muita hyönteistoukkia (Veselov ym. 2016, Erkinaro & Orell, julkaisematon). Mittakaava ratkaisee jälleen: suuri määrä vaellukselle lähteviä kyttyrälohen poikasia voi periaatteessa käyttää ravinnokseen suuren osuuden pienen sivujoen ravintovaroista, mikä voi merkittävästi heikentää alkuperäisten kalalajien poikasten ruokailumahdollisuuksia keväällä ja kevätkesällä.



Kuva 8. Taimenen kutukuoppa. Kyttyrälohen kutuaika sen uudella levinneisyysalueella on keskimäärin selvästi ennen lohen kutuaikaa, mutta taimenen kanssa kutuajankohdat voivat mennä osittain päällekkäin. Tällöin on mahdollista, että kyttyrälohet tuhoavat taimenen kutupesiä omia pesiä kaivaessaan. Kuva: Panu Orell.

Kyttyrälohista voi toisaalta olla myös hyötyä alkuperäisten lajien poikastuotannolle. Atlantin lohen poikasten on havaittu aktiivisesti syövän kyttyrälohen kutuaikana niiden mätimunia, jotka ovat energeettisesti hyönteisravintoa arvokkaampaa ravintoa (Rasputina ym. 2016, Dunlop ym. 2021a). Kyttyrälohen tuomat mereiset ravinteet voivat myös rikastuttaa karuja pohjoisia ekosysteemejä sekä joessa että sen rannoilla (Dunlop ym. 2021a, b)

Kyttyrälohen vaikutuksista muihin Atlantin kalalajeihin merivaelluksen aikana tiedetään vielä hyvin vähän, mutta Tyynellä valtamerellä suurten kyttyrälohimäärien on havaittu heikentävien joidenkin muiden kalalajien kasvua ja kantojen tilaa (ks. kappale 3.4.). Norjanmerellä ja Barentsin merellä kerätyn aineiston mukaan kyttyrälohi käyttää ravinnokseen paljolti samoja ravintokohteita kuin merellä vaeltavat lohi, meritaimen ja merinieriä, ja saattaa hyödyntää rannikkovesillä tehokkaasti merikalajien poikasparvia (Diaz Pauli ym. 2023). Edelleen runsastuessaan Atlantin alueen kyttyrälohi saattaa vaikuttaa myös merivaelluksellaan alueen alkuperäisiin kalalajeihin. Myös Pohjois-Amerikan suurille järville istutetun kyttyrälohen on

syönnösvaelluksensa aikana todettu kilpailevan vahvasti ravintovaroista muiden järvikalalajien kanssa (Heard ym. 1991).

Kutujokiin noustessaan kyttyrälohi on tyypillisesti hyvin aggressiivinen (Quinn 2018), ja myös Atlantin alueelta on havaintoja, joiden mukaan se pyrkii karkottamaan muita kalalajeja kutualueiden läheisyydestä (Sørvik 2022, E. Frøiland, julkaisematon). Etenkin pienissä joissa, missä suojausvänteet voivat olla pieniä tai niitä on niukasti, suuri määrä kutuun valmistautuvia kyttyrälohia voi aiheuttaa väistämisen tarvetta, poikkeavaa elinympäristön käyttöä ja stressiä muille kalalajeille. Tutkimustietoa kyttyrälohen ja Atlantin alueen luontaisten kalalajien vuorovaikutuksista on toistaiseksi kuitenkin hyvin niukasti. Myös kyttyrälohen levittämistä taudeista tai loisista Atlantin alueen joissa on toistaiseksi vähän tietoa, mutta tähän mennessä kyttyrälohen ei ole todettu tuoneen jokiekosysteemeihin uusia patogeenejä (VKM 2020, Ruokavirasto, julkaisematon)

6. Kyttyrälohikantojen torjuntamahdollisuudet

Vuodesta 2017 lähtien monilla Norjan lohijoilla on pyritty poistamaan kyttyrälohia erilaisin menetelmin. Tavoitteena on ollut poistaa mahdollisimman paljon kyttyrälohia sekä vaellukselta että kutuaikana, ja menetelmät ovat vaihdelleet erilaisista verkko- ja nuottapyydysistä harppuunakalastukseen sekä poikkipatoihin (Kuva 9). Poistopyyntejä on tehty enimmäkseen paikallisten järjestöjen ja vapaaehtoisten toimesta, osittain alueellisten maaherran virastojen tai Norjan ympäristöviraston (MD) rahoittamana (Frøiland 2022).

Vaikka poistopyyntiä on harjoitettu laajasti useilla Norjan joilla sekä 2017, 2019 että 2021, tämän raportin kirjoittajat eivät ole tietoisia yhteenvedosta, jossa tarkasteltaisiin näiden vuosien kokemuksia ja arvioitaisiin poistopyynnin vaikutuksia seuraavan parittoman vuoden kyttyrälohien nousumääriin. Tällaisen tiedon kerääminen poistopyyntikohteilta ja toisaalta myös sellaisilta vertailujoilta, joissa poistopyyntiä ei tehdä, olisi ensiarvoisen tärkeää poistopyyntien tehokkuuden ja merkityksen arvioimiseksi. Tieto auttaisi myös tulevien vuosien pyyntien suunnittelua ja pyyntikohteiden priorisointia. Finnmarkissa Pohjois-Norjassa on ainakin alustavasti valmisteilla kyttyrälohen poistopyyntiä noin 40 eri joella kesällä 2023 (E. Frøiland, julkaisematon).

Suurilla lohijoilla, kuten Tenolla ja Altalla merkittäviin poistopyynteihin ei ole aiemmin ryhdytty, mutta kesälle 2023 on suunniteltu Ala-Tenon sulkemista suurella poikkipadolla ja kyttyrälohien poistamista (Adolfsen ym. 2023).



Kuva 9. Kyttyrälohien pyyntiin rakennettu poikkipato toiminnassa Finnmarkin Vestre Jakobselva joella. Kuva: Jan Harald Tomassen.

Norjassa on esitetty vahvoja vaatimuksia myös rannikkokalastuksen avaamiseksi kyttyrälohen pyyntiin, jotta niitä voitaisiin poistaa mahdollisimman paljon ennen kuin ne vaeltavat jokisuille ja jokiin. Norjan lohikantojen hoidolle neuvoa antava tieteellinen neuvosto laati vastikään selvityksen kyttyrälohen pyynnin mahdollisuuksista Norjan rannikkoalueilla (Vitenskapelig råd for lakseforvaltning 2023). Raportin yhteenvetona todettiin, että kyttyrälohen rannikkokalastus merkitsee aina lohen, meritaimenen ja merinieriän joutumista sivusaaliiksi, koska lajien kookajakaumat ovat paljolti päällekkäisiä ja ne vaeltavat samoilla rannikkoalueilla samoihin aikoihin vuodesta. Selvityksen mukaan koukkuverkko ja kiilanuotta sekä pyydystävät tehokkaasti muita vaeltavia lohikaloja, että aiheuttavat niille merkittävää kuolevuutta. Kyttyrälohelle tehokkaimmaksi solmuväliksi arvioitiin 55 mm (ks. myös Bugaev 2015), mutta 55 mm ja etenkin sitä pienempi silmäkoko pyydystää erittäin tehokkaasti meritaimenta ja nieriää. Siksi 58 mm verkko voisi rannikkokalastuksessa olla jonkinlainen kompromissi, koska se pyydystää hyvin kyttyrälöhta, ja vaikka lohen pyydystettävyyys hieman kasvaa verrattuna 55 mm solmuväliin, taimenen ja nieriän pyydystettävyyys heikkenee merkittävästi. Selvityksessä kuitenkin todetaan, että myös 58 mm verkko tuottaa huomattavan määrän sivusaalista. Selvityksen tuloksista huolimatta Norjassa valmistellaan kyttyrälohen poistopyynnin avaamista rannikkoalueilla kesällä 2023.

Teno- ja Näättämojoen Suomen puoleisilla osilla kyttyrälöhen torjuntatoimet ovat pitkälti riippuvaisia siitä minkälaisia toimenpiteitä tehdään jokien alajuoksilla, Norjan puolella. Tenojoella on suunniteltu täydentäviksi pyyntikeinoiksi mm. ajoverkkopyyntiä, jossa kyttyrälöhia pyydetään niiden kutualueilta heinä-elokuussa, sekä kohdennettua nuottapyyntiä kyttyrälöhen nousuaikana tunnetuilla kyttyrälöhen vaellusalueilla. Nämä menetelmät eivät todennäköisesti tulisi parhaimmillaankaan olemaan riittävän tehokkaita yksinään, vaan vaativat muita pyyntimenetelmiä tuekseen, esim. poikkipatopyyntiä, mikäli tavoitteena on kyttyrälöhen poistaminen kokonaan tai merkittävä vähentäminen Tenojoen mittakaavassa.

7. Kyttyrölohikantojen tulevaisuusnäkymät Pohjois-Atlantilla

Vuonna 2017 alkanut kyttyrölohikantojen koon voimakas kasvu Pohjois-Atlantilla antaa vahvoja viitteitä ympäristöolosuhteiden (mm. ilmaston lämpeneminen) nopeasta muuttumisesta kyttyrölohelle aiempaa paremmin soveltuviksi. Olosuhteiden parantuaessa kyttyrölohien vahva kolonisaatiokyky on alkanut realisoitua ja kannat sekä levittäytyvät laajemmalle alueelle että kasvavat kooltaan.

Kyttyrölohikantojen kotiutumisessa Pohjois-Atlantin alueen jokiin on todennäköisesti nähty vasta jäävuoren huippu. Verrattuna lajin luonnollisen levinneisyysalueen yksilömääriin, ovat jokiin palaavat kyttyrölohimäärät Pohjois-Atlantin alueella edelleen sangen pieniä, joskin alkuperäisten lohikalakantojen kokoon verrattuna suuria.

Pohjois-Atlantin kyttyrölohikannat voivat tulevaisuudessa vielä monikymmenkertaistua kooltaan ja laji voi levittäytyä edelleen länteen päin. Joitakin tietoja kyttyrölohikantojen valtavasta kasvusta on saatu jo vuodelta 2021 mm. Vienan mereen laskevalta Varzuga-joelta (Efremov 2021, ks. kappale 4.2.). Barentsinmereen laskevissa lohijoissamme, Teno- ja Näätämojoessa kyttyrölohimäärät voivat teoriassa kasvaa satoihin tuhansiin ja Tenossa kenties miljooniin yksilöihin. Tällaiset kyttyrölohimäärät vaikuttaisivat jo erittäin merkittävästi alueen jokivesien eliöyhteisöihin ja veden laatuun sekä todennäköisesti jossain määrin myös merialueen ravintoverkkoihin.

Parillisten vuosien kyttyrölohikannat ovat kotiutuneet Pohjois-Atlantin jokiin huonosti, mutta nekin voivat jossain vaiheessa alkaa vahvistua. Tällaisesta kehityskulusta ei tätä kirjoitettaessa ole kuitenkaan vielä havaintoja. On lisäksi mahdollista, että kyttyrölohen levittäytyminen ulottuu tulevaisuudessa myös Itämereen alueelle. Tästä mahdollisuudesta antavat viitteitä aiemmat kokemukset siirtoistutettujen kyttyrölohien ravinnonkäytöstä ja kasvusta Itämerellä (Karpovich ym. 1991) sekä lajin erinomainen menestys Vienan meressä ja siihen laskevissa joissa. Vienan meri on etenkin perukoiltaan Barentsin merta vähäsuolaisempaa murtovettä (Dolotov ym. 2008, Mishin & Evseenko 2016) ja laajat alueet siitä jäätyvät talvisin (Baklagin 2022), joten Itämeren olosuhteet eivät luultavasti merkittävästi eroa Vienan merestä kyttyrölohen näkökulmasta. Myös kyttyrölohen kotiutuminen Pohjois-Amerikan suurille järville (Heard 1991, Quinn 2018) kertoo lajin menestymismahdollisuuksiin vähäsuolaisissa olosuhteissa. On todennäköistä, että kyttyrölohi tulisi toimeen myös Itämeressä ja siihen laskevissa joissa, mikäli se alueelle levittäytyy esimerkiksi Atlantin alueen populaatioiden kasvaessa edelleen.

Kyttyrölohikantojen lähitulevaisuutta Pohjois-Atlantin alueella on lähes mahdoton ennustaa. Lajin kannat vaihtelevat luonnollisesti suuresti vuosien välillä ja merkittäviä romahduksia tapahtuu säännöllisesti. Tämän lisäksi Pohjois-Atlantin alueen joissa, Venäjän jokia lukuun ottamatta, pyritään erilaisilla poistopyyntitoimenpiteillä rajoittamaan kyttyrölohikantojen kasvua. Tämä toiminta saattaa osaltaan hidastaa tai jopa pysäyttää kantojen koon kasvun sekä hidastaa lajin leviämistä. Ollakseen vaikuttavaa poistopyyntien pitää kuitenkin olla tehokkaita ja jatkua pitkäaikaisesti ainakin parittomina vuosina. On syytä pitää jatkuvasti mielessä, etteivät poisto- ja rajoittamistoimet saisi aiheuttaa merkittäviä tappiota alueen jokivesien alkuperäisille kalakannoille.

Lopullisesti ja täydellisesti kyttyrälohesta ei enää päästä eroon Pohjois-Atlantin alueella, etenkin koska Venäjän joissa ei ilmeisesti pyritä rajoittamaan vieraslajin kutuvaellusta ja lisääntymistä millään tavalla. Venäjän alue tulee näin jatkossakin tuottamaan muualle Pohjois-Atlantille levittäytyviä kyttyrälohia. Mikäli etenkin Norjan poistopyyntien tulokset eivät vuosina 2023 ja 2025 anna positiivisia merkkejä kantojen kasvun ja lajin levittäytymisen hidastumisesta, on lähitulevaisuudessa syytä tarkastella uudestaan, miten kyttyräloheen tulisi suhtautua lajin uusilla elinalueilla. Helppoja ratkaisuja ei ole.

Viitteet

- Adolfson, P., Alfredsen, K., Bremset, G., Dalsnes, B., Kraabøl, M. & Lia, L. 2023. Forslag til tiltak mot pukkellaks i store vassdrag (Proposal for measures against Pink salmon in large rivers). Miljødirektoratet. Rapport M-2451, 58 s.
- Alekseev, M., Yu., T., Kachenko, A.V., Zubchenko, A.V., Shkatelov, A.P. & Nikolaev, A.M. 2019. Distribution, Spawning and the Possibility of Fishery of Introduced Pink Salmon (*Oncorhynchus gorbusha* Walbaum) in Rivers of Murmansk Oblast. *Russian Journal of Biological Invasions* 10: 109–117.
- Armstrong, J.D., Bean, C.W. & Wells, A. 2018. The Scottish invasion of pink salmon in 2017. *Journal of Fish Biology* 93: 8–11.
- Baklagin, V.N. 2022. Spatio-temporal regularities of the White Sea ice regime formation. *Advances in Oceanography and Limnology* 13(1). <https://doi.org/10.4081/aiol.2022.9849>
- Beacham, T.R., McIntosh, B., MacConnachie, C., Spilsted, B. & White, B.A. 2012. Population structure of pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) in British Columbia and Washington, determined with microsatellites. *Fishery Bulletin* 110: 242–256.
- Bean, C.W. 2022. Assessing the Risks Posed by Pink Salmon to UK Waters. p. 17–23 In: Whelan, K. & Mo, T.A. (eds.) *Pink Salmon and Red Skin Disease: Emerging Threats for Atlantic Salmon*. Atlantic Salmon Trust, Blue Book Series, no. 40. Published by: AST, Battleby, Perth, Scotland.
- Bjerknes, V. & Vaag, A.B. 1980. Migration and capture of pink salmon, *Oncorhynchus gorbuscha* Walbaum, in Finnmark, North Norway. *Journal of Fish Biology* 16: 291–297.
- Brenner, R.E., Moffitt, S.D. & Grant, W.S. 2012. Straying of hatchery salmon in Prince William Sound, Alaska. *Environmental Biology of Fishes* 94: 179–195.
- Bugaev, V.F. 2002. On pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) abundance influence on Asian sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) abundance. Kamchatka Research Institute of Fisheries and Oceanography (KamchatNIRO), Petropavlovsk-Kamchatsky, 683602, Russia. NPAFC Doc. 628. 11 p.
- Bugaev, A.V. 2015. Prespawning migrations of Pacific salmon in the Exclusive Economic Zone of Russia. Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO, 2014. 416 p. (In Russian).
- Christensen, K.A., Rondeau, E.B., Sakhrani, D., Biagi, C.A., Johnson, H., Joshi, J., Flores, A.-M., Leelakumari, S., Moore, R., Pandoh, P.K., Withler, R.E., Beacham, T.D., Leggat, R.A., Tarpey, C.M., Seeb, L.W., Seeb, J.E., Jones, S.J.M., Devlin, R.H. & Koop, B.F. 2021. The pink salmon genome: Uncovering the genomic consequences of a two-year life cycle. *PLoS ONE* 16(12): e0255752. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0255752>
- Clark, T.D., Jeffries, K.M., Hinch, S.G. & Farrell, A.P. 2011. Exceptional aerobic scope and cardiovascular performance of pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) may underlie resilience in a warming climate. *Journal of Experimental Biology* 214: 3074–3081.

- Connors, B., Malick, M.J., Ruggerone, G.T., Rand, P., Adkison, M., Irvine, J.R., Campbell, R. & Gorman, K. 2020. Climate and competition influence sockeye salmon population dynamics across the Northeast Pacific Ocean. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 77: 943–949.
- Daly, E.A., Moss, J.H., Fergusson, E. & Brodeur, R.D. 2019. Potential for resource competition between juvenile groundfishes and salmon in the eastern Gulf of Alaska. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 165: 150–162.
- Diaz Pauli, B., Berntsen, H.H., Thorstad, E.B., Homrum, E., Lusseau, S.M., Wennevik, V. & Utne, K.R. 2023. Geographic distribution, abundance, diet, and body size of invasive pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) in the Norwegian and Barents Seas, and in Norwegian rivers. *ICES Journal of Marine Science* 80: 76–90.
- Dolotov, Y.S., Filatov, N.N., Shevchenko, V.P., Petrov, M.P., Tolstikov, A.V., Zdrovenov, R.E., Platonov, A.V., Filippov, A.S., Bushuev, K.L. & Kutcheva, I.P. 2008. Multidisciplinary Studies in Onega Bay of the White Sea and the Estuary of the Onega River during the Summer Period. *Oceanology* 48: 255–267.
- Dunlop, K., Eloranta, A.P., Schoen, E., Wipfli, M., Jensen, J.L.A., Muladal, R. & Christensen, G.N. 2021a. Evidence of energy and nutrient transfer from invasive pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) spawners to juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) and brown trout (*Salmo trutta*) in northern Norway. *Ecology of Freshwater Fish* 30: 270–283.
- Dunlop, K., Wipfli, M., Muladal, R. & Wierzbinski, G. 2021b. Terrestrial and semi-aquatic scavengers on invasive Pacific pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) carcasses in a riparian ecosystem in northern Norway. *Biological Invasions* 23: 973–979.
- Efremov, D. 2021. Features of pink salmon reproduction in rivers and its impact on native fish species. Report from an International seminar on pink salmon in The Barents Region and in Northern Europe 2021, October 27–28.2021, NIBIO Svanhovd, Norway. Abstract, p. 15.
- Erkinaro, J. & Orell, P. 2022 Pink Salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) in the Northernmost Atlantic area – with special emphasis on the River Teno/Tana, Finland/Norway. p. 8–10 Teoksessa: Whelan, K. & Mo, T.A. (toim.). Pink Salmon and Red Skin Disease: Emerging Threats for Atlantic Salmon. Atlantic Salmon Trust, Blue Book Series, no. 40. AST, Battleby, Perth, Scotland.
- Erkinaro, J., Orell, P., Pohjola, J.-P., Kytökorpi, M., Pulkkinen, H. & Kuusela, J. 2022. Development of invasive pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha* Walbaum) eggs in a large Barents Sea river. *Journal of Fish Biology* 101: 1063–1066.
- Fuerst, B.A. 2021. Kodiak Management Area weir descriptions and salmon escapement report, 2020. Alaska Department of Fish and Game, Division of Commercial Fisheries, Regional Information Report No. 4K21-04, Kodiak. 202 s.
- Frøiland, E. 2022. Pink Salmon in Norway 1. p. 11–13 In: Whelan, K. & Mo, T.A. (eds.) Pink Salmon and Red Skin Disease: Emerging Threats for Atlantic Salmon. Atlantic Salmon Trust, Blue Book Series, no. 40. Published by: AST, Battleby, Perth, Scotland.

- Gharrett, A.J. 1985. Genetic interaction of Auke Creek Hatchery pink salmon with natural spawning stocks in Auke Creek. Alaska Sea Grant Rep. 85-9, University of Alaska, Fairbanks, 40 pp.
- Gilbey, J., Soshnina, V.A., Volkov, A.A. & Zelenina, D.A. 2022. Comparative genetic variability of pink salmon from different parts of their range: native Pacific, artificially introduced White Sea and naturally invasive Atlantic Scottish rivers. *Journal of Fish Biology* 100: 549– 560.
- Gjelland, K.Ø. & Sandlund, O.T. 2012. Pukkellaks *Oncorhynchus gorbusha*. Artsdatabanken Faktaark nr. 283. 3 s.
- Glubokovsky, M.K. & Zhivotovsky, L.A. 1986. Population structures of pink salmon: of fluctuating stocks. *Soviet Journal of Marine Biology* (translated from *Biologiya Morya* 2: 39–44).
- Golovanov, I.S., Marchenko, S. L. & Pustovoit, S.P. 2009. Genetic Monitoring of Northern Sea of Okhotsk Populations of Pink Salmon (*Oncorhynchus gorbusha*). *Cytology and Genetics* 43: 379–386.
- Gordeeva, N.V., Salmenkova, E.A. & Prusov, S.V. 2015. Variability of Biological and Population Genetic Indices in Pink Salmon, *Oncorhynchus gorbusha* Transplanted into the White Sea Basin. *Journal of Ichthyology* 55: 69–76.
- Groot, C. & Margolis, L. 1991. *Pacific Salmon life histories*. Vancouver, BC: University of British Columbia Press.
- Guay, J., Lennox, R.J., Thorstad, E.B., Vollset, K.W., Stensland, S., Erkinaro, J. & Nguyen, V.M. 2023. Dislike of pink salmon leads to calls for action among anglers in Norway. *People and Nature*. Hyväksytyt.
- Hard, J.J., Kope, R.G., Grant, W.S., Waknitz, F.W., Parker, L.T. & Waples, R.S. 1996. Status review of pink salmon from Washington, Oregon, and California. NOAA Technical Memorandum NMFS-NWFSC 1996 25. 131 s.
- Hawkings, S.L., Varnavskaya, N.V., Matzak, E.A., Efremov, V.V., Guthrie, C.M., Wilmot R.L., Mayama, H., Yamazaki, F. & Gharret, A.J. 2002. Population structure of odd-broodline Asian pink salmon and its contrast to the even-broodline structure. *Journal of Fish Biology* 60: 370–388.
- Heard, W.R. 1991. Life history of pink salmon (*Oncorhynchus gorbusha*). In *Pacific Salmon Life Histories*, pp. 119–230. Ed. by C. Groot, and L. Margolis. UBC Press, Vancouver.
- Hendry, A.P., Castric, V., Kinnison, M.T. & Quinn, T.P. 2004. The evolution of philopatry and dispersal: Homing versus straying in salmonids. *Teoksessa: Hendry, A.P. & Stearns, S.C. (toim.). Evolution illuminated: Salmon and their relatives*. Oxford University Press, New York, USA. s. 52-91.
- Hesthagen, T. & Sandlund, O.T. 2016. Spredning av ferskvannsfisk i Norge. En fylkesvis oversikt og nye registreringer i 2015. NINA Rapport 1205. 54 s.

- ICES. 2018. Report of the Working Group on North Atlantic Salmon (WGNAS), 4–13 April 2018, Woods Hole, MA, USA. ICES CM 2018/ACOM:21. 386 pp.
- ICES. 2021. Working Group on North Atlantic Salmon (WGNAS). ICES Scientific Reports 3:29. 407 s.
- Irvine, J.R. & Fukuwaka, M. 2011. Pacific salmon abundance trends and climate change, ICES Journal of Marine Science 68: 1122–1130,
- Irvine, J.R., Michielsens, C.J.G., O'Brien, M., White, B.A. & Folkes, M. 2014. Increasing Dominance of Odd-Year Returning Pink Salmon. Transactions of the American Fisheries Society 143: 939–956.
- Jonsson, N., Jonsson, B. & Hansen, L.P. 1998. The relative role of density-dependent and density-independent survival in the life cycle of Atlantic salmon *Salmo salar*. Journal of Animal Ecology 67: 751–762.
- Karpevich, A.F., Agapov, V.S. & Magomedov, G.M. 1991. Acclimatization and culturing of salmonid fish – transplants. Ministry of fisheries, VNIRO: Moscow, 208 p. (Venäjäksi). Viitattu teoksessa: Radchenko, V.I., Beamish, R.J., Heard, W.R. & Temnykh, O.S. 2018. Ocean ecology of Pink Salmon. In: The ocean ecology of Pacific salmon and trout. R.J. Beamish (toim.). American Fisheries Society, Bethesda, Md. p. 15–160.
- Krkošek, M., Hilborn, R., Peterman, R.M. & Quinn, T.P. 2011. Cycles, stochasticity, and density dependence in pink salmon population dynamics. Proceedings of the Royal Society of London B 278: 2060–2068.
- Kytökorpi, M., Orell, P., Pohjola, J.-P. & Erkinaro, J. 2023. Sonar counting of the River Neidenelva salmon in 2022. Natural resources and bioeconomy studies 44/2023. Natural Resources Institute Finland. Helsinki. 23 p
- Lear, W.H. 1975. Evaluation of the transplant Pacific pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) from British Columbia to Newfoundland. Journal of the Fisheries Research Board of Canada 32: 2343–2356.
- Lennox, R.J., Berntsen, H.H., Garseth, Å.H., Hinch, S.G., Hindar, K., Ugedal, O., Utne, K.R., Vollset, K.W., Whoriskey, F.G. & Thorstad, E.B. 2023. Prospects for the future of pink salmon in three oceans: From the native Pacific to the novel Arctic and Atlantic. Fish and Fisheries. <https://doi.org/10.1111/faf.12760>
- Millane, M., Walsh, L., Roche, W.K. & Gargan, P.G. 2019. Unprecedented widespread occurrence of Pink Salmon *Oncorhynchus gorbuscha* in Ireland in 2017. Journal of Fish Biology 95: 651–654.
- Mishin, A.V. & Evseenko S.A. 2016. Distribution of the Larvae of Capelin *Mallotus villosus* and Lesser sandeel *Ammodytes marinus* in the White Sea. Journal of Ichthyology 56: 425–434.
- Mo, T.A., Thorstad, E.B., Sandlund, O.T., Berntsen, H.H., Fiske, P. & Uglem, I. 2018. The pink salmon invasion: a Norwegian perspective. Journal of Fish Biology 93: 5–7.

- Mortensen, D.G., Wertheimer, A.C., Maselko, J.M. & Taylor, S. 1999. Survival and straying of pink salmon measured using recoveries of coded-wire tags and thermally induced otolith marks. Edited by S. Hawkins. Proceedings of the Northeast Pacific Pink and Chum Workshop held in Juneau, Alaska, March 3–5, 1999.
- Nielsen, J., Rosing-Asvid, A., Meire, L. & Nygaard, R. 2020. Widespread occurrence of pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) throughout Greenland coastal waters. *Journal of Fish Biology* 96: 1505–1507.
- Niemelä, E., Johansen, N., Zubchenko, A.V., Dempson, J.B., Veselov, A. Ieshko, E.P., Barskaya, Yu., Novokhatskaya, O.V., Shulman, B.S., Länsman, M., Hassinen, E., Kuusela, J., Haantie, J., Kylmäaho, M., Kivilahti, E., Arvola K.-M. & Kalske, T.H. 2016. Pink salmon in the Barents region. With special attention to the status in the transboundary rivers Tana and Neiden, rivers in northwest Russia and in East Canada. Office of the Finnmark County Governor Department of Environmental Affairs. Report 3. 137 s.
- Noll, C., Varnavskaya, N.V., Matzak, E.A., Hawkins, S.L., Midanaya, V.V., Katugin, O.N., Russell, C., Kinan, N.M., Guthrie III, C.M., Mayama, H., Yamazaki, F., Finney, B.P. & Gharret, A.J. 2001. Analysis of contemporary genetic structure of even-broodyear populations of Asian and western Alaskan pink salmon, *Oncorhynchus gorbuscha*. *Fishery Bulletin* 99(1): 123–138.
- NPAFC. 2022. Statistics: Pacific Salmonid Catch and Hatchery Release Data. <https://npafc.org/statistics/>
- Ohlberger, J., Ward, E.J., Brenner, R.E., Hunsicker, M.E., Haught, S.B., Finnoff, D., Litzow, M.A., Schwoerer, T., Ruggerone, G.T. & Hauri, C. 2022. Non-stationary and interactive effects of climate and competition on pink salmon productivity. *Global Change Biology* 28: 2026–2040.
- Orell, P., Erkinaro, J., Kanniainen, T. & Kuusela, J. 2017. Migration behavior of sea trout (*Salmo trutta*, L.) in a large sub-arctic river system: evidence of a two-year spawning migration. Teoksessa: Harris, G.S. (toim.) *Sea trout: Science & Management*. Proceedings of 2nd International Sea Trout Symposium, October 2015, Dundalk, Ireland., s. 396–410.
- Pasanen, L., Laukkanen-Nevala, P., Launonen, I., Prusov, S., Holmström, L., Niemelä, E. & Erkinaro, J. 2017. Extraction of sea temperature in the Barents Sea by a scale space multiresolution method – prospects for Atlantic salmon. *Journal of Applied Statistics* 44: 2317–2336.
- Prusov, S.V. 2021. Atlantic salmon fisheries and status of stocks in Russia. National Report for 2020. International Council for the Exploration of the Sea. North Atlantic Salmon Working Group. Working Paper 2021/04. 13 p.
- Prusov, S.V. & Zubchenko A.V. 2021. Pink salmon in the Murmansk region. Report from an International seminar on pink salmon in The Barents Region and in Northern Europe 2021, October 27–28, 2021, NIBIO Svanhovd, Norway. Abstract, p. 20–24.
- Quinn, T.P. 1993. A review of homing and straying of wild and hatchery-produced salmon. *Fisheries Research* 18: 29–44.

- Quinn, T.P. 2018. The behavior and ecology of Pacific Salmon and Trout. American Fisheries Society, Bethesda, MD. 547 p.
- Quinn, T.P. 2022. Life history and colonization capacity of pink salmon: So simple, and yet so complex. s. 5–7. Teoksessa: Whelan, K. & Mo, T.A. (toim.). Pink Salmon and Red Skin Disease: Emerging Threats for Atlantic Salmon. Atlantic Salmon Trust, Blue Book Series, no. 40. Published by: AST, Battleby, Perth, Scotland.
- Radchenko, V.I., Beamish, R.J., Heard, W.R. & Temnykh, O.S. 2018. Ocean ecology of Pink Salmon. In The ocean ecology of Pacific salmon and trout. Edited by R.J. Beamish. American Fisheries Society, Bethesda, MD. s. 15–160.
- Rasputina, E.N., Shustov, Y.A. & Tyrkin, I.A. 2016. Eggs of pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* as additional nontraditional food of juvenile atlantic salmon *Salmo salar* in rivers of the Kola Peninsula. Russian Journal of Biological Invasions 7: 294–296.
- Ruggerone, G.T. & Nielsen, J.L. 2004. Evidence for competitive dominance of Pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) over other Salmonids in the North Pacific Ocean. Reviews in Fish Biology and Fisheries 14: 371–390.
- Ruggerone, G.T., Zimmermann, M., Myers, K.W., Nielsen, J.L. & Rogers, D.E. 2003. Competition between Asian pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) and Alaskan sockeye salmon (*O. nerka*) in the North Pacific Ocean. Fisheries Oceanography 12: 209–219.
- Ruggerone, G.T., & Goetz, F.A. 2004. Survival of Puget Sound chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) in response to climate-induced competition with pink salmon (*O. gorbuscha*). Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 61: 1756–1770.
- Ruggerone, G.T. & Irvine, J.R. 2018. Numbers and Biomass of Natural- and Hatchery-Origin Pink Salmon, Chum Salmon, and Sockeye Salmon in the North Pacific Ocean, 1925–2015. Marine and Coastal Fisheries: Dynamics, Management, and Ecosystem Science 10: 152–168.
- Sandlund, O.T., Berntsen, H.H., Fiske, P., Kuusela, J., Muladal, R., Niemelä, E., Uglem, I., Forseth, T., Mo, T.A., Thorstad, E.B., Veselov, A.E., Vollset, K.W. & Zubchenko, A.V. 2019. Pink salmon in Norway: The reluctant invader. Biological Invasions 21: 1033–1054.
- Sato, S. & Urawa, S. 2017. Genetic variation of Japanese pink salmon populations inferred from nucleotide sequence analysis of the mitochondrial DNA control region. Environmental Biology of Fishes 100: 1355–1372.
- Scott, W.B. & Crossman, E.J. 1973. Freshwater fishes of Canada. Bulletin of the Fisheries Research Board of Canada, no. 184. Ottawa, Canada.
- Sharp, D., Sharr, S., & Peckham, C. 1994. Homing and straying patterns of coded wire tagged pink salmon in Prince William Sound. Proceedings of the 16th Northeast Pacific Pink and Chum Salmon Workshop. Alaska Sea Grant Rep. 94-02. Alaska Sea Grant, Fairbanks, Alaska. pp. 77–82.
- Sergeant C.J., Bellmore J.R., McConnell, C. & Moore, J.W. 2017. High salmon density and low discharge create periodic hypoxia in coastal rivers. Ecosphere 8(6): e01846.

- Sørvik, H.E.G. 2022. Konkurransen om gyteområder mellom stedege laks (*Salmo salar*) og den invaderende arten pukkellaks (*Oncorhynchus gorbuscha*) i Kongsfjordelva. Master's Thesis, University of South-Eastern Norway, 54 pp.
- Tana Monitoring and Research Group. 2019. Status of the Tana/Teno River salmon populations in 2019. Report from the Tana Monitoring and Research Group nr 1/2019. 94 s.
- Tana Monitoring and Research Group. 2021. Status of the Tana/Teno River salmon populations in 2021. Report from the Tana Monitoring and Research Group nr 1/2021. 59 s.
- Thedinga, J.F., Wertheimer, A.C., Heintz, R.A., Maselko, J.M. & Rice, S.D. 2000. Effects of stock, coded-wire tagging, and transplant on straying of pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) in southeastern Alaska. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 57: 2076–2085.
- Tillotson, M.D. & Quinn, T.P. 2017. Climate and conspecific density trigger pre-spawning mortality in sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). *Fisheries Research* 188: 138–148.
- Veselov, A. Pavlov, D.S., Baryshev, I.A. Efremov, D.A., Potutkin, A.G. & Ruchiev, M.A. 2016. Polymorphism of Smolts of Pink Salmon *Oncorhynchus gorbuscha* in the Indera River (Kola Peninsula). *Journal of Ichthyology* Vol. 56: 738–743.
- VKM, Hindar, K. Hole, L.R. Kausrud, K., Malmstrøm, M., Rimstad, E., Robertson, L., Sandlund, O.T., Thorstad, E.B., Vollset, K.W., de Boer, H., Eldegard, K., Järnegren, J., Kirkendall, L., Måren, I., Nielsen, A., Nilsen, E.B., Rueness E. & Velle, G. 2020. Assessment of the risk to Norwegian biodiversity and aquaculture from pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*). Scientific Opinion of the Panel on Alien Organisms and Trade in Endangered Species (CITES). VKM report 2020:01, Norwegian Scientific Committee for Food and Environment (VKM), Oslo, Norway.
- Zhivotovsky, L.A. & Glubokovsky, M.K. 1989. Role of migration and selection in genetic differentiation of pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) (English translation). *Doklady Akademii Nauk SSSR* 308: 1235–1240.
- Zubchenko, A.V., Prusov, S.V. & Krylov, S.S. 2010. Status of reserves and management fishing; pink salmon in the White Sea. XI All-Russian conference with international participation. November 9–11. 2010. St. Petersburg. Polar Research Institute of Marine Fisheries and Oceanography (PINRO). p. 57–58.



**Löydät meidät
verkosta**

luke.fi

