



Luonnonvara- ja biotalouden tutkimus 46/2026

Itämeren nahkiainen

Tiedon nykytila ja tutkimustarpeet

**Riku Rinnevali, Raisa Nikula, Tapio Sutela, Panu Orell ja
Pauliina Louhi**

Luonnonvara- ja biotalouden tutkimus 46/2026

Itämeren nahkiainen

Tiedon nykytila ja tutkimustarpeet

Riku Rinnevali, Raisa Nikula, Tapio Sutela, Panu Orell ja Pauliina Louhi



Viittausohje:

Rinnevalli, R., Nikula, R., Sutela, T., Orell, P. & Louhi, P. Itämeren nahkiainen : Nykytieto ja sen tutkimustarpeet. Luonnonvara- ja biotalouden tutkimus 46/2026. Luonnonvarakeskus. Helsinki. 59 s.

Riku Rinnevali ORCID ID, <https://orcid.org/0000-0003-1654-0514>



ISBN 978-952-419-202-6 (Verkkojulkaisu)

ISSN 2342-7639 (Verkkojulkaisu)

URN <http://urn.fi/URN:ISBN:978-952-419-202-6>

Copyright: Luonnonvarakeskus (Luke)

Kirjoittajat: Riku Rinnevali, Raisa Nikula, Tapio Sutela, Panu Orell ja Pauliina Louhi

Julkaisija ja kustantaja: Luonnonvarakeskus (Luke), Helsinki 2026

Julkaisuvuosi: 2026

Kannen kuva: Ari Saura

Tiivistelmä

Riku Rinnevali¹, Raisa Nikula¹, Tapio Sutela¹, Panu Orell¹ ja Pauliina Louhi²

¹ Luonnonvarakeskus, Oulu, Paavo Havaksen tie 3, 90570 Oulu

² Luonnonvarakeskus, Tampere, Tekniikankatu 1, 33720 Tampere

Nahkiainen on ollut taloudellisesti ja kulttuurisesti tärkeä saalislaji monissa mereen laskevissa joissamme. Suurten jokien rakentaminen kavensi nahkiaiskantojen elintilaa ja muutti sen laatuja, ja lajin saaliit ovat laskeneet 1970-luvulta lähtien. Pitkään harjoitetut aikuisten nahkiaisten siirrot patojen yläpuolisille jokialueille ja viljeltyjen toukkien istutukset eivät ole palauttaneet nahkiaiskantoja hyvään tilaan. Nykyisten kannanhoitotoimenpiteiden kriittinen tarkastelu ja mahdollisten vaihtoehtoisten menetelmien arviointi ovat avainasemassa nahkiaisen ja sen kalastuksen elvyttämisessä.

Tässä kirjallisuuskatsauksessa käsittelemme nahkiaisen ekologiaa ja elinympäristövaatimuksia sekä tuomme esille, mitä nahkiaisesta ei vielä tiedetä. Uusimman tutkimustiedon perusteella Suomessa esiintyvä pikkunahkiainen ei olisi erillinen laji, vaan pikemminkin nahkiaisesta eriytyvässä oleva muoto saman lajin sisällä. Nahkiaisen elinkierron vaiheista etenkin syönnösvaellus on hyvin heikosti tunnettu, samoin kuin syyt istutuksiin perustuvien kannanhoitomethodien heikkoihin tuloksiin. Päivitämme nahkiaisen kokonaissaalis- ja ylisiirtotilastosarjat kattamaan ajanjakson vuoteen 2024 saakka ja pohdimme syitä saaliiden heikkenemiselle. Lopuksi ehdotamme toimenpiteitä nahkiaiskantojen tilan arvioinnin, seurannan ja kannanhoitomethodien tuloksellisuuden parantamiseksi.

Itämeren nahkiaisen eri joissa esiintyvien kantojen keskinäisen kytkeytyneisyyden selvittäminen perimätutkimuksin mahdollistaisi lajin kannanhoitoalueiden määrittelyn tarkoituksenmukaisimmin biologiaan perustuen ja lajin monimuotoisuutta tehokkaimmin säilyttäväksi. Itämereen vaeltavien poikasten sekä aikuisena jokiin palaavien nahkiaisten määrien nostaminen saattaisi olla mahdollista selvittämällä istutusolosuhteiden, istukkaiden kasvuympäristöjen hydrologian ja vedenlaadun sekä istukkaiden itsensä ominaisuuksien merkitystä niiden selviytymiselle luonnonolosuhteissa ja elinkierron vaiheesta toiseen. Oleellista on muodostaa kattava kokonaiskuva nahkiaisen kaikkiin elinvaiheisiin kohdistuvista haasteista ja niihin kohdistuvien kannanhoitotoimenpiteiden tuloksellisuudesta, sillä epäonnistuminen yhdessäkin elinkierron vaiheessa tarkoittaa epäonnistumista kokonaisuudessa. Tavoitteen saavuttamiseksi tulisi selvittää jokikohtaisesti, mitkä tekijät toimivat nahkiaisen eri elämänvaiheiden pahimpina pullonkauloina ja muodostaa juuri kyseisiin uhkiin kohdistuvat kannanhoitotoimenpiteet.

Asiasanat: Itämeri, kannanhoito, nahkiainen, pikkunahkiainen, vaelluskalat

Sisällys

1. Johdanto	5
2. Nahkiaislajit	6
2.1. Nahkiaisien eri muodot	6
2.1.1. Lajeja vai ekotyyppejä?	8
2.2. Merinahkiainen	10
3. Elinkierto	11
3.1. Kutuvaellus ja lisääntyminen	11
3.2. Toukkavaihe	12
3.3. Muodonmuutos ja syönnösvaellus	14
3.4. Pikkunahkiaisien elinkierto	14
4. Nahkiaisien pyynnin ja saaliiden kehitys	15
4.1. Nahkiaissaaliiden heikkenemisen syitä	20
4.1.1. Jokien patoaminen ja muu vesirakentaminen	20
4.1.2. Lyhytaikaissäännöstely	21
4.1.3. Veden laadun heikkeneminen	22
4.1.4. Ravinnon laadun vaikutus	23
5. Nahkiaiskantojen hoito	24
6. Kannanhoidon keskeiset tutkimustarpeet	26
6.1. Nahkiaisien syönnösvaellus Itämerellä	26
6.1.1. Kaupallisesta kalasaaliista tietoa nahkiaisien liikehdinnästä	26
6.1.2. eDNA avuksi esiintymisalueiden ja elinympäristönkäytön selvityksiin	27
6.1.3. Ravinnonkäytön selvittämistä vakaiden isotooppien tutkimuksella	27
6.2. Itämeren nahkiaisien populaatorakenne	29
6.2.1. Geneettiset tutkimukset ja nahkiaisten merkinnät	29
6.2.2. Genetiikka ja eDNA nahkiaisten ja pikkunahkiaisten erottelemisen apuna	30
6.3. Ylisiirtojen ja toukkaistutusten tuloksellisuus	31
6.3.1. Ylisiirtojen tuloksettomuuden syitä	32
6.3.2. Toukkaistutusten tuloksettomuuden syitä	33
6.3.3. Tutkimusehdotuksia istutusten tuloksellisuuden selvittämiseksi	34
6.4. Vaellusesteiden ohitusratkaisujen toimivuus	36
6.4.1. Kalatie- ja telemetriatutkimuksista apua ohitusratkaisujen toimivuuden selvittämiseen	37
7. Suosituksia ja jatkotutkimustarpeita	38
Viitteet	41

1. Johdanto

Nahkiaisien (*Lampetra fluviatilis*) pyytäminen on historiallisesti ollut tärkeä elinkeino lähes kaikissa Itämereen laskevissa joissamme. Jokien rakentaminen ihmisen tarpeisiin, ensin perkaamalla niitä tukinuittoa varten ja myöhemmin patoamalla vesivoiman tuottamiseksi ja virtaamien säätelemiseksi, on muuttanut nahkiaisien elinympäristöjä niin voimakkaasti, että Suomen rannikojokien nahkiaissaaliit kääntyivät 1970-luvulla jyrkkään laskuun. Nykyään nahkiaisen luokitellaan Suomessa silmälläpidettäväksi (Urho ym. 2019).

Nahkiaiskantoja hoidetaan mm. siirtämällä säännöllisesti suuria määriä sukkukypsiä nahkiaisia voimalaitospatojen yläpuolisille jokialueille, jonne ne eivät itse uimalla pääse. Lisäksi jokiin istutetaan kalanviljelylaitoksessa kasvatettuja poikasia eli nahkiaisien toukkia. Mittavista ja pitkään jatkuneista toimenpiteistä huolimatta tavoiteltua nahkiaiskantojen elpymistä ei ole tapahtunut. Nykyiset heikot nahkiaissaaliit eivät houkuttele harjoittamaan nahkiaisien pyyntiä, mikä uhkaa katkaista nahkiaisien pyyntiperinteet, kun nykyinen pyytäjäkunta ikääntyy eikä uusia pyytäjiä ole tarpeeksi jatkamaan nahkiaisien pyyntiperinteitä.

Luonnon monimuotoisuuden arvostus kasvaa jatkuvasti ja yhteiskunnan tavoitteena on turvata luonnon ja lajien hyvä tila. Monet pitävät virtavesiluonnon monimuotoisuuden ja vaelluskalojen luontaisen elinkierron säilymistä erittäin tärkeänä. Vaelluskalat sekä ympyräsuihin kuuluva nahkiaisen tarvitsevat elinkierronsa aikana erilaisia elinympäristöjä ja niiden välisiä vaellusyhteyksiä sekä vakaat olosuhteet mätä- ja poikasvaiheiden aikana. Elinympäristön ääri-ilmiöt, kuten kuivuus, tulvat, jään liikkumisen aiheuttama eroosio ja saastuminen, voivat aiheuttaa nahkiaiselle merkittävää vahinkoa etenkin sen varhaisten elinvaiheiden aikana.

Itämeren nahkiaisesta tutkimustietoa on saatavilla vain vähän ja päätelmät pohjautuvat usein merinahkiaista (*Petromyzon marinus*) tai Länsi- ja Keski-Euroopan nahkiaiskannoista kerättyyn tutkimustietoon. Tarkkaa tietoa Suomen rannikojokien vuosittaisista nahkiaissaaliista ei ole. Tiedot nahkiaisien kutu- ja toukkatuotantoalueiden kunnosta ja laajuudesta sekä nahkiaiskantojen tilasta yleisesti ovat puutteellisia. Näitä tietoja tarvittaisiin kuitenkin nykyisten kannanhoidotoimenpiteiden vaikuttavuuden sekä kuhunkin jokeen parhaiten sopivien kannanhoidotoimenpiteiden tunnistamiseksi. Myös nahkiaisien käytännöllinen kannanhoidoyksikkö (populaatio, populaatioiden ryhmä, yms.) tulisi määrittää, jotta Itämeren nahkiaisien elvyttämishankkeiden suunnittelu ja toteutus olisi vaikuttavaa.

Tämä kirjallisuuskatsaus keskittyy Itämeren nahkiaisien ja Suomen rannikojokiin nouseviin nahkiaiskantojen ekologiaan, elinympäristövaatimuksiin sekä nykyisin Suomessa harjoitettujen kannanhoidotoimenpiteiden tarkasteluun nykytiedon pohjalta. Raporttiin on kerätty laajasti tutkimus- ja asiantuntijatietoa saatavilla olevista lähteistä. Näiden pohjalta on lisäksi tunnistettu tietopuutteita sekä nahkiaisien elinkierron ja kantojen tilan tutkimuksiin hyödynnettävissä olevia uusia menetelmiä, joilla voitaisiin tuottaa sovelluskelpoista tietoa käytettäväksi nahkiaisien palauttamishankkeiden suunnittelussa. Työ on laadittu osana maa- ja metsätalousministeriön NOUSU-vaelluskalaohjelmaa.

2. Nahkiaislajit

Nahkiaiset (Petromyzonidae) kuuluvat leuattomien selkärankaisten yläluokkaan (Agnatha). Maailmassa on sovelletusta lajikäsityksestä riippuen 41–45 nahkiaislajia, joista yhdeksän on meriin vaeltavia ja loisivia muotoja, yhdeksän makeissa vesissä pysyviä ja loisivia muotoja, ja 23–27 makeissa vesissä pysyviä ja ei-loisivia muotoja (Quintella ym. 2021). Pohjoisen pallonpuoliskon lajit kuuluvat Petromyzonidae -heimoon ja eteläisen pallonpuoliskon lajit joko Geotriidae tai Mordaciidae -heimoon. Uhanalaisuusarviointi on tehty 33 nahkiaislajille, joista 12 on luokiteltu silmälläpidettäväksi tai tätä heikommassa tilassa olevaksi (Maitland ym. 2015).

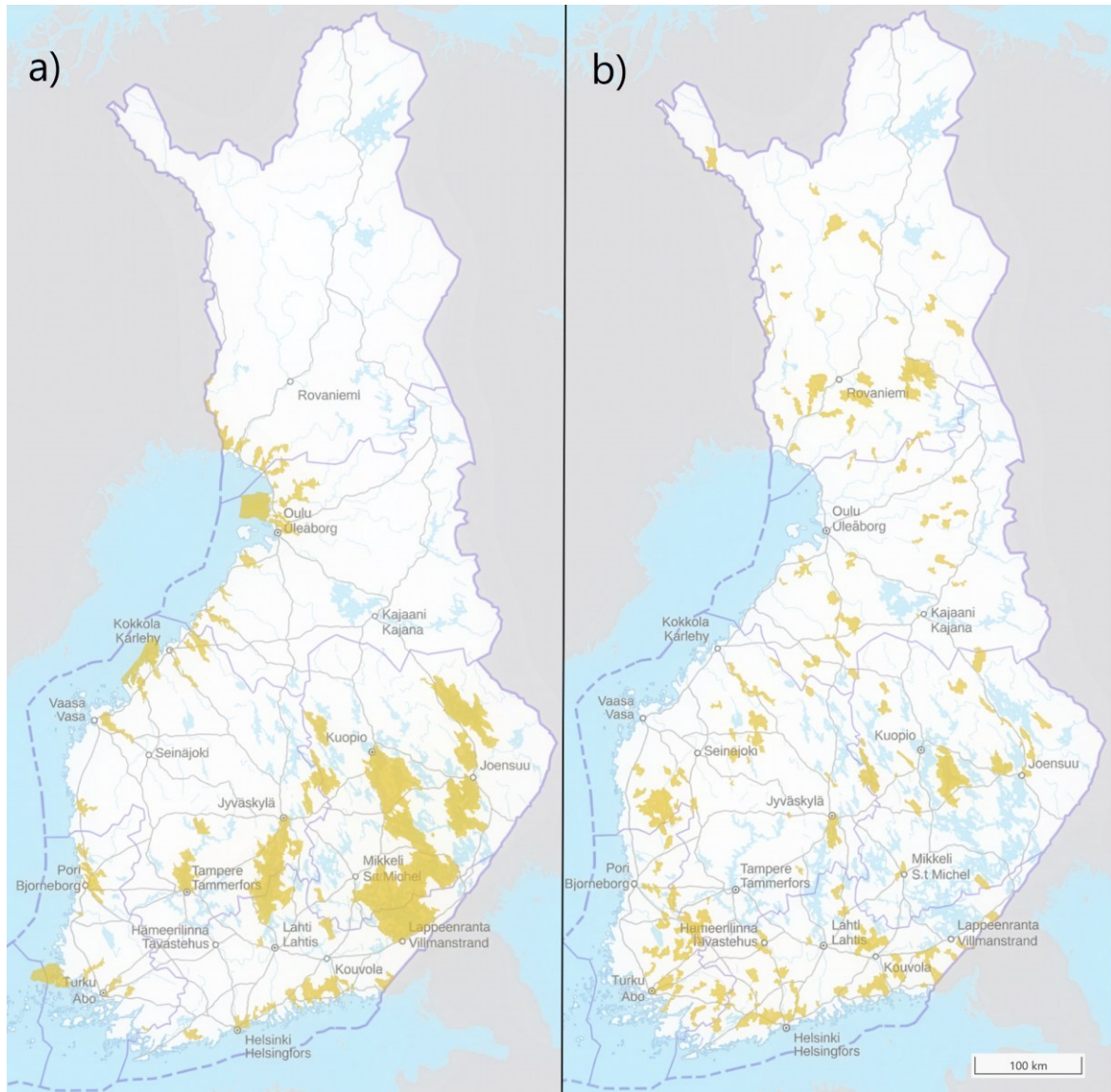
Nahkiaiset ovat varsinaisiin kaloihin verrattuna ruumiinrakenteeltaan alkeellisia: niiden ankeriasmaisesta ruumiista puuttuvat leuat sekä parilliset evät, kiduskansien sijaan silmien takana on rivissä seitsemän avointa kidusaukkoa, iholla ei ole suomuja ja luiden sijaan ruumis koostuu vahvasta ja joustavasta rustosta (Phillips & Rix 1985). Nahkiaiset tunnistetaan usein ympyrän muotoisesta imukuppimaisesta suustaan, jonka hampaiden vaihteleva määrä, koko, muoto sekä asettelu auttavat eri nahkiaislajien tunnistamisessa. Pään yläosassa sijaitsee päälaensilmä, joka erottuu vaaleana pisteenä.

Elinkiertoa on pääasiassa kahta tyyppiä: joista ja puroista suurempaan vesistöön syönnösvaeltava tyyppi ja synnyinpaikoilleen jäävä vaeltamaton tyyppi. Suomen vesissä nahkiainen ja satunnaisesti tavattava anadrominen merinahkiainen edustavat vaeltavaa tyyppiä ja pikkunahkiainen (*Lampetra planeri*) vaeltamatonta sisävesissä elävää tyyppiä (potamodrominen).

2.1. Nahkiaisien eri muodot

Vesissämme yleisimmin esiintyvää, vaeltavaa ja loisivaa nahkiaismuotoa kutsutaan nahkiaiseksi. Nahkiaisien levinneisyys kattaa koko Itämeren sekä sisävesiemme suurimmat järvet, kuten Päijänteen ja Saimaan (Luonnonvarakeskus 2026a, Kuva 1). Vaeltavaa ja loisivaa nahkiaismuotoa esiintyy sisävesissä myös ainakin Ruotsin Vänernissä ja Vätternissä (Sjöberg 2011). Nahkiaista ei esiinny Jäämereen laskevissa joissamme. Itämereen laskevista joista on historiallisesti saatu runsaita nahkiaissaaliita ja osassa joista nahkiainen on jopa ollut taloudellisesti merkittävin saalislaji (Salojärvi ym. 1981). Nykyisin runsaimmat nahkiaiskannat löytyvät Pohjanmaan, Satakunnan ja itäisen Suomenlahden joista.

Väritykseltään aikuinen nahkiainen on selkäpuolelta tummanharmaa, kyljiltään kellertävä ja vatsapuolelta vaalea, jossa on seassa tummaa pilkutusta (Kuva 2). Nahkiaisien selkäevät ovat usein erillään ja sen hampaat ovat suuret ja terävät (Maitland 2003). Suomen jokiin nouseva kutuvalmis nahkiainen on tyypillisesti 25–35 cm mittainen (Urho 2019), ja muualla Euroopassa pituus voi vaihdella 20–51 cm välillä (Mateus ym. 2016, Renaud & Cochran 2019, Medne ym. 2020).



Kuva 1. Nahkiaisien (a) ja pikkunahkiaisien (b) levinneisyys nykytiedon pohjalta Suomessa (Lähde: Luonnonvarakeskus 2026a, 2026b). Uusin tutkimustieto viittaa näiden olevan saman nahkiaislajin eri muotoja eikä siis erillisiä lajeja.



Kuva 2. Aikuinen jokeen nouseva nahkiainen. Kuva: Aki Janatuinen.

Pikkunahkiaiseksi kutsutun nahkiaismuodon levinneisyys kattaa koko Suomen rannikkojokien ja sisävesien pienet puhdasvetiset joet ja purot pohjoisinta Lappia lukuun ottamatta (Luonnonvarakeskus 2026b). Pikkunahkiaiseen ei kohdistu pyyntiä, eikä sillä ole taloudellista merkitystä. Aikuinen pikkunahkiainen on 12–16 senttimetrin mittainen eli selvästi aikuista nahkiaista lyhyempi ja ohuempi (Urho 2019), eikä sen imukuppimainen suu kasva yhtä suureksi. Aikuisen pikkunahkiaisen selkä ja kyljet ovat kellanrusehtavat ja vatsa on tasaisen vaalea (Kuva 3). Pikkunahkiaisen selkäevät sekä pyrstö ovat usein kasvaneet yhteen.



Kuva 3. Pikkunahkiainen nousemassa kudulle. Kuva: Aki Janatuinen.

Toukkavaiheessa eri nahkiaismuotoja on lähes mahdoton erottaa toisistaan, sillä niiden ulkoisten tunnusmerkkien vaihteluvälit ovat suurelta osin päällekkäiset (Gardiner 2003). Erot alkavat näkyä toukkavaiheen päättyessä, sillä muodonmuutoksen aikana pikkunahkiainen ei vaihda väriään hopeiseksi eivätkä hampaat kehity yhtä suuriksi ja teräviksi kuin nahkiaisella (Eneqvist 1937), ja muodonmuutoksen loppuvaiheessa pikkunahkiaisen sekundääriset sukelimet voivat olla jo näkyvissä.

2.1.1. Lajeja vai ekotyyppejä?

Lajipareja on muodostunut ympäri maailmaa useimmissa nahkiaistaksoneissa, mikä on osoitus nahkiaisten luontaisesta taipumuksesta sopeutua sekä loisivaan että ei-loisivaan elinstrategiaan elinympäristön mukaan. Lähes kaikkialta, mistä löytyy nahkiaisen vaeltavaa ja loisivaa muotoa, löytyy myös paikallista elämää viettävää, ei-loisivaa muotoa (Salewski 2003). Vaeltavan ja loisivan strategian etuja ovat suurempi jälkeläistuotto ja sopivien kutualueiden laajempi valikoima, kun taas paikallisen ja ei-loisivan etuja ovat pienempi saaliiksi joutumisen riski ja koko elinkierron suorittamisen mahdollisuus vaelluksitta.

Nahkiaisen ja pikkunahkiaisen taksonomiasta on käyty paljon keskustelua. Alun perin niitä pidettiin yhden lajin erilaisina ekotyyppeinä (Eneqvist 1937), minkä jälkeen käsitys kääntyi viimeisen vuosisadan aikana eri lajien tai lajiutumassa olevien alalajien puoleen. Uusin nahkiaisten koko geeniperimää hyödyntävä tutkimustieto viittaa niiden olevan saman lajin eri ympäristöihin sopeutuneita muotoja, jotka ovat eriytyneet omiksi lajeikseen (Tørresen ym. 2026). Nahkiaismuotojen elinvaiheet ovat lähes identtisiä mätimunasta sedimentissä vietettävän toukkavaiheen loppuun saakka, kunnes nahkiainen läpikäy muodonmuutoksen vaelluspoikaseksi ja lähtee syönnösvaellukselle pikkunahkiaisen jäädessä aikuistuuksaan kotipuroonsa kutemaan (Zanandrea 1959, Docker 2009, De Cahsan ym. 2020).

Nahkiaismuotojen elinstrategian vaihtelussa on huomattavaa samankaltaisuutta taimenen (*Salmo trutta*) kanssa, jolla esiintyy virtavesissä sijaitsevien lisääntymisalueiden ja meressä tai järven sisällä sijaitsevien syönnösalueiden välillä vaeltavaa muotoa, mutta myös koko elämänsä paikallisesti joessa tai purossa viettävää muotoa (esim. Elliott 1994, Huusko ym. 2017). Tietyn jokivesistön sivupuroissa paikallista elämää viettävät taimenet muistuttavat tyypillisesti perimältään läheisemmin samassa vesistössä joen ja järven/meren välillä vaeltavaa elämää viettäviä taimenia kuin naapurivesistöjen sivupuroissa paikallista elämää viettäviä taimenia (esim. Lemopoulos ym. 2018), mikä kertoo paikallista elämää viettävien kalojen polveutuneen vaeltavaa elämää viettävistä kaloista kerta toisensa jälkeen eri vesistöissä. Koeolosuhteissa vaeltavien taimenien ja ns. tammukan risteyttäminen on helppoa, ja jälkeläiset ovat hyvin elinkykyisiä (esim. Vainikka ym. 2023).

Jotkut Euroopan alueella tehdyt geneettiset tutkimukset eivät ole havainneet nahkiaisen ja pikkunahkiaisen selvää eriytymistä (esim. Espanhol ym. 2007, Rougemont ym. 2015), mutta toiset taas ovat (esim. Mateus ym. 2013, Bracken 2014, Rougemont ym. 2015, Mateus ym. 2016). Sekä maasto- (Lasne ym. 2010, Hume ym. 2013) että laboratoriokokeissa (Rougemont ym. 2015) havaittu risteytyminen ja risteymien lisääntymiskykyisyys tukevat käsitystä, että ne ovat saman lajin kaksi eri ekotyyppiä (De Chasan ym. 2020). Toisaalta loisivan ja ei-loisivan elinkiertostrategian aiheuttamat eroavaisuudet, kuten syönnösvaellukselle lähtö ja aikuisten merkittävä kokoero, voisivat olla riittävän suuria eroja perustelemaan niiden nimittämisen eri lajeiksi (Mayr 1982), vaikka niiden välillä tapahtuisikin satunnaista geenivirtaa (Noor 2002).

Ristiriitaiset ja monitulkintaiset tulokset eri vesistöissä tehdyistä genetiikkatutkimuksista voivat selittyä myös sillä, että pikkunahkiaiseksi kutsuttu, paikallista elämää viettävä nahkiaismuoto koostuukin monesta keskenään eri tasoisesti eriytyneestä evoluutiolinjasta. Paikallista elämää viettäviä pikkunahkiaispopulaatioita on eriytynyt sekä vaeltavasta nahkiaismuodosta että pikkunahkiaismuodon hiljalleen levittäytyessä uusiin vesistöihin, ja eriytymisen kestosta riippuu, miten helposti ne lisääntyvät kantamuotonsa yksilöiden kanssa. Esimerkiksi Brittein Saarilla nahkiaisilla ja pikkunahkiaisilla saadut perimätutkimustulokset sopivat tällaiseen historiaan (Bracken 2014, Jacobs ym. julkaisematon).

Nahkiaismuotojen taksonomiasta ei liene mahdollista antaa niiden koko esiintymisalueella pätevää määritelmää, sillä alueen eri osissa elävillä populaatioilla on takanaan hyvin eri pituiset kehityshistoriat: Keski- ja Etelä-Euroopassa nahkiaisilla on ollut aikaa hakeutua ja sopeutua katkeamatta erilaisiin elinympäristöihin satojen tuhansien vuosien ajan, kun taas Pohjois-Eurooppaa nykyisin asuttavien nahkiaispopulaatioiden historia ulottuu korkeintaan noin 10 000 vuoden taakse aikaan, jolloin alueen nykyiset vesistöt alkoivat muotoutua viimeisimmän jäätiköitymisvaiheen päätyttyä.

Ei ole kuitenkaan poissuljettua, etteikö Suomeen olisi voinut levitä nahkiaisen eri muotoja jääkauden jälkeen useista pidempään toisistaan eristyksissä olleista eteläisemmistä populaatioista, kuten voidaan geenituntomerkitutkimusten perusteella päätellä tapahtuneen useilla virtavesissä elävillä kalalajeilla, esimerkiksi harjuksella (*Thymallus thymallus*) (Koskinen ym. 2000), kivisimpulla (*Cottus gobio*) (Kontula & Väinölä 2001, 2004), kymmenpiikillä (*Pungitius pungitius*) (Teacher ym. 2011) ja taimenella (Lumme ym. 2005). Silloin maamme nahkiaisten monimuotoisuus ja alueellisten kantojen keskinäiset suhteet voivat olla hyvinkin moninaisia. Selvyyttä asiaan toisivat geneettiset tutkimukset, jotka kattaisivat kaikki päävesistöalueet ja molemmat nahkiaismuodot. Niiden avulla voitaisiin esimerkiksi selvittää, risteytyvätkö Fennoskandian vesistöjen nahkiainen ja pikkunahkiainen samoilla alueilla esiintyessään yhtä

monimuotoisesti kuin Keski-Euroopassa (vrt. Rougemont ym. 2015, 2021), mikä merkitys vaeltavalla nahkiaisella on pikkunahkiaisena pidettyjen paikallisten kantojen jääkaudenjälkeisessä syntyhistoriassa ja perimän monimuotoisuudessa ja ovatko ihmisen jokiin viimeisen sadan vuoden aikana rakentamat vaellusesteet ja toisaalta nahkiaisten siirtely niiden yli (Kaski & Oikarinen 2011, Uusitalo ym. 2022) vaikuttaneet nahkiaismuotojen perimän maantieteelliseen rakenteeseen.

Yhteenvedon voidaan todeta, että uusimman tutkimustiedon valossa nahkiainen ja pikkunahkiainen eivät ole varsinaisesti eri lajeja nykyisin yleisesti sovellettujen lajikäsitysten mukaan, vaan yhden lajin laajaa sopeutumiskykyä ilmentäviä muotoja.

2.2. Merinahkiainen

Merinahkiainen on Suomen vesissä satunnaisesti tavattava laji, jonka ei ole havaittu lisääntyvän jokivesissämme. Merinahkiainen on harvinainen myös eteläisellä Itämerellä rajoittuen Tanskan, Saksan, Puolan ja eteläisen Ruotsin rannikkoalueille (Thiel ym. 2009). Muiden nahkiaislajien tapaan merinahkiaisen toukkavaihe kuluu jokien pohjaan kaivautuneena ravintoa suodattaen, minkä jälkeen vaelluspoikaset vaeltavat mereen syönnösalueilleen. Merinahkiainen kasvaa nahkiaislajeista suurimmaksi saavuttaen 60–100 cm pituuden ja jopa 2,5 kg painon (Maitland 2003). Aikuisen merinahkiaisen erottaa nahkiaisesta huomattavasti suuremman kokonsa sekä hampaiden lukumäärän ja asettelun perusteella (Gardiner 2003).

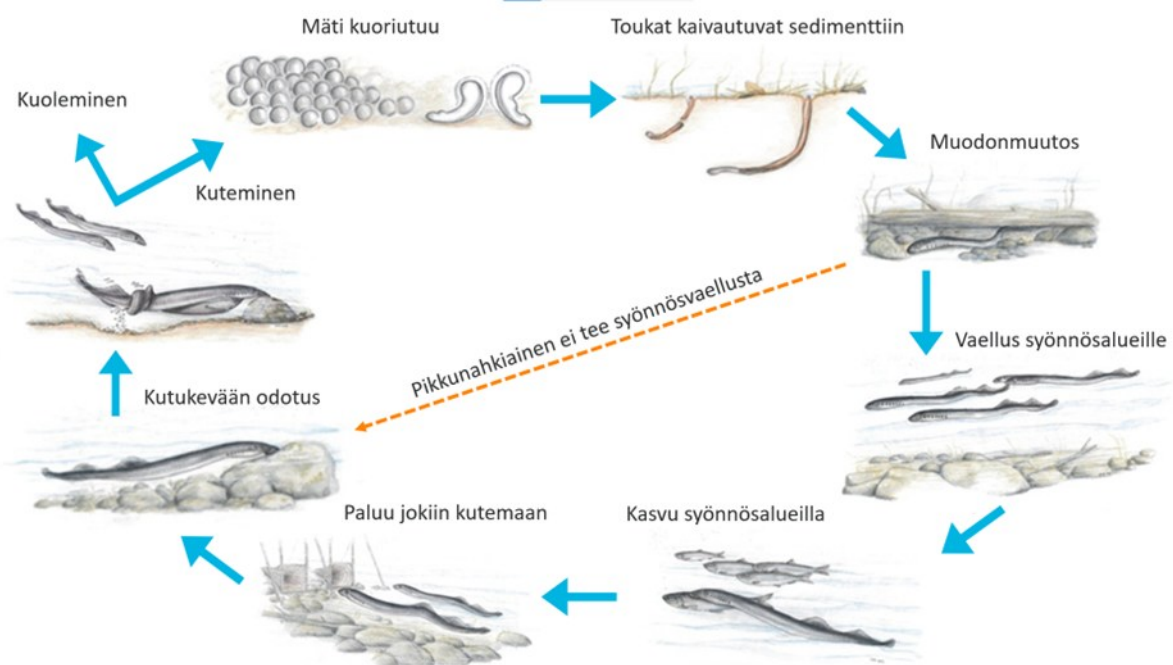
Noin 60 % nahkiaistutkimuksesta on keskittynyt merinahkiaiseen sen laajan levinneisyysalueen ja taloudellisen merkityksensä vuoksi (Docker 2015). Merinahkiaista on tutkittu etenkin Pohjois-Amerikassa, missä sitä esiintyy paikoittain paikallisia lajeja haittaavana vieraslajina.

3. Elinkierto

3.1. Kutuvaellus ja lisääntyminen

Suomen vesissä nahkiainen nousee kudulle jokiin syksyisin elo–lokakuussa ja se talvehtii jokien koski- ja niva-alueilla kevään kutuaikaan saakka (Kuva 4). Itämeren eteläisemmissä joissa, kuten Nevassa ja Niemenissä, on myös havaittu kantoja, jotka nousevat jokiin kutemaan vasta keväällä (Bartel ym. 2010). Vaikka keväistä kutuvaellusta ei ole raportoitu Suomen joista, sitä voi silti joissain määrin tapahtua.

Syksyinen kutuvaellus päättyy nahkiaisien löydettyä sopivan suojapaikan talvehtimista varten tai viimeistään veden lämpötilan laskiessa 1 °C alapuolelle (Aronsuu ym. 2015). Suurin osa nahkiaisien ruoansulatuselimistöstä on surkastunut jo ennen jokeen nousua, joten kutuvaellukselle lähtenyt nahkiainen paastoa koko loppuelämänsä.



Kuva 4. Nahkiaisien ja lajista esiintyvän pikkunahkiaismuodon elinkierto. Kuvat: Salla Kor-
kiakangas (Aronsuu 2015).

Talvehtimisen aikana nahkiainen pyrkii säästämään energiaa (Gamber & Savina 2000) ja pysymään suojapaikassaan kiinnittymällä kiven pintaan suullaan. Se voi siirtyä lyhyitä matkoja etenkin alkutalvesta esimerkiksi jään liikkeiden seurauksena tai lämpötilan ja virtauksen noustessa hetkellisesti. Nahkiaisien talvehtimispaikka sijoittuu usein jokien virta-alueiden kivenkoloihin. Hitaamman virtauksen alueilla jokien pohjat ovat usein piiloutumiseen soveltumatonta hienoa hiekkaa, hiesua tai savea. Toisaalta liian kova virtaus ja koskien matalat niska-alueet ovat haasteellisia talvehtimisalueita energiaa kuluttavan kiinnittymisen ja epävakaiden jääolosuhteiden vuoksi (Aronsuu ym. 2015).

Loppusyksyn ja talven aikana nahkiainen valmistautuu kevään kutua varten siirtämällä energiaa muista kudoksista sukurauhasiin, jolloin sen sukurauhaset kasvavat samalla kuin rasvapi-
toisuus alenee, paino putoaa ja pituus lyhenee (Moser ym. 2015a). Törrönen ja Kokko (1988)

havaittavat, että viljelylaitoksella syksystä kevääseen talvisäilytyksessä olleet nahkiaisat lyhenivät keskimäärin 11,4 %, mikä vastaa Kainuan ja Ojutkankaan (1984) sekä Heikkalan ym. (1984) mittaushavaintoja. Talvehtiminen päättyy touko-kesäkuussa veden lämmitessä, jolloin nahkiaisat alkavat liikkua kaikkina vuorokaudenaikoina etsiessään ja valmistellessaan sopivaa kuttupaikkaa.

Nahkiaisien kutualusta on usein soraa, jonka seassa on hiekkaa ja pikkukiviä (Jang & Lucas 2005, Nika & Virbickas 2010). Kutukuoppaa kaivaessaan nahkiainen käyttää pyrstöään hienonnan aineksen siirtämiseen ja suutaan isompien kivien liikuttamiseen (Aronsuu & Tertsunen 2015). Nahkiaisat kutevat tyypillisesti usean yksilön ryhmissä samassa kutukuopassa, johon myös pikkunahkiainen voi kutea, jos se osuu paikalle (Lasne ym. 2010). Kudun jälkeen nahkiaisat kuolevat todennäköisesti nälkiintymisen seurauksena (Larsen 1969, 1980).

Osa tahmeista mätimunista takertuu kutukuopan hiekkaan ja kiviin, ja osa mätimunista leviää virran mukana alavirtaan. Mätimunien leviäminen voi parantaa munien selviytymistodennäköisyyttä (Silva ym. 2015), vaikka veden mukana liikkuvien mätimunien riski joutua ravinnoksi on suurempi kuin kutukuopassa pysyvillä munilla (Gauthey ym. 2017). Kutukuopan sijainti, pohjan raekoko ja pohjanlaatu alavirrassa siis määräävät, miten suuri osa mätimunista asettuu virtausolosuhteiltaan ja suojaltaan sopivaan paikkaan (Daupagne ym. 2022). Mätimunat kehittyvät 11–12 päivän ajan ja nahkiaisien toukat kuoriutuvat niistä jokiveden lämpötilan noustessa 12–15 °C tasolle (Hardisty 2006).

3.2. Toukkavaihe

Kuoriutuessaan nahkiaisien toukat (likomadot) ovat 3–4 mm mittaisia ja väriltään kellanruskeita (Vikström 2002). Toukkien silmät, hampaat ja imukuppimainen suu eivät ole vielä kehittyneitä (Maitland 2003, Kuva 5). Alle 8–10 päivän ikäiset toukat (<7 mm) eivät pysty kaivautumaan hienoonkaan sedimenttiin, joten ne joko pysyvät sopivan koon saavuttamiseen asti kuttusoraikossa ruskuaispussiravintonsa turvin tai hakeutuvat ennalta kaivettuihin koloihin (Aronsuu & Virkkala 2014). Hieman myöhemmin toukat alkavat liikkua ensin koko ruumiin sivuttaisin liikkein ja myöhemmin nahkiaisille tyypillisin uintiliikkein (Aronsuu ja Tuohino, julkaisematon). Oletettavasti uintiliikkeiden tarkoitus on viedä toukka pois kutukuopan soran rajoista vapaaseen vesipatsaaseen, jolloin se pääsee leviämään alavirtaan kaivautumiseen sopivaan pehmeään sedimentin habitaattiin (Hardisty 1979).



Kuva 5. Nahkaisen toukkia sekä yksi muodonmuutosta läpikäyvä yksilö, jonka silmät ovat jo kehittyneet (ylhäällä keskellä). Kuva: Ari Saura.

Kun toukat ovat ruskuaisravintonsa voimin kasvaneet riittävän suuriksi ja sopiva hienojakoisen pohjamateriaalin ja hitaan virtauksen alue osuu kohdalle, ne kaivautuvat sedimentin suojaan. Toukat erittävät limaa tunnelinsa suulle, mikä vahvistaa tunnelin rakennetta ja muodostaa suojaputken petoja vastaan (Smith ym. 2012). Virtaava vesi sekä tuo toukille happea ja suodattavia ravintopartikkeleita että poistaa aineenvaihduntatuotteet (Hardisty & Potter 1971). Toukat suodattavat vettä suun monimutkaisella, mutta tehokkaalla kudusrakenteella ja limakerrostumilla, jolloin veden mukana kulkeutuvat orgaaniset partikkelit kuten levä ja eläinplankton sekä pienet selkärangattomat päätyvät toukan ravinnoksi (Moore & Mallatt 1980).

Nahkaisen toukkavaihe kestää 3–7 vuotta, minkä aikana ne kasvavat 90–150 mm mittaisiksi (Potter 1980). Toukkien kasvaessa ne siirtyvät vähitellen joen syvemmille alueille ja karkeammille pohjille (Almeida & Quintella 2002, Sugiyama & Goto 2002), ja toukkien on havaittu suosivan pimeään aikaan liikkumista todennäköisesti saalistuksen kohteeksi joutumisen välttämiseksi (Zvezdin ym. 2022). Joidenkin yksilöiden on havaittu liikkuvan päiväsaikaan, mutta nämä ovat oletettavasti poikkeuksia esimerkiksi virtausolosuhteiden äkillisistä muutoksista johtuen, kuten tulvan aiheuttamasta sedimentin ja/tai rantatörmän eroosiosta tai habitaatin äkillisestä kuivumisesta lyhytaikaissäännöstelyn seurauksena.

3.3. Muodonmuutos ja syönnösvaellus

Nahkiaisien toukkavaihe päättyy metamorfoosiin eli muodonmuutokseen, mikä vastaa monin tavoin lohikalojen smolttiutumista: nahkiaisit kokevat merkittäviä morfologisia ja fysiologisia muutoksia valmistautuakseen elinympäristön sekä ravintokohteiden vaihtumiseen. Kevättalven veden lämpötilan nousun uskotaan olevan ensisijainen metamorfoosin laukaiseva ympäristötekijä (Myllynen ym. 1997).

Nahkiaisien silmät sekä imukuppimainen suu kehittyvät ja väritys vaihtuu kellanrusehtavasta kokonaisvärityksestä hopeisiin kylkiin ja tummaan selkään (Gardiner 2003, Kucheryaviy ym. 2017). Nahkiaisien keho venyy hieman, ruoansulatuselimistö kehittyy ja osmoregulaatioon osallistuvat solukot kehittyvät (Morris 1972, Bartels & Potter 2004, Bartels ym. 2015). Hampaat ovat vielä tylppiä ja osittain kalvon peittämiä. Muodonmuutoksen juuri läpikäyneillä nahkiaisien vaelluspoikasilla sukusolut eivät ole vielä kehittyneet, eikä ulkoisia sekundäärisiä sukupuolen tunnusmerkkejä ole havaittavissa. Syönnösalueelle vaeltavien vaelluspoikasten suolistojen rakenne muuttuu ja ne ovat tyhjiä, eli varsinainen syönnöstäminen alkaa vasta jokisuulla tai joesta poistuttua (Kucheryaviy ym. 2017).

Nahkiaisien syönnösvaelluksesta ei tiedetä paljoakaan. Eteläiseltä Itämereltä vuosilta 1649–2005 kerättyjen historiallisten saalistietojen mukaan nahkiaisia on saatu lähes ainoastaan rannikkoalueilta, mikä on havaittu myös Keltti- ja Pohjanmeren alueilla (Thiel ym. 2009, Heesen ym. 2015). Havainnoista voidaan päätellä, että nahkiainen viettää suurimman osa syönnösvaelluksestaan matalissa rannikkovesissä. Nahkiaisien oletetaan viettävän meressä 1–2 vuotta, mutta mahdollisesti niillä esiintyy myös yhden kesän mittaisia vaelluksia (Maitland 2003, Aronsuu 2015). Syönnösvaelluksen aikana nahkiainen raastaa suullaan elävistä kaloista ja raadoista kudoksia ravinnokseen niihin suullaan kiinni tarrautuneena (Quintella ym. 2021) kasvaen pituudeltaan 2,5-kertaiseksi ja painoltaan 14–17 kertaiseksi (Kucheryaviy ym. 2017). Ravintokohteen vaihtamiskyvyn ansiosta aikuinen nahkiainen on sukukypsyyden saavuttaessaan ehtinyt kasvaa merkittävästi suuremmaksi ja pystyy tuottamaan enemmän sukusoluja kuin pikkunahkiainen (Björnsson ym. 2012). Nahkiaisien aiheuttamia syöntijälkiä on Suomen rannikolla havaittu ainakin silakoissa (*Clupea harengus membras*) ja turskissa (*Godus morhua*) (Tuikkala 1971, Tuunainen ym. 1980). Myös kilohaili (*Sprattus sprattus*), kuore (*Osmerus eperlanus*), lohi (*Salmo salar*), taimen ja kampela (*Platichthys flesus*) ovat mainittu nahkiaisien loisinnan kohdelajeiksi (Hardisty 1986).

3.4. Pikkunahkiaisien elinkierto

Pikkunahkiaisien elinkierto on mätimunän hedelmöitymisestä alkaen identtinen nahkiaisien kanssa, kunnes toukkien muodonmuutos alkaa (Eneqvist 1937). Siinä missä nahkiaisien muodonmuutos valmistaa sen syönnösvaellusta varten, pikkunahkiainen jättää syönnösvaiheen välistä, muuttaa muotoaan vaelluspoikasen sijaan suoraan aikuiseksi ja alkaa valmistautumaan kutua varten (Maitland 1980, Kuva 4). Pikkunahkiaisien hakeutumista synnyinpaikalleen ei ole varsinaisesti tutkittu, mutta kutuvalmiiden aikuisten oletetaan vaeltavan arviolta 2–5 km matkan lähimmälle ylävirran sopivalle kutupaikalle, joka läheisen sijaintinsa vuoksi lienee usein sama alue, missä ne kuoriutuivat (Hardisty & Potter 1971, Malmqvist 1980, Maitland 2003).

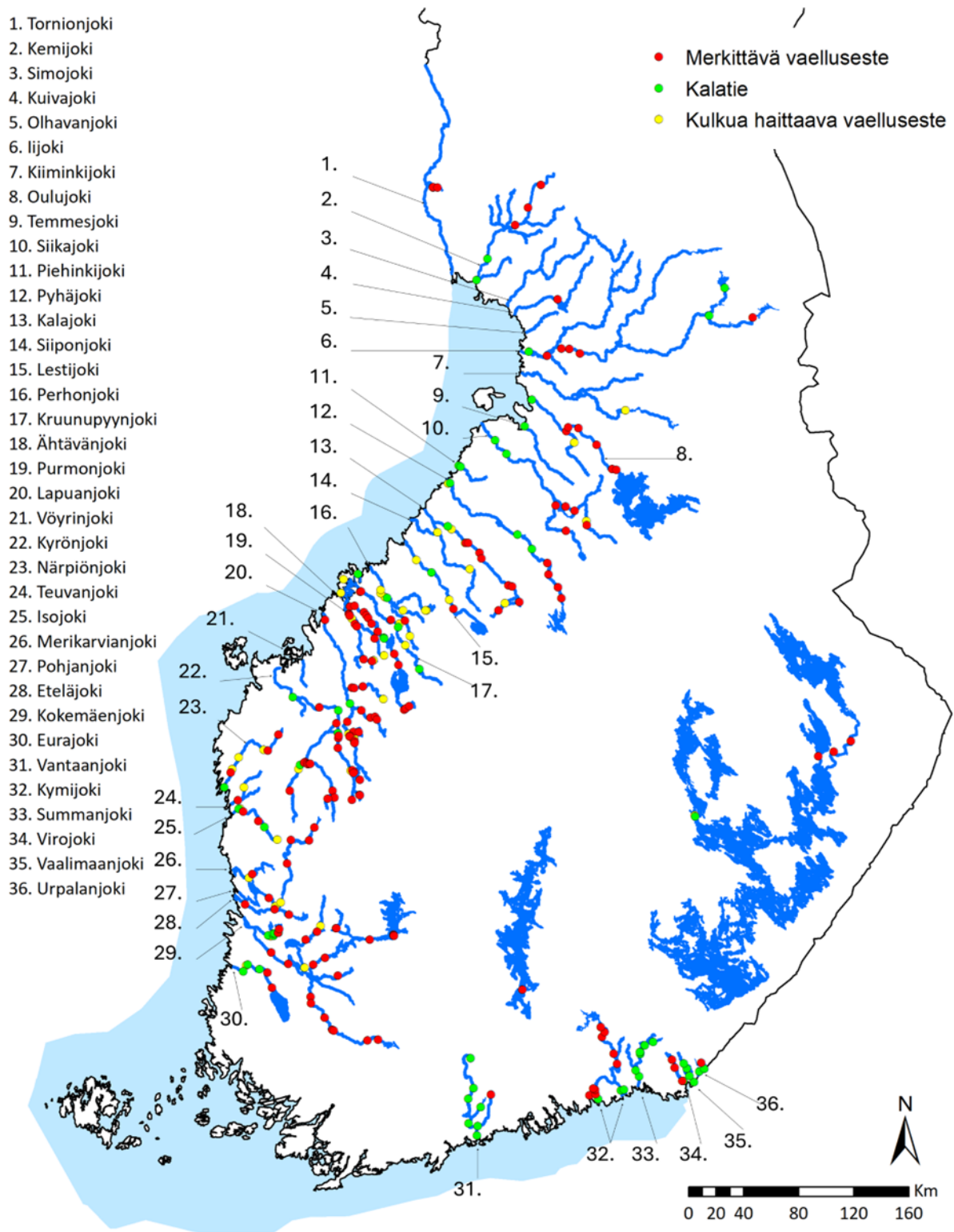
4. Nahkiaisen pyynnin ja saaliiden kehitys

Nahkiainen lienee ennen jokien rakentamista esiintynyt Itämeressä runsaana ja laaja-alaisesti, koska Itämereen laskee runsaasti nahkiaisen toukkatuotannolle otollisia jokia (Bartel ym. 2010). Itämeri on myös verrattain matala (keskisyvyys 55 m) ja vähäsuolainen, mitkä ovat olosuhteita, joista syönnöstäviä nahkiaisia usein löydetään (Maitland ym. 1984, Mateus ym. 2021). Suomen joissa nahkiaista on pyydetty pääasiassa syksyisin kutunousun aikana, mereen laskevien jokien suistoalueilta ja niiden alajuoksulta (Kuva 6). Eteläisimmissä joissa on harjoitettu jonkin verran myös kevätpyyntiä. Vanhimmat tiedot nahkiaisen pyynnistä Suomen vesiltä ajoittuvat 1400-luvulle Kokemäenjoelle (Tuomi-Nikula 1982, 2025). Nahkiaisen kalastusoikeus perustui alkujaan maanomistukseen (Storå 1978, Tuomi-Nikula 1982 ja 2025). Maanomistajat saivat lisätuloja myydessään pajumerroilla pyydettyjä nahkiaisia kaupunkien varakkaiden herkuiksi (Tuomi-Nikula 1982, 2025).

Pyytäjien määrä alkoi kasvaa 1900-luvun alkupuolella, jolloin myös muille kuin maata omistaville alettiin jakaa pyyntioikeuksia (Tuomi-Nikula 1982). 1960-luvulle tultaessa nahkiaisen pyytäjistä suurin osa oli ammattikalastajia. Vuonna 1982 nahkiaisen pyyntiä harjoitti arviolta 400–500 henkilöä ainakin 33 joella (Ikonen ym. 1983). 2000-luvun puolella suurin osa nahkiaisenpyytäjistä pyysi nahkiaista pääasiassa omaan käyttöönsä ja keskimäärin 5 % saaliista oli myytäväksi tarkoitettua (Katajisto 2001). Perämeren alueella arvioitiin 2010-luvun alussa olleen noin 300 nahkiaisenpyytäjää (Kaski & Oikarinen 2011) ja koko Suomessa noin 400 pyytäjää (Aronsuu 2011).

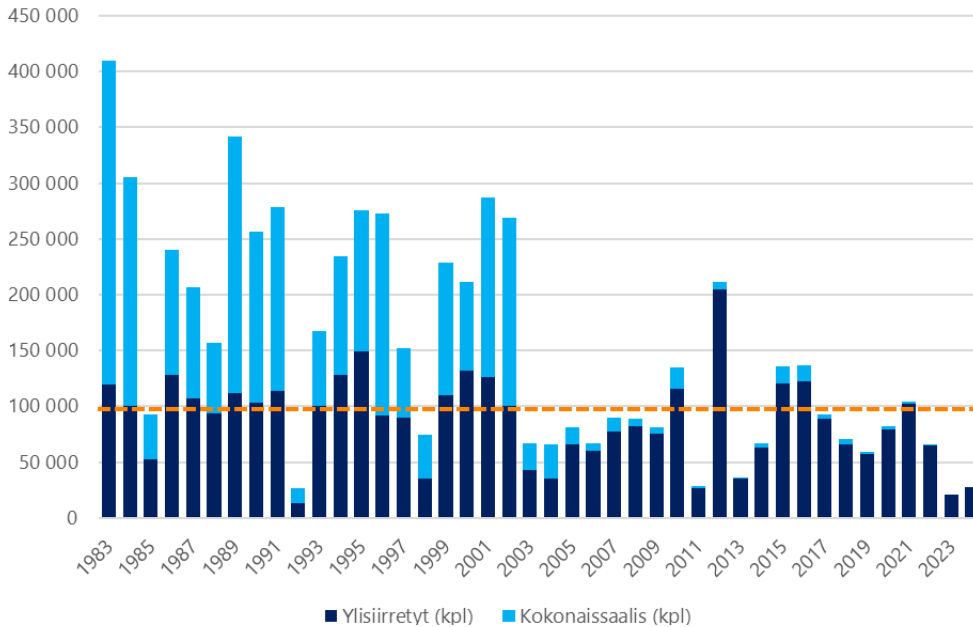
Suomen nahkiaissaaliissa on havaittavissa selvä vähenevä suuntaus. Nahkiaisen kokonaissaaliiksi arvioitiin 1970-luvun alkupuolella 2,7–3,0 miljoonaa yksilöä (noin 130 tonnia) ja vuonna 1980 enää 2,0–2,5 miljoonaa yksilöä (Tuunainen ym. 1980). Vuonna 1988 nahkiaisia saatiin saaliiksi 1,8–2,5 miljoonaa yksilöä, mutta 2000-luvun alussa vuotuinen keskimääräinen saalis oli enää noin 1,1 miljoonaa yksilöä ja 2006–2010 noin 0,9 miljoonaa yksilöä (Kaski & Oikarinen 2011). Vuotuisten nahkiaissaaliiden on nykyään arvioitu tasaantuneen miljoonan yksilön tasolle (Osuuskunta Team Kala 2018, Lappalainen ym. 2021). Arviot eivät liene kovin tarkkoja, koska yhdenmukaista ja säännöllistä saalistiedon valtakunnallista keräämistä ei tehdä.

Nykyään Suomen nahkiaissaaliista 80–90 % saadaan Perämereen laskevista joista (Kaski & Oikarinen 2011). Perämeren pohjoisimmissa joissa (Kemijoki, Simojoki, Kuivajoki, Olhavanjoki, Iijoki, Kiiminkijoki, Oulujoki) saatiin vuonna 1990 saaliiksi noin 1,0–1,2 miljoonaa nahkiaista (Tuikkala 1990). Perämeren eteläosan tärkeimpien nahkiaisjokien (Siikajoki, Pyhäjoki, Kalajoki, Lestijoki ja Perhonjoki) yhteenlaskettu saalis oli 1980-luvun loppupuolella noin 0,5 miljoonaa nahkiaista (Ojutkangas 1990a). Selkämereen laskevien jokien yhteenlaskettu saalis oli 1980-luvulla 50 000–94 000 nahkiaista (Pennanen 1990) ja Suomenlahteen laskevien jokiemme saalis 1980-luvun loppupuolella noin 50 000–70 000 nahkiaista (Poikola 1990). Jokikohtaisesti suurimmat nahkiaissaaliit vuosijaksolla 2006–2010 saatiin Iijoelta, Kemijoelta ja Kalajoelta (Kaski & Oikarinen 2011). Perämeren ulkopuolella merkittävimmät nahkiaisjoet ovat Kokemäenjoki, Merikarvianjoki ja Kymijoki (Kaski & Oikarinen 2011).

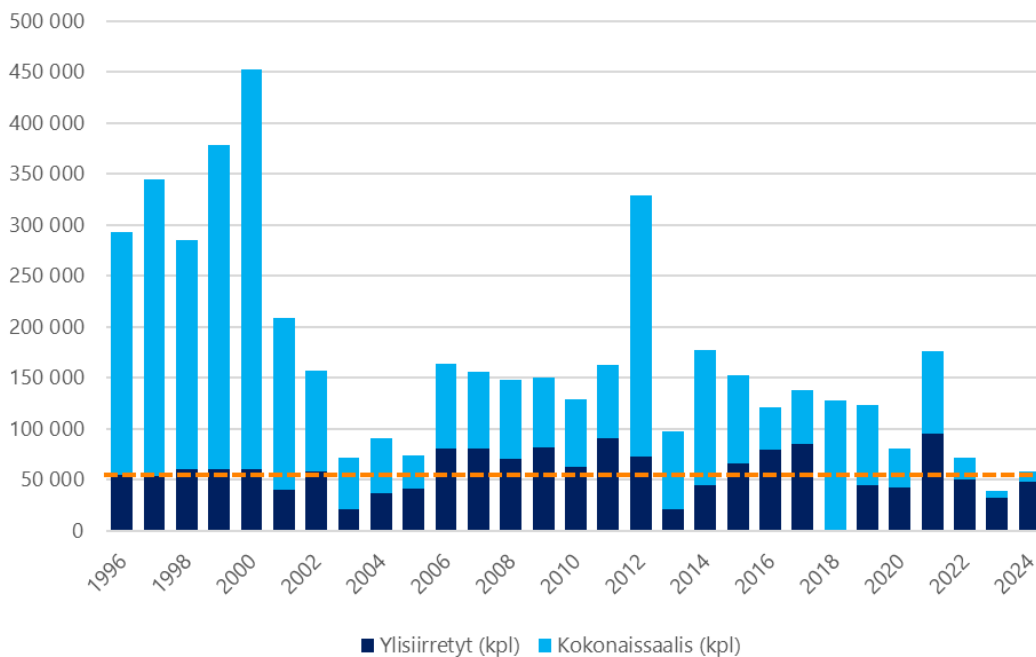


Kuva 6. Suomen rannikkojoet, joihin nahkiaisen tiedetään vaeltavan tai vaeltaneen, ja niissä sijaitsevat VESTY-tietokantaan merkityt kalojen kulkua häiritsevät rakenteet ja kalatiet.

Kemijoella nahkiaissaaliit ovat keskimäärin heikentyneet ajanjaksolla 1983–2024. Vuodesta 2003 lähtien suurin osa Kemijoen nahkiaissaaliista on käytetty yliiirtovelvoitteen täyttämiseen (Kuva 7). Vuosina 2011, 2012 ja 2021 nahkiaisia on pyydetty lijoesta ja Oulujoesta Kemijoen voimalaitosten yläpuolelle siirrettäväksi, koska Kemijoesta niitä ei ole saatu pyydettyä velvoitettua määrää (Voimalohi Oy, henkilökohtainen tiedonanto 2.12.2024). Myös lijoella kokonaissaaliit ovat selvästi heikentyneet ajanjaksolla 1990-luvun lopun saalismääristä (Kuva 8). Lijoella yliiirtovelvoite on pystytty toistaiseksi saavuttamaan heikoista saalisvuosista huolimatta. Vuonna 2018 yliiirtoa ei suoritettu IHN-tautiuhan vuoksi (Eurofins Ahma Oy 2022).

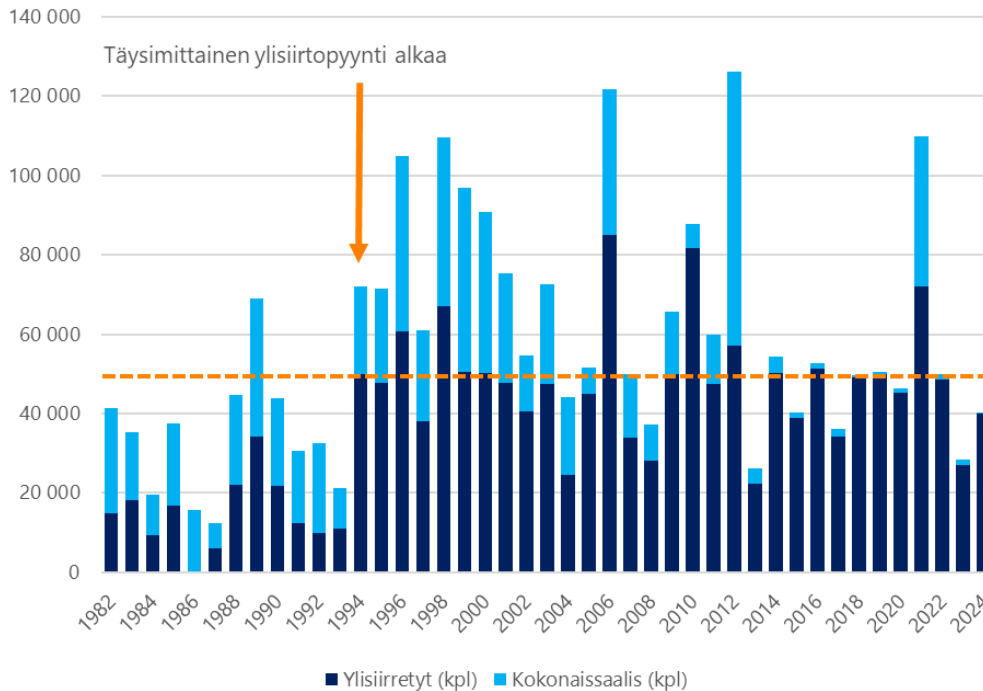


Kuva 7. Kemijoen nahkiaissaaliit ja yliiirtomäärät vuosina 1983–2024 (Voimalohi Oy, henkilökohtainen tiedonanto 2.12.2024). Oranssi katkoviiva kuvaa Kemijoen 100 000 nahkiaisen yliiirtovelvoitetta.



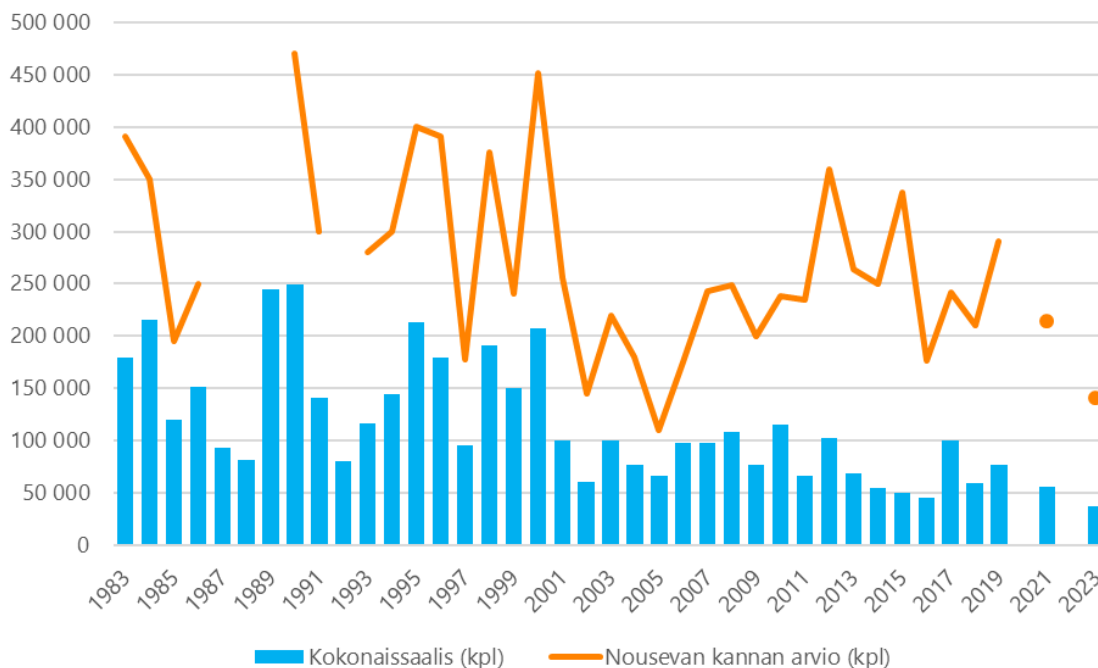
Kuva 8. Lijoen nahkiaisen yliiirtomäärät vuosina 1983–2024 (Voimalohi Oy, henkilökohtainen tiedonanto 2.12.2024). Oranssi katkoviiva kuvaa Lijoen 60 000 nahkiaisen yliiirtovelvoitetta.

Oulujoella säännöllinen ylisiirtopyynti alkoi vuonna 1982, mutta täysimittaisesti velvoitetta alettiin hoitaa vasta vuonna 1994. Oulujoen nahkiaissaaliit toipuivat 1990-luvun puolivälistä alkaen aiemmista heikoista saalisvuosista. Kokonaissaaliit ovat jälleen heikentyneet 2000-luvun alusta lähtien, ja yhä suurempi osa niistä käytetään ylisiirtovelvoitteen täyttämiseen (Kuva 9). Ylisiirtovelvoitteen hoito on Oulujoella 2000-luvulla jäänyt vajaaksi neljänätoista vuonna, ja vuodesta 2012 lähtien myös kokonaissuosisaalis on enimmäkseen ollut ylisiirtovelvoitetta pienempi.



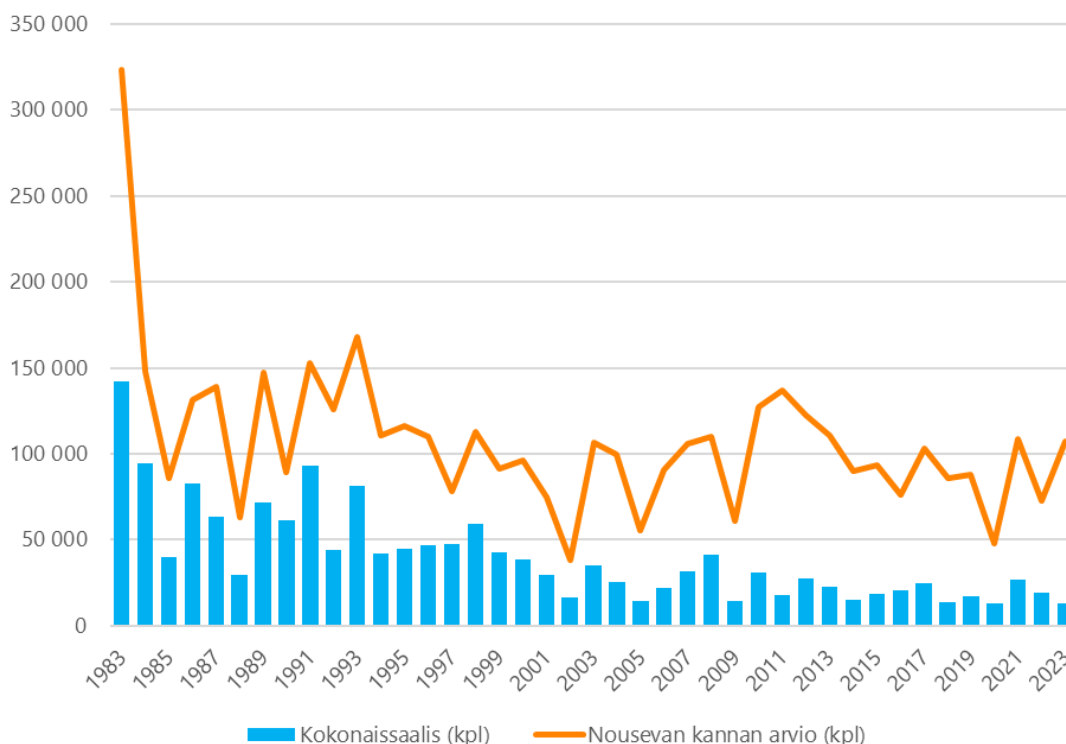
Kuva 9. Oulujoen nahkiaissaaliit ja ylisiirtomäärät vuosina 1982–2024 (Ahti Sipola, henkilökohtainen tiedonanto 2.12.2024). Oranssi katkoviiva kuvaa Oulujoen 50 000 nahkiaisien ylisiirtovelvoitetta.

Kalajoen nahkiaisien vuosittaiset kokonaissaalisarviot muodostetaan kirjanpito-pyyntin ja saalistiedusteluvastausten pohjalta (Eurofins Ahma Oy 2024). Kalajoen nahkiaissaalis heikkeni 2000-luvun alussa noin puoleen 1980- ja 1990-lukujen tasosta (Kuva 10). Kokonaissaalisarviot ovat olleet laskussa 2010-luvulta lähtien, mutta nousevan kannan arvioissa on ollut vahvaa vaihtelua. Saalismäärien laskua voi osaltaan selittää nahkiaispyyntin pyydysvuorokausien väheneminen. Nousevan kannan arvioiden vaihtelevuudessa on paljon epävarmuutta sekä merkintä-takaisinpyyntitutkimusten päättymisen että vuosien välisten pyyntiponnistuksen ja -olosuhteiden vaihtelun vuoksi (Eurofins Ahma Oy 2024). Vuodesta 2019 lähtien Kalajoen kokonaissaalis- ja nousevan kannan arviot ovat tehty joka toinen vuosi.



Kuva 10. Kalajoen nahkiaissaaliit ja arvio nousevan kannan koosta vuosina 1983–2023 (Eurofins Ahma Oy, henkilökohtainen tiedonanto 13.3.2025).

Perhonjoella nahkiaisen vuosittaiset kokonaissaalisarviot muodostetaan kirjanpitypyynnin sekä merkintä-takaisinpyyntitutkimuksien perusteella (Vikström 2023). Saalistiedusteluky-selyitä on lähetetty pyytäjille, mutta vastausten puuttuessa niitä ei ole voitu käyttää kirjanpi-totietojen täydentämiseen. Myös Perhonjoella on havaittavissa saalismäärien heikentymistä 1980-luvulta lähtien (Kuva 11), mitä voi osaltaan selittää etenkin mertapyynnin voimakas vä-heneminen 2010-luvulta lähtien.



Kuva 11. Perhonjoen nahkiaissaaliit ja arvio nousevan kannan koosta vuosina 1983–2023 (Vikström 2023).

Nahkiaissaaliit ovat vähentyneet myös muualla Itämeren alueella varsinkin 1900-luvun jälkipuoliskolla (Sjöberg 1980, Saat ym. 2003, Sjöberg 2011, Abersons & Birzaks 2014, Almeida ym. 2021). Ruotsin vuosittainen nahkiaissaalis ajanjaksolla 1993–2003 oli arviolta 11–19 tonnia ja 2010-luvun alussa 7,5 tonnia eli noin 150 000 yksilöä (Sjöberg 2011). Venäjältä Suomenlahteen laskevassa Neva-joessa nahkiainen on ollut lohien jälkeen tärkein saalislaji (Berg ym. 1949). Vuosina 1933–1938 Nevan vuosittainen nahkiaissaalis oli 35–54 tonnia, kun Suomenlahden perukan muut joet antoivat yhteensä 35–45 tonnin saaliin (Berg ym. 1949). Myös Nevan saaliit laskivat selvästi 1980-luvulla; saaliiden nykytilasta ei ole käsitystä (Hiltunen ym. 2013).

Viron jokien yhteenlaskettu nahkiaissaalis oli vuosina 1928–1938 keskimäärin 67 tonnia, ja vuosina 1969–1988 saalis oli pudonnut keskimäärin 26 tonnin suuruiseksi (Saat ym. 2003). Latvian nahkiaissaalis oli vuosina 1974–1979 keskimäärin 147 tonnia ja 2000-luvulla noin 99 tonnia tippuen vuonna 2017 vain 52 tonniin (Sjöberg 2011, Medne ym. 2020). Eteläisen Itämeren rantavaltoista Liettuan, Puolan ja Saksan alueella nahkiaisien yhteissaalis oli vuosina 1890–1899 keskimäärin 44 tonnia, ja 1990–1999 enää noin 1,1 tonnia (Thiel ym. 2009). Nahkiaissaaliiden pienenemisestä päätellen nahkiaiskantojen tilan heikkeneminen on koko Itämerta koskeva ilmiö.

4.1. Nahkiaissaaliiden heikkenemisen syitä

Nahkiaissaaliiden luontainen vaihtelu johtuu mm. virtaamien vaihtelusta, sillä vähävetisinä syksyinä nahkiaisien nousu jokiin vähenee ja pyynti on hankalaa (Artimo 1954, Almeida ym. 2021). Saaliiden vähenemistä ei voida kuitenkaan pitää ainoastaan luontaisen vaihtelun tuloksena, vaan nahkiaisien menestymistä on haitannut myös jokien muokkaaminen tukinuiton ja vesivoiman tarpeisiin, virtaamien säännöstely sekä teollisuuden ja valuma-alueiden maankäytön muutoksien aiheuttama vedenlaadun heikkeneminen. Myös liiallinen pyyntikuolleisuus voi olla osasyynä. Merikalastuksen sivusaaliiksi joutumisesta aiheutuvalla kuolleisuudella lieenee ollut erittäin vähän merkitystä nahkiaiskantojen heikentymiselle (Stratoudakis ym. 2016) verrattuna joissa ja jokisuissa tehtävään pyyntiin (Beaulaton ym. 2008, Elliott ym. 2021).

Viime vuosikymmeninä saaliismäärien vähenemiseen on vaikuttanut myös pyyntiponnistuksen väheneminen. Kokeneiden pyytäjien pyyntimotivaatio on laskenut ja uusia pyytäjiä ei alalle juuri tule, kun pyytäminen on muuttunut taloudellisesti heikommin kannattavaksi saaliiden pienentyessä, ja kulutustottumusten ja elinkeinorakenteen muutos ovat samaan aikaan vähentäneet nahkiaisien menekkiä (Ikonen ym. 1983, Hiltunen ym. 2013). Ruotsissa on havaittu, että ikääntyvien pyytäjien tilalle ei löydy pyyntiperinteiden jatkajia etenkin merta-pyyntiin, joka on rysäpyyntiä työläämpää (Hiltunen ym. 2013). Myös Suomessa pyytäjäkunnan ikääntyminen on uhka pyynnin jatkuvuudelle, kantojen taantumisen ohella.

4.1.1. Jokien patoaminen ja muu vesirakentaminen

Monessa maamme joessa voimalaitospato tai muu vaelluseste pysäyttää nahkiaisien kutunousun, jolloin osa potentiaalisista poikastuotantoalueista jää hyödyntämättä. Tilanne on erityisen heikko sellaisissa joissa, missä alin vaelluseste sijaitsee lähellä jokisuuta, eikä nahkiaisilla ole pääsyä suurimmalle osalle luontaisista lisääntymisalueistaan. Voimalaitoksien yhteyteen rakennetut kalatiet ovat usein suunniteltu lohikaloja ajatellen, eivätkä sovellu nahkiaiselle sen lohikaloja heikomman uintivoiman vuoksi. Suuret virtaamat houkuttelevat nahkiaisia nousemaan suuriin jokiin (Clemens & Wagner 2024), joista Suomessa useimmat ovat padottuja

vesivoimatuotannon tarpeisiin. Tällaiset joet voivat pahimmillaan muodostaa nahkiaiselle ekologisista loukkuja, jos paljon nahkaisia yrittää nousta niihin ja pysyttelee patojen alapuolella lisääntymiseen kelpaamattomilla alueilla sen sijaan, että olisivat nousseet pienempiin rakentamattomiin jokiin, missä olisi tarjolla lisääntymiseen kelpaavia elinympäristöjä (Aronsuu ym. 2015, 2019). Myös muualla maailmassa vaellusesteiden uskotaan olevan merkittävin nahkiaispoikastuotantoa heikentävä tekijä (Masters ym. 2006, Lucas ym. 2009).

Vesirakentamisella on vaikutusta myös alasvaeltaviin nahkiaispoikasiin. Vesivoimaloiden vedenotto-putkien suihin asennettavat välipäät, eli veden mukana kulkevaa ainesta suodattavat tai ohjaavat rakenteet, ovat usein suunniteltu lohikalojen vaelluspoikasten keskimääräisen koon perusteella, minkä vuoksi ruumiinmuodoltaan kapeammat nahkiaispoikaset voivat jäädä jumiin rakenteiden rakoihin (Moser ym. 2015b). Tiheästi rei'itetyt luiskat ovat osoittautuneet tehokkaammiksi ja turvallisemmiksi nahkiaispoikasten kannalta kuin perinteiset kalteriratkaisut (Goodman ym. 2017).

Esimerkiksi Perhönjoella Kaitforsin voimalapadon rakentaminen 1980-luvulla vaikutti merkittävästi joen nahkiaispoikasten tilaan. Juuri ennen padon rakentamista vuonna 1982 vuoden ikäisten toukkien määräksi arvioitiin 1,4 miljoonaa, vuonna 1985 padon rakentamisen jälkeen 439 000 ja vuonna 1993 vain 155 000 (Ojutkangas ym. 1995). Suurimmat syyt toukkamäärien nopeaan taantumiseen olivat patoamisesta syntynyt vaelluseste ja entisten toukkatuotantoalueiden muuttuminen elinkelvottomiksi joen virtaaman lyhytaikaisäännöstelyn vaikutuksesta.

Myös jokiuoman perkaustyöt, muu ruoppaaminen sekä pengertäminen tuhoavat nahkiaispoikastuotantoalueita (Eklund ym. 1984, Maitland 2003, Aronsuu ym. 2019). Esimerkiksi Virossa jokiuomien perkauksen on havaittu pienentävän pikkunahkiaispoikasten tiheyksiä (Rosenväld ym. 2014). Kun joen valuma-alueella tehdään ojituksia ja uomien perkaustöitä, virtaamavaihtelu voimistuu vaikuttaen haitallisesti nahkiaispoikasten elinympäristöön. Kalajoessa aiemmin ruopattujen jokiosuuksien kunnostaminen osoittautui hyödylliseksi nahkiaispoikaille, joskin alueella havaittiin merkkejä kannan toipumisesta jo ennen kunnostuksia, kun lyhytaikaisäännöstelyä muutettiin hillitymmäksi (Aronsuu ym. 2019).

4.1.2. Lyhytaikaisäännöstely

Lyhytaikaisäännöstelyn aiheuttama virrannopeuden ja vedenkorkeuden nopea vaihtelu on erittäin haitallista jokien eliöstölle (Casas-Mullet ym. 2016, Moreira ym. 2019, Batalla ym. 2021, Kopsakangas-Savolainen ym. 2024). Nahkiaispoikaset suosivat verrattain pieniä virrannopeuksia ja matalia vesialueita (Malmqvist 1980, Taverny ym. 2011). Virrannopeuden muutokset muokkaavat nahkiaispoikasten elinalueita ja ne voivat jopa jäädä kuivilleen lyhytaikaisäännöstelyn vaikutuksesta, etenkin välittömästi voimalaitosten alapuolella. Leukakalojen poikasiin verrattuna nahkiaispoikaset elävät tiukemmin paikkaan sidottua elämää ja ovat niitä enemmän alttiina lyhytaikaisäännöstelyn vaikutuksille. Jos esimerkiksi eroosio vie hienojakoisen pohjamateriaalin nahkiaispoikasten toukan rakentaman suojaputken ympäriltä, on toukan etsittävä uusi elinpaikka, mikä lisää saaliiksi joutumisen riskiä ja kuolleisuutta.

Yhtenä tärkeimmistä nahkiaispoikasten ympäristötekijöistä pidetään elinalueen vakautta (Applegate 1950, Malmqvist 1980). Vesivoiman tuotannossa harjoitettu lyhytaikaisäännöstely voi aiheuttaa paitsi virrannopeuden ja vedenpinnan korkeuden vaihtelua, myös eroosion ja sedimentoitumisen jatkuvaa vuorottelua (Ruggles & Watt 1975). Rantojen ja pohjan eroosio on

voimakkainta voimalaitosten alapuolisilla jokiosuuksilla (Ruohomäki 1984). Kokemäenjoella lyhytaikaisäännöstely on aiheuttanut voimakasta eroosiota ja pahimmillaan rantatörmien sortumisia (Honkasalo & Pennanen 1988). Lyhytaikaisäännöstely voi aiheuttaa myös jääpatoja, joiden kehittymisen ja purkautumisen aikana esiintyy normaalia suurempaa virtausnopeuksien ja vedenkorkeuksien vaihtelua, joka osaltaan lisää eroosiota (Ruhanen 1987, Prowse & Culp 2003, Savolainen & Leiviskä 2008). Uomaeroosio lisää myös veden sameutta ja kiintoainepitoisuutta (Alasaarela & Virtanen 1987), mikä voi haitata nahkiaisien toukkien ravinnonottoa.

Perhonjoella Kaitforsin vesivoimalan lyhytaikaisäännöstely muodosti padon alapuolelle huomattavasti paksumpia jääpeitteitä kuin padon yläpuolelle (Ruhanen 1987, Ojutkangas ym. 1995, Aronsuu ym. 2019). Padon alapuolelle muodostuneet paksut jääkerrokset peittivät matalalla rantavyöhykkeellä sijaitsevat parhaat toukkatuotantoalueet alleen, ja jäämassojen lähtinessä liikkeelle rannat syöpyivät toukille sopimattomiksi koviksi savipohjiksi. Perhonjoen lyhytaikaisäännöstelyn vaikutukset kohdistuivat voimakkaasti juuri nahkiaisien toukille parhaiten sopiviin elinympäristöihin varsinkin noin 10 km alueella padon alapuolella, tehden niistä nahkiaiselle lähes täysin käyttökelvottomia, minkä on arvioitu olevan pääsyy toukkatuotannon nopeaan heikkenemiseen (Ojutkangas ym. 1995, Aronsuu ym. 2019). Kalajoen virtaaman lyhytaikaisäännöstely heikensi 1990-luvulla tehtyjen elinaluekartoitusten perusteella toukkien elinolosuhteita vähentämällä toukille sopivan elinalueen määrää ja laatua (Aronsuu & Wennman 2012).

4.1.3. Veden laadun heikkeneminen

Nahkiaiset ovat herkkiä jokiveden happamoitumiselle. Happamassa vedessä aikuisen nahkiaisien veren plasman pH laskee voimakkaammin kuin leukakaloilla johtuen veren heikosta puskurikyvystä (Mattsoff & Nikinmaa 1988). Suomessa happamia jokivesiä esiintyy erityisesti happamien sulfaattimaiden alueella Pohjanmaalla (Sutela ym. 2012a, Sutela & Vehanen 2013). Perhonjoen veden happamuus (pH yleensä 5,5–6,0) yhdessä korkean rautapitoisuuden kanssa esti nahkiaisien munien kehittymistä toukiksi ja aiheutti nuorten toukkien kuolleisuutta (Myllynen ym. 1997). Perhonjoessa talvehtivien nahkiaisten altistuminen happamalle vedelle aiheutti myös mätimunien laadun heikentymistä (Mäenpää ym. 2001). Kyrönjoessa kutuvaellukselle nousseita nahkiaisia havaittiin kuolleen vuosina, jolloin pH oli erityisen matalalla (Ikonen ym. 1984). Myös Pyhäjoessa havaittiin kuolleita nahkiaisia vuoden 1970 happamuuspiikin aikana (Tuikkala 1971). Erityisen voimakkaasti happamoituneen Vöyrinjoen sähkökoekalastuksissa ei ole saatu kaloja eikä nahkiaisia viimeisten vuosikymmenten kuluessa (Sutela ym. 2012a).

Myös jätevesikuormitus haittaa nahkiaista. Lestijoen poikkeuksellisen voimakas pistekuormitus ilman jätevesien käsittelyä vuonna 1978 näkyi esimerkiksi kohonneina nitraattipitoisuuksina ja aiheutti todennäköisesti yhdessä pH-muutosten kanssa nahkiaissaaliiden laskun noin kolmannekseen normaalista sekä toukkien poistumisen jokisuun alueelta (Valtonen & Huusko 1980). Vastarakennetuista tekojärvistä talven aikana jokiin päätyvän vähähappisen veden on arvioitu lisäävän nahkiaisien toukkien kuolleisuutta (Tuunainen ym. 1980). Kalajoella Hautaperän tekoaltaan käyttöönotto 1970-luvulla heikensi jokiveden laatua ja varsinkin happitilannetta, mikä ilmeisesti laski nahkiaisien saaliita ja toukkatiheyksiä (Ojutkangas 1990a, Aronsuu & Wennman 2012). Monessa julkaisuissa mainitaan nahkiaiset herkäksi jokivesien haja- ja pistekuormitukselle (esim. Valtonen & Huusko 1980, Mateus ym. 2012), joskin vakuuttavat aineistot asian todentamiseksi usein puuttuvat. Nahkiaisien ja pikkunahkiaisien havaittiin Suomessa suosivan vedenlaadultaan verrattain hyväkuntoisia jokia, joten nämä luokiteltiin kansallisen kalaindeksin kehitystyössä ympäristömuutoksille herkiksi (Vehanen ym. 2010).

4.1.4. Ravinnon laadun vaikutus

Merivaelluksensa aikana nahkiaisen ravintokohteisiin kuuluu rasvaisia kaloja, kuten silakkaa, kilohailia, kuoretta, muikkua (*Coregonus albula*) ja lohta (Axén & Koski 2017, Vuorinen ym. 2023). Rasvapitoisen ravinnon hyödyntäminen kuluttaa aineenvaihdunnassa tärkeää tiamiinia (Lukienko ym. 2000, Gibson & Zhang 2002, Depeint ym. 2006), mikä kasvattaa aiemmin lohilla havaittua tiamiinin puutoksen aiheuttamaa M74-taudin riskiä (Mikkonen ym. 2011, Keinänen ym. 2012, 2018). M74-taudin tunnetaan tappavan etenkin suuria rasvapitoisia naaraslohia, jotka valmistautuvat kutemaan (Vuorinen ym. 2021, Vuorinen ym. 2023).

Sukutuotteiden muodostamisen lisäksi aktiivisuus vaikuttaa tiamiinin kulutukseen rasvan muuttuessa energiaksi, eli kohonnut aktiivisuus paaston aikana lisää puutostaudin riskiä entisestään (Vuorinen ym. 2023). Tautia on ilmennyt viljelyolosuhteissa, mutta sen vaikutuksesta nahkiaisten kuolleisuuteen luonnonolosuhteissa ei ole tietoa. Oletettavasti tiamiinin puutos vaikuttaa joissa talvehtiviin nahkiaisiin samoin kuin viljelylaitoksen säilytysaltaissa talvehtiviin, ellei jopa voimakkaammin, sillä luonnossa nahkiaiset voivat joutua liikkumaan talvehtimispaikasta toiseen mm. vaihtelevien jää- ja virtausolosuhteiden vuoksi. Lyhytaikaissäännöstely talviaikaan voi lisätä liikkumisen tarvetta entisestään.

Suurimpien nahkiaiskuolleisuuksien on havaittu osuvan yhteen poikkeuksellisen runsaiden silakka- ja kilohailivuosin kanssa (Pönä 2015, 2021, ICES 2021, Vuorinen ym. 2023). On mahdollista, että vahvoina silakka- ja kilohailivuosina nahkiaisen ravinto, kuten lohenkin (Keinänen ym. 2018, 2022, Vuorinen ym. 2020, 2023), koostuu tavallista enemmän juuri näistä rasvaisimmista kalalajeista. Silakkaa ja kilohailia nahkiaisen kiinnittymiseltä suojaavat suomut ovat pieniä ja löysästi kiinnittyneitä, minkä vuoksi nahkiaisten oletetaan käyttävän näitä lajeja ravintonaan, jos niitä on runsaasti tarjolla (Renaud ym. 2009). Myös nahkiaisen ravintokohteena olevan lohen kudosten rasvaisuus kasvaa hyvien silakka- ja kilohailivuosien myötä lisäten näiden nahkiaisen ravinnon rasvaisuutta entisestään.

Perhonjokeen kudulle nousevien nahkiaisten on havaittu pienentyneen vuosina 1970–1990, ja muutenkin Suomen jokiin nousevien nahkiaisten koko on eteläisemmän Itämeren jokiin verrattuna pienempiä (Bartel ym. 2010). Ei tiedetä, onko tiamiininpuutos merkittävä tekijä nahkiaisen koolle pohjoisen Itämeren alhaisemman lämpötilan ja muiden muuttujien ohella. Suurten naaraiden menehtyminen ennen kutua voi pitkään jatkuvana ilmiönä suosia pienten ja vähärasvaisten yksilöiden suhteellista lisääntymismenestystä ja osuutta kannassa (Vuorinen ym. 2023). Viljelyolosuhteissa suurimpia naaraita voitaisiin hoitaa tiamiiniravinnellisesti niiden hengissä säilymisen ja mätimunien tiamiinipitoisuuksien parantamiseksi, ja olosuhteet säilytysaltaissa tulisi pitää mahdollisimman rauhallisina, jotta emojen aineenvaihdunta ja siten tiamiinin kulutus pysyisivät mahdollisimman alhaisella tasolla talvisäilytyksen ajan.

5. Nahkiaiskantojen hoito

Nahkiaisille vesivoimantuotannosta aiheutunutta haittaa hoidetaan kannanhoitotoimenpiteillä, joihin haitanaiheuttajat, kuten vesivoimayhtiöt, velvoitetaan. Hoitotoimenpiteiden tavoitteena on kompensoida haittojen aiheuttamia tappioita Suomen nahkiaiskantoihin ja mahdollistaa nahkiaisen pyynnin jatkuminen.

Suomessa nahkiaiskantoja on hoidettu noin 40 vuoden ajan siirtoistutuksilla vaellusesteiden yläpuolisille alueille eli ylisiirroilla, mikä on merkittävin nahkiaiskantojen hoitoon liittyvä toimenpide (Kaski & Oikarinen 2011). Ylisiirroissa syksyisin kudulle nousevia aikuisia nahkiaisia pyydetään vaellusesteen, usein vesivoimalapadon, alapuolelta ja siirretään autokyydillä esteen yläpuolelle, jotta nahkaiset saataisiin vietyä sopiville kutualueille ylläpitämään joen toukka-tuotantoa ja kestävästi kalastettavia nahkiaiskantoja. Syksyllä ylisiirretyt nahkaiset talvehtivat joessa ja kutevat tulevana keväänä. Suomessa ylisiirtovelvoitteita on asetettu Kemi-, li-, Oulu- ja Perhonjoella (Taulukko 1).

Taulukko 1. Nahkiaisen kannanhoitoon asetetut toimenpidevelvoitteet Suomessa.

Joki	Velvoitettu	Aikuisten ylisiirrot kpl / vuosi	Toukkaistutukset kpl / vuosi
Kemijoki	Kemijoki Oy & PVO-Vesivoima Oy	100 000	-
Iijoki	PVO-Vesivoima Oy	60 000	-
Oulujoki	Oulun kaupunki	50 000	-
Perhonjoki	Etelä-Pohjanmaan elinkeino-, liikenne- ja ympäristökeskus	12 500	2 000 000 ¹⁾

¹⁾ Keskimitta >7,5 mm

Kemijoella nahkiaisia on siirretty 1970-luvulta lähtien Isohaaran ja Vanttauskosken vesivoimalaitosten patoaltaisiin sekä Ounasjokeen ja Kemijoen Tervolan alueen sivujokiin (Hiltunen ym. 2013). Vuonna 1986 ylisiirrot Taivalkosken vesivoimalaitoksen yläpuolelle kiellettiin kalatauti-riskin vuoksi, minkä jälkeen ylisiirtoja tehtiin vuosikymmenten ajan ainoastaan Isohaaran patoaltaaseen. Viime vuosina nahkiaisia on taas voitu ylisiirtää myös Taivalkosken vesivoimalaitoksen yläpuolisille alueille, kuten Louejokeen, Runkausjokeen ja Varejokeen (Voimalohi Oy 2024a).

Myös Iijoen lijoella on tehty ylisiirtoja 1970-luvulta lähtien (Hiltunen ym. 2013). Parhaimmiksi ylisiirtokohteiksi arvioitiin Haapakosken padon ja Livojoen yhtymäkohdan välisen alueen lisäksi pääuoman sivujoet Martimajoki ja Siuruanjoki. Ylisiirrot Haapakosken yläpuolisille alueille kiellettiin vuonna 1986, minkä jälkeen ylisiirtoja tehtiin pääuoman patoaltaiden lisäksi Martimo- ja Siuruanjokeen (Hiltunen 2011). 2010-luvulla ylisiirtoja voitiin taas tehdä myös Haapakosken yläpuolisille, tutkimusten mukaan parhaille toukkatuotantoalueille (Laitala ym. 2016). Vuonna 2023 lijoella ylisiirretyistä nahkiaisista noin kolmannes siirrettiin Maalismaan ja Haapakosken patoaltaisiin, kolmannes Siuruanjokeen ja kolmannes Martimajokeen (Voimalohi Oy 2024b).

Oulujoen nahkiaisten ylisiirrot alkoivat vuonna 1982, ja täysimääräistä ylisiirtovelvoitetta alettiin toteuttaa vuodesta 1994 alkaen (Kaski & Oikarinen 2011). Aluksi ylisiirrot kohdistettiin Oulujoen pääuomaan ja Sanginjokeen, mutta nykyisin Sanginjoen ylisiirtokohteet ovat vaihtuneet Muhosjoen kohteisiin (Hiltunen ym. 2013, Uusitalo ym. 2022).

Toinen käytetty kannanhoitotoimenpide on nahkiaisten viljely ja toukkien istuttaminen toukakuutantoalueille. Nahkiaisten viljelyn työvaiheita ovat jokiin kudulle nousevien emonahkiaisten syksyinen pyynti, emojen talvisäilytys kalanviljelylaitoksella, lypsy keväällä, mädin haudonta ja toukkien kasvattaminen noin 7–8 mm mittaisiksi, jolloin ne ovat valmiita istutettaviksi (Mäkelä & Kokko 1990, Vikström 2002, Aronsuu ym. 2019). Ylisiirtoihin verrattuna viljely vaatii enemmän työtä ja tiloja, vaikkakin kokonaiskustannukset ja työmäärä pysyvät kohtuullisina (Vikström 2002, Hiltunen ym. 2013). Siinä missä ylisiirretyt nahkiaiset hoitavat talvehtimisen ja kutemisen itsenäisesti, viljeltäessä etenkin talvisäilytyksen jälkeiset työvaiheet vaativat jatkuvaa työpanosta. Vikström (2002) arvioi, että kymmenen miljoonan toukan tuottaminen vaatii noin yhdeksän henkilötyökuukauden työpanoksen, jos emonahkiaisten pyynti, viljelytilojen ylläpito ja talvisäilytys lasketaan mukaan. Lypsäminen vaatii hetkellisesti paljon työvoimaa sekä työhön sopivat tilat, ja mädin sekä toukkien huolenpito on jatkuvaa ja hienovaraista työtä kuolleisuuden minimoimiseksi (Vikström 2002).

Toukkien kasvattaminen ruskuaispussivaihetta pidemmälle on osoittautunut haastavaksi, joten 7–8 mm keskimittaan saavuttaneet toukat siirretään happipakkauksiin ja kuljetetaan istutuspaikalle. Vastakuoriutuneita toukkia voidaan istuttaa ainoastaan alueelle, missä virtaus on kohtalaista ja pohjassa on valmiiksi suojaisia koloja, sillä alle 7–8 mm mittaiset toukat eivät pysty kaivautumaan sedimenttiin ja rakentamaan itselleen suojaputkea (Aronsuu & Virkkala 2014). Vasta >7,5 mm keskimittaiset toukat voidaan istuttaa alueelle, missä on kaivautumiselle sopivaa pehmeää sedimenttiä (Aronsuu & Virkkala 2014).

Ensimmäinen toukkaistutusvelvoite asetettiin Perhonjoelle vuonna 1997, jolloin puolet heikkotuottoisesta 25 000 nahkiaisen ylisiirtovelvoitteesta vaihdettiin 10 miljoonan vastakuoriutuneen toukan istutusvelvoitteeksi (Vikström 2002). Vuonna 2017 istutusvelvoite muutettiin sisältämään 2 miljoonaa esitoukkavaiheen ohittanutta, pigmentoitunutta, vähintään 7,5 mm:n pituista nahkiaisen toukkaa, jotka ovat kaivautumiskykyisiä joen pohjasedimenttiin (päätos LSSAVI/7014/2017). Lisäksi istutusten tuloksellisuuden parantamiseksi istutukset kehoitettiin tekemään ainoastaan kohteisiin, joissa pohjan laadun soveltuvuus on etukäteen selvitetty. Istutettujen toukkien selviytymistä istutusalueilla on seurattu vuodesta 1996 lähtien pohjasedimenttiä seulomalla (Vikström 2022). Lijoella ylisiirtovelvoitteiden lisäksi Etelä- ja Pohjois-lin osakaskunnat istuttavat vuosittain arviolta 1–8 miljoonaa nahkiaisen toukkaa (Turpeinen 2012).

Nahkiaisen kannanhoitotoimenpiteeksi voidaan laskea myös elinympäristökunnostukset, joissa on otettu huomioon nahkiaisen eri-ikäisten toukkien ja kutevien aikuisten tarpeet. Esimerkiksi koskialueiden ja niiden välisten suvantojen sekä sivu-uomien kunnostaminen alkuperäistä vastaavaan tilaan kasvattaa nahkiaisen toukille tarjolla olevien erilaisten elinympäristötyyppien määrää. Perkausvallien purkaminen ja kiviaineksen palauttaminen uomaan lisää rantavyöhykkeiden monimuotoisuutta ja koskialueiden ja suvantojen vaihtelun palauttaminen edistää pohja-aineksen luontaista lajittumista (Yrjänä 2002). Ojien tukkiminen vähentää kiintoainehuuhtoumaa ja happamia pulsseja sekä tasoittaa virtausolosuhteita, mikä on eduksi nahkiaisen toukille. Esimerkiksi Oulujoessa jokiuoman kunnostuksia on tehty Merikosken yläpuolisella pääuoman jokiosuudella sekä Oulujoen pääuomaan laskevissa Muhosjoessa ja Utosjoessa (Laajala & Tertsunen 2006, Hiltunen ym. 2013). Muhosjoen kunnostettuja alueita käytetään nykyään ylisiirtokohteina (Montan Lohi Oy 2022). Kalajoessa pääuoman koskikunnostukset ja rantaviivan uudelleenmuotoilu kasvattivat yksivuotiaiden toukkien määrää (Alaja 2019). Myös Siikajoen pääuomassa tehtyjen koskikunnostusten uskotaan nostaneen toukkatiheyksiä lisäämällä nahkiaisen kutupaikkoja (Eurofins Ahma Oy 2019).

6. Kannanhoidon keskeiset tutkimustarpeet

Itämeren rannikojokien nahkiaiskantojen heikkenemisen vuoksi on tarpeen selvittää, millä kannanhoitotoimenpiteillä voitaisiin edistää Itämeren nahkiaiskannan elpymistä. Nahkiaisien elinkierrossa on vielä paljon alueita, joista emme tiedä tarpeeksi muodostaaksemme nahkiaisien koko elinkierron tarpeet huomioon ottavat kannanhoitotoimenpiteet. Tutkimustiedon kerääminen päätösten pohjaksi on kriittisen tärkeää. Nahkiaisien syönnösvaelluksen yksityiskohdat ovat edelleen laajalti tuntemattomia ympäri maailmaa, ja Itämeren nahkiaisien populaattiorakenne on selvittämättä. Myös kannanhoitotoimenpiteiden tuloksellisuutta (esim. ylisierrot) on tutkittu varsin vähän etenkin Suomen suurimmilla joilla, minkä vuoksi emme pysty arvioimaan niiden merkitystä nahkiaiskantojen tilalle.

6.1. Nahkiaisien syönnösvaellus Itämerellä

Tieto Euroopan alueen nahkiaiskantojen syönnösvaelluksista on vähäistä (Thiel ym. 2009, Mateus ym. 2012). Nahkiaisien liikkeistä Itämeressä tiedetään hyvin vähän, ja tutkimustieto järvisämme elävistä nahkiaisista on lähes olematonta. Ei esimerkiksi tiedetä, miten pitkiä matkoja nahkiainen kulkee syönnösvaelluksensa aikana ja onko Itämeressä tiettyjä suosittuja syönnösalueita. Oletettavasti nahkiainen vaeltaa alueille, missä esiintyy saaliskaloja. Tieto syönnösvaelluksen aikana kuljetuista etäisyyksistä ja suosituista syönnös- ja saaliikohteista auttaisi muodostamaan käsityksen nahkiaisien levittäytymisestä Itämerellä ja kuinka kauas synnyinjoestaan se voi päätyä kutemaan. Nämä olisivat tärkeitä tietoja nahkiaisien maantieteellisten kannanhoidotoyksiköiden määrittelyssä.

Elliott ym. (2021) tutkivat nahkiaisien esiintyvyyttä kaupallisten sekä tutkimuskalastajien saaliissa Ranskan ja Brittein Saarten vesillä, missä alle 1 %:ssa saaliista esiintyi nahkiaista. Tutkimuksen mukaan nahkiaisien pieni populaatiokokoo, yleisimpien merikalastusmenetelmien heikko pyytävyyden osalta ja alhainen raportointiaste vaikuttivat nahkiaisien todella pieneen esiintyvyyteen. Tulos havainnollistaa, miksi nahkiaisien syönnös- ja saaliivaellusta on hankala tutkia. Pyyntitavoista pohjatroulaus tuotti suhteellisesti eniten saalista, eli nahkiainen saattaa suosia pohjalla ja matalassa vesissä eläviä kaloja ja/tai raatoja ravintokohteinaan. Yleisesti nahkiaista saatiin enemmän saaliiksi rannikon läheltä kuin avomereltä, ja avomerisaaliit koostuivat lähes täysin pohjatroulisaaliista. Nahkiaista havaittiin myös useammin tutkimustarkoituksissa pyydetyissä saaliissa kuin kaupallisen kalastuksen saaliissa. Syinä oli mahdollisesti tutkimuskalastusvetojen lyhyempi kesto, jolloin nahkiaisella on vähemmän aikaa irtaantua isäntäkalastaan, sekä kaupallisten saalistajien taipumus jättää raportoimatta sivusaaliina saadut nahkiaiset.

6.1.1. Kaupallisesta kalasaaliista tietoa nahkiaisien liikehdinnästä

Nahkiaiskantojen hoitotoimenpiteet kohdistetaan nykyään jokivaiheisiin, kuten aikuisten ylisierroihin, toukkaistutuksiin tai kutu- ja toukkatuotantoalueiden kunnostuksiin. Myös syönnös- ja saaliivaelluksen aikaisten olosuhteiden vaikutukset nahkiaisten selviämiseen on tärkeä selvittää, jotta voidaan luoda koko elinkierron kattava kokonaiskuva kannanhoitotoimenpiteiden tarpeista ja vaikuttavuudesta. Esimerkiksi ravintokohteiden valintaan, vaellusreitteihin, kuolleisuuteen ja kutuvaelluksen alulle laittavat tekijät olisivat tärkeitä tietoja nahkiaiskantojen hoitotoimenpiteiden tehostamiseksi (ICES 2015, Hansen ym. 2016).

Euroopan alueelta kerätyt tiedot nahkiaisten merivaelluksesta perustuvat suurimmalta osin suorien sivusaalishavaintojen lisäksi epäsuoriin havaintoihin kalojen haavoista ja arvista sekä nahkiaisien suolen sisällöstä löytyvistä kalojen kovista kudoksista, kuten suomuista ja luutuksista, ja nahkiaisien oletettujen ravintokohdekalalajien tunnetuista esiintymisalueista (Siwicke & Seitz 2018, Renaud & Cochran 2019, Elliott ym. 2021, Quintella ym. 2021). Myös Itämerellä pyydetystä kalasaaliista voitaisiin kerätä tietoa nahkiaisien loisinnan jättämistä jäljistä nahkiaisien levinneisyyden ja ravintokohteiden valinnan tarkentamiseksi, vaikka nämä havainnot todennäköisesti ylliedustaisivat tehokkaasti kalastettuja alueita eivätkä sisältäisi niitä ravintokohteita, jotka menehtyvät nahkiaisien loisinnan seurauksena, ovat jo menehtyneitä raatoja tai tulleet syödyksi kokonaan (Almeida & Quintella 2013).

Pyydetyistä nahkiaisista on sijainti- ja ajankohtatietojen keräämisen lisäksi mahdollista tutkia suoliston sisältöä sekä silmämääräisesti että analysoimalla ruoansulatuksessa pidempään kestävien kovien kudoksien DNA:ta, joilla voidaan saada tarkempaa tietoa saaliskohteista (Shink ym. 2019). Etenkin kaupallisen kalastuksen sivusaaliina saatuja nahkiaisia voitaisiin hyödyntää tutkimuksessa paremmin. Mereltä pyydettyjen nahkiaisten suolistojen sisällöt voisivat tarjota tarkempaa tietoa syönnösvaelluksella käytettyjen ravintokohteiden alueellisesta vaihtelusta, sillä niiden suolistoissa voi vielä olla saaliskohteiden sulamattomia pehmeitä kudoksia, mitä jokiin palaavilla nahkiaisilla ei enää ole. Tarkempi tieto syönnösvaelluksen aikaisesta ravintokohteiden käytöstä auttaisi tekemään parempia arvioita nahkiaisten liikehinnästä Itämerellä.

6.1.2. eDNA avuksi esiintymisalueiden ja elinympäristönkäytön selvityksiin

Nahkiaisista on etenkin merivaelluksensa aikana vaikea saada havaintoja tavanomaisilla pyyntimenetelmillä. Ympäristö-DNA-menetelmä (eDNA) on molekyylibiologinen menetelmä, jolla voidaan löytää eliöistä ympäristöön irronneissa soluissa olevia perimän eli DNA:n osia (esim. Ficetola ym. 2008, Jerde ym. 2011, Bruce ym. 2021). Vedestä suodatetuista µm-kokoluokan hiukkasista DNA:ta eristämällä ja analysoimalla voidaan selvittää vesimuodostumassa elävää lajistoa sekä jossain määrin myös lajien suhteellisia runsauksia (Ostberg ym. 2019, Sigsgaard ym. 2020). eDNA-menetelmällä tutkittaessa eliöihin ei tarvita suoraa kosketusta, jolloin ne eivät häiriinny eivätkä vahingoitu. Luonnossa DNA-molekyylit hajoavat melko nopeasti, jolloin vesinäytteestä saatu havainto tarkoittaa lajin olleen kyseisellä alueella kohtalaisen vähän aikaa sitten (Miya 2022).

Menetelmällä voitaisiin karkeasti selvittää, missä vesistön osissa esiintyy nahkiaisia ja missä todennäköisesti ei (esim. Ostberg ym. 2019, Jolley 2023). Esimerkiksi Iijoen, Kemijoen, Oulujoen ja Vuoksen vesistöjen patoaltaissa tehdyssä eDNA-selvityksessä vain Oulujoen Laukasta tavattiin nahkiaisien DNA:ta (Vehanen ym. 2023). Itämerellä voitaisiin eDNA-menetelmällä tutkia nahkiaisien syönnösvaelluksen aikaista elinympäristönkäyttöä esimerkiksi eri syvyysvyöhykkeissä ja eri vuodenaikoina. Nahkiaisien ja pikkunahkiaisien mitokondrioperimän samankaltaisuus (Bracken 2014) voi tuottaa haasteita, jos rutiininomaisesti käytössä olevalla viivakoodi-eDNA-menetelmällä halutaan tietoa nimenomaan vaeltavan nahkiaisien esiintymisestä joessa, jossa esiintyy myös pikkunahkiaista (Hume 2017). Uusimman tutkimustiedon mukaan kyse on saman lajin eri muodoista (Tørresen ym. 2025).

6.1.3. Ravinnonkäytön selvittämistä vakaiden isotooppien tutkimuksella

Vakaiden isotooppien tutkimus (Stable Isotopes Analysis, SIA) on ekologiassa ja ympäristöntutkimuksessa laajasti käytetty menetelmä. Monista alkuaineista esiintyy luonnossa

erimassaisia vakaita isotooppeja, jotka käyttäytyvät massansa vuoksi orgaanisissa reaktioissa hieman toisistaan poiketen, kuten fotosynteesin muodostaessa orgaanisia yhdisteitä ja kun näitä yhdisteitä hyödynnetään kudosten muodostamiseen sekä energian tuotantoon soluhengityksessä (esim. Wada ym. 1993, Sánchez-Carrillo & Álvarez-Cobelas 2018). Ekologisissa tutkimuksissa käytettyjä alkuaineita ovat esimerkiksi hiili, typpi, happi, vety ja rikki. Tutkittavan eliön kudoksista löytyvien hiilen vakaiden isotooppien suhde vastaa melko hyvin sen käyttämissä ravinnossa löytyviä isotooppisuhteita, kun taas typen raskaamman isotoopin osuus kasvaa ravintoketjussa noustessa (Post 2002, McCutchan ym. 2003, Vanderklift & Ponsard 2003, Michener & Kaufman 2007).

Matemaattisten mallinnusten avulla voidaan arvioida eri ravintokohteiden osuuksia nahkiaisen ruokavaliosta, jos ravintokohteiden isotooppisuhteet sekä niiden suhteiden muutokset nahkiaisen metabolian vaikutuksesta tunnetaan. Menetelmän validointi eli varmistaminen nahkiaisen osalta vaatisi samasta paikasta ja samaan aikaan otettuja näytteitä sekä nahkiaista että sen kaikista merkittävimmistä ravintokohteista. Laaja ravintokohteiden määrä lisää mallinnuksen epävarmuutta, joten nahkiaisen laajan merivaelluksen aikaisten ravintokohteiden osuusarvion tekeminen olisi erittäin työlästä (Quintella ym. 2021). Tällainen tutkimus kuitenkin parantaisi huomattavasti nahkiaisen syönnösvaelluksen aikaisen käyttäytymisen tuntemusta ravintokohteiden valintaan liittyvän tiedon kasvamisen kautta (Harvey ym. 2002) etenkin, jos tutkimusta täydennetään kontrolloiduilla laboratoriokokeilla syöttämällä nahkiaisille eri ravintokohteita ja tutkimalla isotooppisuhteiden muutosta nahkiaisen kudoksissa (Quintella ym. 2021). Tutkimuksessa on tärkeää huomioida, että ravintokohteesta tutkittava kudos edustaa nahkiaisen ravinnokseen käyttämiä kudoksia (Harvey ym. 2008). Useampaa eri nopeudella uusiutuvaa kudosta käyttämällä voidaan myös arvioida ravinnonkäyttöä useampana eri ajankohtana, mikäli kudosten uusiutumisenopeudet tunnetaan (Inger ym. 2010, Evans & Zydlewski 2024). Samasta yksilöstä voidaan siis muodostaa ravinnonkäytön aikasarja tutkimalla esimerkiksi veren plasman, punasolujen, lihaskudoksen ja luutumien isotooppisuhteita.

Adams ym. (2008) havaitsivat, että Skotlannissa Endrick-jokeen kudulle nousevista nahkiaista on mahdollista havaita järvessä tai meressä syönnöstävät elinkiertostrategiat vakaiden isotooppien perusteella. Tutkimuksessa myös havaittiin, että Endrick-joessa elävien pikkunahkiaisten isotooppisuhteet vastasivat enemmän joessa kuin järvessä havaittuja isotooppisuhteita, ja ne olivat suodattajille tyypillisesti ravintoketjun alkupäässä. Inger ym. (2010) vertailivat Pohjois-Irlannissa sijaitsevasta Lough Neagh -järvestä pyydettyjen nahkiaisten isotooppisuhteita käyttävän mallinnuksen tuloksia perinteisiin verkkokalastussaaliin arpihavainnoista saatuihin tuloksiin. Molemmilla menetelmillä taimenen, omulsiian (*Coregonus pollan*) ja lahnan (*Abramis brama*) osuudet nahkiaisen ravintokohteina vastasivat hyvin toisiaan, mutta vakaiden isotooppien mukaan särkeä (*Rutilus rutilus*) käytettiin enemmän ravintona kuin arpihavainnoista voisi päätellä. Todennäköisesti pienikokoiset särjet kuolivat muita kaloja useammin nahkiaisen loisinnan seurauksena, jolloin kuolleita särkiä ei näkynyt yhtä usein verkkosaaliissa kuin muita suurempikokoisia kaloja. He havaitsivat myös kausittaista vaihtelua nahkiaisen ravintokohteen valinnassa, sillä kesän aikana kasvaneet nahkiaiset alkoivat syksyä kohti käyttää useammin ravinnokseen suurempikokoisia lajeja.

Merinahkiaista on tutkittu vakaiden isotooppien avulla nahkiaista enemmän. Lake Superior -järvessä havaittiin ravinnonkäyttöstrategioiden vahvaa paikallista vaihtelua (Harvey ym. 2008). Connecticut-joen merinahkiaisten isotooppisuhteiden suurta vaihtelua vertailtiin eri merialueilta löytyviin ravintokohteisiin ja niillä havaittiin ulapan pintavesiin ja pohjassa esiintyviin kalalajeihin kohdistuvat eriytyneet syönnösstrategiat (Drevnick ym. 2006).

Yllä mainittujen esimerkkien tavoin myös Itämeren nahkiaistutkimuksessa voitaisiin käyttää hyödyksi vakaita isotooppeja esimerkiksi syönnösalueiden ja -strategioiden tutkimiseen. Tarjolla olevien ravintokohteiden erilainen asema ravintoketjussa (esim. silakka vs. lohi) ja sijainti meressä (rannikko ja ulappa) heijastunevat myös nahkiaisen kudosten isotooppisuhteisiin. Itämerellä voitaisiin tehdä isotooppitutkimusta jokiin nousevista ja sivusaaliina pyydytyistä nahkiaisista otetuista kudoksenäytteistä. Nahkiaisesta on mahdollista ottaa esimerkiksi evänäyte sitä merkittävästi vahingoittamatta, ja niistä voitaisiin selvittää nahkiaisen ravinnonkäyttöä muutaman kuukauden ajalta ennen näytteen ottoa.

6.2. Itämeren nahkiaisen populaatiorakenne

Toisin kuin yleisesti kotijokiuskolliset vaelluskalalajimme lohi ja taimen, nahkiainen ei välttämättä hakeudu aktiivisesti synnyinsijoilleen kutemaan. Kuten merinahkiaisen on tutkimusten mukaan havaittu tekevän (Bergstedt & Seelye 1995, Waldman ym. 2008), myös nahkiaisen uskotaan kutuvaelluksen alkaessa hakeutuvan yksinkertaisesti lähimpään sopivaan jokeen mm. hajujen ja virtausolosuhteiden ohjaamana (Sarell ym. 1999, Bjerselius ym. 2000, Wagner ym. 2009). Oletettavasti lähijokien nahkiaiset ovat läheisempää sukua toisilleen kuin kaukaisempien jokien nahkiaisille, koska siirtymistodennäköisyys joesta toiseen pienenee etäisyyden kasvaessa.

Merinahkiaisen populaatiorakenteita on tutkittu nahkiaista kattavammin geneettisin menetelmin sekä Atlantin Pohjois-Amerikan (Waldman ym. 2008) että Euroopan (Rodríguez-Muñoz ym. 2004, Almada ym. 2008, Mateus ym. 2012, Lança ym. 2014, Baltazar-Soarez ym. 2023) rannikoilla. Tulokset viittaavat vahvasti panmiktiseen populaatioon, jossa yksilöt aikansa meressä syönnöksellä vietettyään vaeltavat kudulle lähimpään sopivaan jokeen. Vaikka Itämeren nahkiaisen populaatiorakennetta ei ole tutkittu, se on arveltu panmiktiseksi (Aronsuu 2015, Bracken ym. 2015, Mateus ym. 2021).

Nahkiaisen syönnösvaelluksen aikaisen liikkumisen, osapopulaatioiden yhteyksien ja yleisesti Itämeren nahkiaisen populaatiorakenteen selvittäminen on tärkeää nahkiaiskantojen tilan ja uhanalaisuuden arvioimisen, kannanhoitoyksiköiden muodostamisen sekä näiden pohjalta kannanhoidollisten toimenpiteiden säätämisen tueksi. Myös nahkiaisen eri muotojen esiintymisen selvittäminen Suomen vesistöissä on tärkeää.

6.2.1. Geneettiset tutkimukset ja nahkiaisten merkinnät

Nahkiaisen liikkuvuuden, kotijokiuskottomuuden asteen ja sitä kautta populaatiorakenteen selvittämiseksi olisi tärkeä tutkia, miten eri joista löytyvät nahkiaiset eroavat geneettisesti esimerkiksi Suomen rannikolla Tornion- ja Kymijoen välillä ja suuremmalla mittakaavalla myös Ruotsin ja eteläisempien Itämeren valtioiden jokien välillä. Nahkiaiskantojen tiedetään eroavan pitkällä välimatkalla esimerkiksi Portugalin eteläisiltä joilta Lestijoelle, mutta ero on vähäisempi Saksan Itämeren jokien ja Lestijoen välillä (Mateus ym. 2016, 2021). Oletettavasti Perämeren isoista rakennetuista joista alkuperänsä saaneet nahkiaiset päätyvät aikuisina todennäköisemmin vaeltamaan Perämeren isoihin jokiin kuin Suomenlahden tai eteläisen Itämeren jokiin ja toisin päin.

Itämeren nahkiaispopulaation rakennetta voidaan selvittää genetiikan kautta tutkimalla, miten paljon jokien sisäinen geneettinen vaihtelu eroaa jokien välisestä vaihtelusta ja kasvaako jokien välinen vaihtelu etäisyyden myötä. Tutkimusaineistona voidaan käyttää aikuisia jokiin

nousevia nahkiaisia, toukkia tai syönnösvaellukselle joista lähteviä poikasia. Esimerkiksi voitaisiin selvittää, eroavatko Perämeren ja Suomenlahden nahkiaiskannat niin merkittävästi toisistaan, että niitä kannattaisi hoitaa eri kantoina, ja ovatko eteläisemmän Pohjanlahden nahkiaiset sekoitus näitä kahta. Tärkeää olisi myös hyödyntää geneettisistä tutkimuksista saatavaa tietoa ja sopia nahkiaisen kannanhoitotoimenpiteistä muiden Itämeren rannikkovaltioiden kanssa, jotta saman nahkiaispopulaation koostavien jokien kantojen hoitotoimenpiteitä voitaisiin arvioida luonnossa toiminnallisina kokonaisuuksina. Populaatiorakenteen selvittäminen voitaisiin aloittaa Suomen rannikkojoista Tornionjoelta Kymijoen laajentaa siitä koko Itämeren nahkiaisjokiin.

Vaihtoehtoisesti mereen vaeltavia vaelluspoikasia voitaisiin pyydystää ja merkitä ja seurata niiden jokiin paluuta merkkipalautusten perusteella. Sarellin ym. (1999) tekemässä tutkimuksessa merkittiin yhteensä 9433 nahkiaisen vaelluspoikasta Perhonjoella vuosina 1994–1996, ja vuosina 1994–1998 niistä havaittiin kolme Kalajoessa ja yksi Perhonjoessa 323 000 jokiin nousevaa nahkiaista tutkimalla. Poikasmerkintöjen on todettu tuottavan heikosti havaintoja myös huomattavasti aktiivisemmän kalastuksen kohteena olevien lohien ja taimenen osalta (Orell ym. 2018).

Nahkiaisen vaelluspoikasten pyynti on työlästä ja jää- sekä virtaamaolosuhteista riippuvaista, sillä osa nahkiaisista laskeutuu jo jäidenlähdön ja kevättulvan aikaan, jolloin ajepyyntiä (drift-pyyntiä) ei voi vielä tehdä jäiden ja roskien haitatessa pyyntiä (Aronsoo & Wennman 2012). Esimerkiksi Kalajoen Vääräjoella 1999–2003 suoritettujen ajepyyntien ja merkintä-takaisinpyyntikokeiden perusteella sivujoesta arvioitiin lähteneen vuosittain liikkeelle 54 000–1 073 000 poikasta. Vaelluspoikasten merkintä PIT-merkeillä (Passive Integrated Transponder) on siis mahdollista eikä aiheuta vaelluspoikasille huomattavaa kuolleisuutta tai haittaa (Mueller ym. 2006, Simard ym. 2017). Tarpeeksi suuren poikasmäärän pyytäminen ja merkitseminen sekä PIT-vastaanotinverkoston rakentaminen merkittävimpiin jokiin ja lukulaitteiden sijoittaminen vaatisivat huomattavia resursseja riittävien merkkipalautusmäärien saavuttamiseksi. Perimätutkimukset lienevät siis nahkiaisten kohdalla toimivampi keino kutuvaelluskäyttäytymisen maantieteen selvittämiseksi kuin merkintä-takaisinpyyntitutkimukset, joista saadaan aineistoa tyypillisesti hyvin niukasti ja joiden käynnistäminen on hyvin työlästä.

6.2.2. Genetiikka ja eDNA nahkiaisten ja pikkunahkiaisten erottelun apuna

Uusimman tutkimustiedon mukaan nahkiaisen ja pikkunahkiaisen oletetaan olevan saman lajin eri muotoja tai lajiutumisen eri vaiheissa. Itämeren jokiin nahkiainen on päässyt leviämään vasta viimeisimmän jääkauden loppupuolella, myöhemmin kuin eteläisemmän esiintymisalueensa elinympäristöihin. Nahkiaisen leviämisestä ja lajiutumisesta voitaisiin saada hyödyllistä taustatietoa selvittämällä, miten sisävesiemme eri järviin syönnösvaellukselle vaeltavat nahkiaiset eroavat sekä toisistaan että Itämerellä syönnöstävistä nahkiaisista. Oletettavasti järviemme nahkiaispopulaatiot ovat olleet osa samaa Itämeren nahkiaispopulaatiota vaeltaessaan nykyisten järvien alueille, kun ne vielä jääkauden loppuessa olivat osa Itämeren, ja jääneet loukkuun vaellusyhteyksien hävittyä maankohoamisen vuoksi. Nämä nahkiaispopulaatiot ovat siitä lähtien olleet eristyksissä sekä Itämerestä että muista järvistä ja niiden perusteella voitaisiin selvittää, miten nopeasti osapopulaatiot muodostavat geneettisiä eroavaisuuksia ollessaan täysin eristyksissä muista populaatioista.

Nahkiaisen ekotyyppi on päällepäin havaittavissa vain aikuisista yksilöistä. Aikuisia on mahdollista pyydystää esimerkiksi sähkökalastamalla nahkiaisen kutualueita myöhään syksyllä

kutuvaelluksen jälkeen tai keväällä heti jäiden lähdettyä ennen kutua, milloin molempia muotoja voi löytyä saman kutualueen tai jopa saman kutupesän sisällä (Lasne ym. 2010, Litts ym. 2023). Nahkiaismuotojen runsaussuhteiden ja esiintymisalueiden selvittäminen vesistökohtaisesti auttaisi nahkiaisen kannanhoito- ja suojelutarpeiden arvioinnissa, kuten on tehty esimerkiksi Inarijärven taimenkannoille (Swatdipong ym. 2013).

Souissi ym. (2022) löysivät Ranskan ja Brittein Saarten alueen jokien nahkiaisten ja pikkunahkiaisten perimässä kohtia, joissa esiintyvä muuntelu erotti ekotyypit toisistaan lähes poikkeuksetta, ja niiden risteymätkin olivat tunnistettavissa. Samojen geenimarkkereiden toimivuus Suomen vesistöjen nahkiaisekotyppien erottelijana on vielä selvittämättä. Eri ekotyypeille ominaisen perimän vesinäytteistä luotettavasti erotteleva eDNA-menetelmä mahdollistaisi niiden esiintymisen selvittämisen yksilöiden pyydystämistä edellyttäviä tunnistusmenetelmiä nopeammin ja varmemmin. Sitä voitaisiin käyttää esimerkiksi vaeltavan ekotyypin palautumisen seurantaan sellaisissa jokikohteissa, joista vaeltava nahkiainen on hävinnyt esimerkiksi vaellusyhteyden katkeamisen takia, mutta paikallista elämää viettävä pikkunahkiainen on säilynyt.

6.3. Ylisiirtojen ja toukkaistutusten tuloksellisuus

Nahkiaisten ylisiirtojen tuloksellisuutta on tutkittu erittäin vähän heikentyneistä nahkiaissaaliista huolimatta. Monilla joilla ylisiirtovelvoitteen tuloksellisuutta arvioidaan ainoastaan vuotuisen nahkiaissaaliin määrän perusteella, mikä ei ole tarkka mittari, koska jokeen nousevat ja saaliiksi saatavat nahkiaisat voivat olla toisissa joissa kutuneiden emojen jälkeläisiä (Aronsuu ym. 2019).

Kemi- ja Oulujoilla nahkiaisten ylisiirtojen tuloksellisuutta ei ole selvitetty esimerkiksi toukka- tai vaelluspoikastiheystutkimuksilla, eikä nykyisten ja vaihtoehtoisten ylisiirtokohteiden soveltuvuutta ole arvioitu. Oletettavasti tuloksellisuus on ollut ylisiirtojen mittakaavaan nähden heikkoa, sillä ylisiirrot kohdistuivat pitkään suurten vesivoimaloiden yläpuolisiin patoaltaisiin, vaikka ne eivät ole optimaalisia poikastuotantoalueita voimakkaan lyhytaikaissäännöstelyn ja monin paikoin voimakkaasti muokattujen rantavyöhykkeiden vuoksi (Hiltunen ym. 2013, Keränen 2022).

Lijoella ylisiirtokohteiden toukkatuotantoa, toukkien esiintymisalueita ja sopivimpien toukkatuotantoalueiden sijainteja arvioitiin 1980-luvulla (Hiltunen ym. 2013, Elinkeino-, liikenne- ja ympäristökeskus 2017). Martimojokeen vuosina 1980–1983 ylisiirrettyjen 11 230 nahkiaisen arvioitiin tuottaneen 130 000 1-vuotiasta toukkaa ja 19 500 mereen vaeltavaa poikasta (Partanen 1985). Vastaavat arviot jäivät 2000-luvulla toistetussa tutkimuksessa pienemmiksi (Liedes 2009). Lijoella on esitetty mahdollisuutta Puodinkosken voimalaitoksen toiminnan lopettamisesta ja vaellusyhteyden luomista sen kautta lijoen vanhaan luonnonuomaan nahkiaiselle soveltuville lisääntymispaikoille (Eurofins Ahma Oy 2021).

Perhonjoelta saatujen tutkimustietojen mukaan voimakkaasti rakennettuihin ja säännösteltyihin jokiin suoritettut nahkiaisten ylisiirrot eivät tuottaneet tarpeeksi toukkia kompensoimaan voimalarakentamisen aiheuttamia haittoja (Aronsuu ym. 2019). Ylisiirtoja on tehty myös Kokemäenjoessa sen sivu-uomien sopiviksi oletetuille kutualueille, mutta istutusten tuloksellisuus on ollut toukkatutkimuksien mukaan heikkoa tai olematonta (Honkasalo ym. 1991, Seppälä 2011).

Nahkiaisen viljelyä ja toukkien istuttamista on kehitetty Suomessa 1980-luvulta lähtien (Tuisku ym. 1988, Mäkelä & Kokko 1990). Kymen läänin joissa, Kokemäenjoella sekä Perhonjoella vuosina 1985–1988 tehtyjen istutuskokeilujen tulokset jäivät heikoiksi (Honkasalo 1990, Mäkelä 1990, Ojutkangas 1990b). Perhonjoella istutusaluetta pidettiin monipuolisten olosuhteiden vuoksi ihanteellisena nahkiaisen toukkatuotannolle, mutta näytepisteiden toukkatiheydet jäivät aluksi alle viidennekseen nahkiaisten luonnollisilta kutualueilta havaituista tiheyksistä. Vuosina 1998–2016 Perhonjoen toukkatiheydet olivat kohtalaisia, mutta vuosina 2017–2020, kun samoille alueille tuotiin lisäksi ylisiirrettyjä aikuisia nahkiaisia, löytyi toukkia selvästi enemmän (Vikström 2022). Toukkaistutuksista ja ylisiirrettyjen emojen kudusta peräisin olevia toukkia ja siten näiden toimenpiteiden tehokkuutta on mahdoton erottaa toisistaan ilman lisätutkimuksia.

Mittavista ylisiirroista huolimatta Iijoen nahkiaiskannan heikkeneminen jatkui, minkä vuoksi vuonna 2006 aloitettiin toukkaviljelykokeilut Rantakestilän hautomossa. Iijolla istutettiin vuosina 2006–2011 vuosittain noin 1–8 miljoonaa toukkaa, mutta istutusten tuloksellisuus jäi toukkakartoitusten mukaan heikoksi (Turpeinen 2012). Osa istutuspaikoista todettiin jälkeensä toukkatuotannolle huonosti soveltuviksi (Liedes 2009, Eurofins Ahma Oy 2021).

6.3.1. Ylisiirtojen tuloksettomuuden syitä

Vuoden 2023 alussa Kemijoen nahkiaisen ylisiirtovelvoitteessa oli vajausta nelinkertaisen vuosiselvityksen verran, minkä ei uskota kuroutuvan umpeen nykyisillä kannanhoitotoimenpiteillä. Kalatalousviranomaisen on esittänyt, että Kemijoella tulisi selvittää paremmin ylisiirtojen tuloksellisuutta ja mahdollisuuksia siirtää nahkiaisia sivujokiin alueille, jotka soveltuvat nahkiaiselle pääuoman nykyisiä istutusaluita paremmin (Elinkeino-, liikenne- ja ympäristökeskus 2023). On myös tarpeellista ottaa käyttöön muita kannanhoitotoimenpiteitä, jotka edistävät nahkiaiskannan elpymistä, kuten toukkien viljely- ja istutustoimenpiteitä sekä Isohaaran voimalaitosten ja kalateiden virtaamien säätelyä ylisiirrettävien nahkiaisten pyytämisen tehostamiseksi.

Myös Oulujoella voimalaitospatojen yli siirretyt nahkiaisat on pääosin vapautettu Merikosken ja Montan vesivoimalaitosten väliseen patoaltaaseen, ja lisäksi osa on vapautettu Montan alapuolelle laskevaan Muhosjokeen (Uusitalo ym. 2022). Oulujoen alueella on suositeltu tekemään perusteelliset elinympäristöselvitykset nahkiaiselle soveltuvista kutu- ja toukkatuotantoalueista, sekä pohtimaan vaihtoehtoisia kannanhoitomenetelmiä kuten nahkiaisten siirtämistä viereisiin, esteettömiin jokiin (Härkönen ym. 2023). Myös Utosjokea on ehdotettu ylisiirtokohteeksi, sillä siellä arvioidaan olevan runsaasti soveltuvia kutu- ja toukkatuotantoalueita (Hiltunen ym. 2013). Vaikka Utosjoki sijaitsee ylisiirtovelvoitealueen yläpuolella, saattaisivat sinne kohdistettavat ylisiirrot parantaa ylisiirtovelvoitteesta kokonaisuutena syntyvää poikastuotantoa siitähän huolimatta, että vaelluspoikaset joutuvat Utosjoesta vaeltamaan useamman padon ja patoaltaan ohi merelle päästäkseen.

Perhonjoen ylisiirtojen heikon tuloksellisuuden syiksi arvioitiin ylisiirrettyjen aikuisten liian vähäinen määrä, vapautuksen jälkeinen ja talvehtimisaikainen voimakas saalistuspaine sekä kutu- ja poikastuotantoalueiden heikko tila (Aronsuu ym. 2019). Myös Kokemäenjoella harjoitettujen ylisiirtojen tuloksettomuuden syyt ovat jääneet todentamatta, mutta syiksi epäiltiin soveltuvan elinalueen vähäisyyttä, voimakkaita virtausvaihteluja ja vedenlaadun vaihtelua (Seppälä 2011). Toukkaselvitysten yhteydessä on tehty ylisiirtokohdesuosituksia, mutta niitä ei ole juuri noudatettu, ja muutamien toteutettujen ylisiirtojen tuloksellisuus on selvittämättä

(Honkasalo ym. 1991, Seppälä 2011, Länsi-Suomen kalatalouskeskus 2021). Kokemäenjoen huonosti tunnettuja nahkiaissaaliita ja -kannan tilaa on määrä seurata tarkemmin ja arvioida Kokemäenjoen nahkiaisen taloudellista merkitystä (Länsi-Suomen kalatalouskeskus 2021).

Ylisiirrot eivät siis yksinään ole toimiva kannanhoitoratkaisu, jos ylisiirtokohteiden kutu- ja poikastuotantoalueet eivät ole nahkiaisen vaatimusten mukaisessa kunnossa. Lisäksi patojen ja patoaltaiden vaikutus alasvaeltavien poikasten selviytymiseen voi pienentää ylisiirtojen tuloksellisuutta merkittävästi. Ylisiirtojen tuloksellisuus on todennäköisesti samansuuntaista myös Perhonjokea suuremmissa rakennetuissa ja säännöstellyissä joissa, mutta tarkemmat arvioinnit tulisi suorittaa jokikohtaisesti.

Esimerkkejä jokikohtaisista arvioinneista on maailmalta niukasti, mutta ne ovat rohkaisevia. Close ym. (2009) seurasivat yhteensä yli 2600:n Tyynenmeren nahkiaisen (*Entosphenus tridentatus*, Pacific lamprey) ylisiirron tuloksellisuutta Yhdysvaltojen Columbia-joen Umatilla-nimisessä sivujoessa. Sen nahkiaiskanta oli lähes kokonaan hävinnyt lukuisten matalien ylivirtauspatojen sekä suoranaisten myrkytysten vuoksi. Vapautuksen jälkeen Tyynenmeren nahkiaiset löysivät sopivat kutupaikat ja alkoivat lisääntyä tehokkaasti joen yläjuoksun alueella, mutta alajuoksun padotuilla ja merkittävästi ihmistoiminnan muokkaamilla alueilla toukkatiheydet olivat heikkoja. Vaelluspoikasten määrä kasvoi huomattavasti seurantajakson aikana, kuten myös jokeen palaavien aikuisten määrä, mutta vasta pidempiaikaisella seurannalla voidaan erottaa ylisiirtojen tuloksellisuus joen luontaisesta vaihtelusta.

Ylisiirtojen tuloksena Umatilla-joen toukkatuotanto kasvoi huomattavasti, vaikkakin padotuilla ja vahvasti säännöstellyissä jokiosuuksilla toukkatuotantoa ei saatu käynnistettyä. Seurantajakson aikana aikuisten nahkiaisten paluussa nähtiin alustavaa kasvua, mutta oletettavasti lukuiset matalat ylivirtauspadot haittasivat edelleen luonnollisesti lisääntyvän ja itseään ylläpitävän kannan muodostumista. Jackson ja Moser (2012) selvittivät myöhemmin telemetriaseurannan avulla, miten padot vaikuttavat nahkiaisten nousuun. Heidän mukaansa joen kaksi alinta patoa olivat vaikeimpia ohittaa. Niistä toinen päädyttiin purkamaan ja toiseen rakennettiin ohitusratkaisuja, jotka paransivat nahkiaisten padon läpäisyä moninkertaisesti.

Umatilla-joen esimerkki osoittaa, että kannanhoitotoimenpiteiden tuloksellisuuden varmistamiseksi tarvitaan kattavia seurantoja sekä kohdekohtaisten pullonkaulojen selvittämistä ja niiden poistamista. Samaan jokisysteemin kuuluvaan Snake-jokeen tehdyt ylisiirrot ovat niin ikään kasvattaneet poikastuotantoa ja Hess ym. (2022) väittävät ylisiirrettyjen Tyynenmeren nahkiaisten tuottavan enemmän poikasia kuin luonnollista reittiä alueelle vaeltavien yksilöiden. Hess ym. (2023) havaitsivat, että Columbia-joen ylisiirto-ohjelmat ovat auttaneet poikastuotannon kasvattamisessa, mikä näkyy sekä kohonneina toukkamäärinä istutusalueilla että mereen vaeltavien poikasten määrän kasvuna.

6.3.2. Toukkaistutusten tuloksettomuuden syitä

Istutusten tuloksellisuuteen vaikuttavat istutuskohteiden valinta, ympäristötekijät, toukkien kunto sekä istutustekniikka. Oikein suunniteltuina toukkaistutukset voivat osoittautua hyvin tulokselliseksi. Istutettaessa toukilla tulee olla nopea pääsy kaivautumiselle sopivaan pehmeään sedimenttiin, jotta ne eivät joudu uimaan pitkiä aikoja vapaassa vedessä pelloille alttiina. Istutuspaikan sopivuuden varmistaminen sekä istutuksen suorittaminen veneestä loppoletkulla suoraan pohjan tuntumaan vähentävät saalistuksen kohteeksi joutumisen riskiä (Vikström 2002, Turpeinen 2012). Istutusten suorittaminen yöllä voi parantaa toukkien

selviämismahdollisuuksia, sillä petojen on pimeällä vaikeampi havaita vedessä uivia toukkia. Esimerkiksi lohen smolttien on havaittu selviävän alasvaellusmatkastaan paremmin, kun ne vapautetaan pimeään aikaan (Vollset ym. 2017, Glover & Stephen 2023).

Istutuspaikan sopimattomuus nahkiaisen toukille oli yleisin syy istutusten heikolle tulokselle (Mäkelä & Kokko 1990, Turpeinen 2012). Toukille sopivaa pehmeää sedimenttiä tulisi olla riittävän suurialaisena ja istutuskohdan välittömässä läheisyydessä (Turpeinen 2012). Yleisesti patoaltaisiin tehdyt istutukset eivät ole olleet menestyksekkäitä (Törrönen & Kokko 1988, Mäkelä & Kokko 1990). Myös vahvasti vaihtelevien virtaamien sekä vedenlaadullisten tekijöiden on koettu vaikuttavan toukkien selviämiseen. Toukat saattavat siirtyä sopivampaa elinympäristöä etsiessään virtausten mukana pitkälle alavirtaan. Kaivautumisalustaa etsivä sokea toukka on pedoille helppo saalis, etenkin jos virtaaman äkillinen muutos on pakottanut toukan liikkeelle valoisaan aikaan.

Istutetun mädin ja toukkien löytäminen seurannoissa on usein vaikeaa, sillä toukat ovat vielä ensimmäisenä syksynä pieniä (8–20 mm) ja ne usein lähtevät liikkumaan istutuspaikalta alavirtaan virtauksen mukana ja/tai aktiivisesti uimalla (Vikström 2002, 2022). Lisäksi tulvavirtaamat ja lyhytaikaissäännöstelyn tuottamat äkilliset virtaamapiikit voivat liikuttaa toukkia pitkin vuotta. Tämän vuoksi toukkia voi löytyä hyvin epätasaisesti ja laajalta alueelta istutuspaikalta alavirtaan, jolloin istutustoukkien hengissä selviämisen arviointi sedimenttiä istutuspaikan läheisyydestä seulomalla on hyvin epävarmaa, ja toisaalta riittävän laajojen alueiden seulominen on hyvin työlästä (Vikström 2022). Istutusten tuloksellisuuden pitäisi kuitenkin näkyä muutaman vuoden päästä toukkien ja syönnösvaellukselle lähtevien vaelluspoikasten kasva-neessa määrässä, mikäli istutuspaikan läheisyydestä on löytynyt toukkatuotannolle sopivaa elintilaa.

Onko toukkien istuttaminen sen verran tuottavampaa ylisiirtoihin verrattuna, että se on lisävaivan arvoista? Kannanhoitotoimenpiteen valinta riippuu kohteen elinympäristöstä ja nahkiaiskannan elvyttämien vaiheesta. Istutettujen toukkien kuolleisuus on todennäköisesti suurempaa kuin joessa luonnollisesti kuoriutuneilla, sillä viljelyteknisistä rajoitteista johtuen osa istutettavista toukista on liian pieniä sedimenttiin kaivautuakseen (Aronsuu & Virkkala 2014). Viljeltyjen toukkien kunto ei myöskään aina ole parasta luokkaa, mikä heikentää toukkien selviytymistä (Aronsuu ym. 2019). Kujawa ym. (2018) kehittivät nahkiaisen toukkien kasvatusta siten, että niitä voitiin ruokkia viljelylaitoksella ja ne kasvoivat 30 päivässä 25 mm mittaisiksi. Jos menetelmän jatkokehittäminen sallii suurten toukkamäärien tuottamisen, se voisi parantaa istukkaiden selviytymistä huomattavasti (Lampman ym. 2021). Toukkaistutukset voivat olla ylisiirtoja tuloksellisempi menetelmä, jos otollisten toukkaelinympäristöjen lähellä ei ole aikuisten nahkiaisen talvehtimiselle tai kudulle sopivia alueita. Istutukset ja ylisiirrot tulisi kuitenkin lopettaa siinä vaiheessa, kun olosuhteet luonnolliselle elinkierrolle vaellusyhteyksineen ja kutu- ja toukkatuotantoalueineen on palautettu.

6.3.3. Tutkimusehdotuksia istutusten tuloksellisuuden selvittämiseksi

Suomen suurilla rakennetuilla joilla tehdään vuosittain mittavia aikuisten nahkiaisten ylisiirtoja ja toukkien istutustoimia, mutta niiden tuloksellisuudesta ei ole tietoa. Nahkiaiskannan tilan seuranta syönnösalueella merellä on nykytekniikalla hankalaa ja kallista, joten tietoa olisi helpommin saatavilla elinkierron jokivaiheesta. Joesta syönnösalueelle vaeltavien poikasten määrä on hyvä mittari kertomaan joen toukkatuotannosta. Yhdistettynä lähialueen jokien aikuisten nahkiaisten saalistilastoihin se kertoo karkealla tasolla syönnösvaelluksen aikaisesta

kuolleisuudesta. Jokikohtainen vaelluspoikasmäärien säännöllinen seuranta vaatii paljon resursseja ja asiantuntevaa työvoimaa. Sekä vaelluspoikasmäärien seurantatiedon että aikuisten nahkiaisten saalistilastojen tuottaminen tulisi sisällyttää nahkiaista koskeviin suurten rakennettujen jokien kalatalousvelvoitteisiin.

Pienemmillä vapaasti virtaavilla joilla nahkiaisien saalistilastointia joko ei ole lainkaan tai se perustuu harvalukuisilta nahkiaisienpyytäjiltä saataviin saalisraportteihin. Mikäli nahkiaistuantantoa ja -saalista halutaan näissä kohteissa kasvattaa, tulisi ensin selvittää jokikohtaiset ongelmakohdat, toteuttaa niihin vaikuttavia kunnostustoimenpiteitä ja seurata toimenpiteiden tuloksellisuutta saalistilastojen lisäksi myös toukka- ja/tai vaelluspoikastutkimuksin.

Toukkatuotantoa voi tutkia selvittämällä sedimenttiin kaivautuneiden toukkien lukumääriä sedimenttikaivauksien avulla (Ojutkangas 1990a, Aronsuu & Wennman 2012). Menetelmällä on hyvin työlästä tuottaa tietoa toukkatuotannosta suuressa mittakaavassa (esimerkiksi koko joen osalta), mutta paikallisesti käytettynä se on hyvinkin käyttökelpoinen mittari ylisiirtojen ja istutustoiminnan tuloksellisuuden seuraamiseen. Sedimenttikaivausten ohella nahkiaisien toukkien tiheyttä on mahdollista tutkia myös sähkökalastamalla, sillä toukat elävät pääasiassa matalassa vedessä (Moser ym. 2007, Silva ym. 2014). Sähkökoekalastus on hyvin yleinen tapa tutkia koskialueiden kalastoa, ja samalla välineistöllä tehtävä oleva nahkiaisien toukkamäärien seuranta on mahdollista yhdistää muuhun kalastoon kohdistuvien seurantojen yhteydessä tehtäväksi. Sähkökoekalastamalla on samassa ajassa katettavissa huomattavasti laajempi alue kuin sedimenttikaivauksilla. Onnistunut sähkökoekalastusseuranta vaatii kuitenkin melko kirkasta vettä, sillä toukkien havaitseminen ja haaviminen sameasta tai tummasta vedestä on haastavaa.

Sedimenttikaivausmenetelmä ja sähkökoekalastaminen ovat aikaa vieviä ja työläitä, minkä lisäksi toukkakeskittymien sijainnit voivat vaihdella huomattavasti esimerkiksi tulvien seurauksena. Toukkien esiintymisalueita voitaisiin mahdollisesti selvittää näitä menetelmiä kustannustehokkaammin eDNA:n avulla, sillä eDNA-menetelmä ei vaadi tarkasti toukkatuotantoalueelle osumista. Yksinkertaista kyllä-ei-esiintymistietoa tuottavat eDNA-kartoitukset sopivat alkuselvityksiin, kun halutaan tietää, missä joen osissa nahkiaista ylipäättään esiintyy, ennen kuin alueilla suoritetaan tarkempia toukkakartoituksia. Vain muutamaa poikkeusta lukuun ottamatta nahkiaisien toukka-alueita ei ole tutkittu 1980-luvun jälkeen, ja eDNA-kartoitukset voisivat tehokkaasti antaa päivitettyä tietoa nahkiaisien levinneisyydestä Suomen sisävesistöissä sekä toukkatuotantoalueiden karkeasta sijainnista jokien sisällä. eDNA-menetelmä on havaittu toimiviksi seurantamenetelmäksi merinahkiaisien (Baltazar-Soares ym. 2022) ja nahkiaisien (Zancolli ym. 2018, Ostberg ym. 2019, Lynch 2023) esiintymisalueiden selvittämiseen. eDNA-menetelmän kehittyessä sen avulla saattaa olla mahdollista tuottaa tietoa myös toukkatiheyksistä.

Ylisiirrettyjen aikuisten nahkiaisten käyttäytymistä joessa voidaan tutkia telemetrian avulla (Aronsuu ym. 2015). Telemetriatutkimuksissa tutkittavaan eläimeen asennetaan yksilöllistä radio- tai akustista signaalia lähettävä laite, jonka avulla voidaan selvittää eläimen liikehdintää lähettimen käydessä maastoon asennettujen vastaanottimien kuuluvuusalueella tai liikuteltavan vastaanottimen tullessa lähettimen signaalin kuuluvuusalueelle (Sutela ym. 2018). Vastaanottimet tunnistavat lähettimen yksilöllisen tunnisteen mahdollistaen eläimen seurannan yksilötasolla; seurannan maantieteellinen tarkkuus ja kattavuus riippuu vastaanotinverkoston tiheydestä ja laajuudesta. Tutkimusmenetelmänä telemetria ei ole uusi (Orell ym. 2018), mutta sitä on hyödynnetty nahkiaisien käyttäytymisen tutkimuksissa hyvin vähän; pääasiassa on

tutkittu kutuvaeltavien nahkiaisten vaellusesteiden ja kalateiden läpäisyä (esim. Lucas ym. 2009, Aronsuu ym. 2015, Tummers ym. 2016). Radiotelemetrialla voitaisiin selvittää, löytävätkö ylisiirretyt nahkiaisat talvehtimispaikkoja, selviävätkö ne kevään kutuaikaan asti, löytävätkö ne tiensä kutuun soveltuville koskialueille ja kuinka laajalla olevia kutuympäristöjä niiden on mahdollista saavuttaa ylisiirtopaikalta. Mahdollista olisi myös vertailla patoaltaisiin ja koskialueille ylisiirroissa vapautettujen nahkiaisemojen käyttäytymistä ja hengissä säilymistä.

Toukkia ja vaelluspoikasia voidaan myös tutkia perinteisellä merkintä-takaisinpyyntimenetelmällä. Merkkien palautusprosentit ovat nykyisin hyvin alhaisia jopa lohikaloilla, jotka ovat kotijokiuskollisia ja siten todennäköisemmin palaavat merkintäjokeensa havaittavaksi (Orell ym. 2018). Nahkiaisien tapauksessa merkkien palautuksesta tiedottamisen pitäisi kattaa laajoja alueita, jopa useita valtioita. Lisäksi merkintäkokoisten vaelluspoikasten pyynti on työlästä, etenkin kun merkintäpyyntejä tulisi tehdä monella joella samanaikaisesti riittävän suuren merkintämäärän saavuttamiseksi (Sarell ym. 1999). Merkintätutkimuksien laajuutta ja kustannus-hyötysuhdetta tulisi arvioida huolellisesti ennen merkintöjen aloittamista. Merkittäväksi pyydetävästä vaelluspoikasjoukosta voitaisiin lisäksi selvittää vakaiden isotooppien avulla eri toukkatuotantoalueilta peräisin olevien toukkien suhteellisia osuuksia, jos eri toukkatuotantoalueilta kerättyjen toukkien välillä löytyy selkeitä eroja isotooppikoostumuksessa.

6.4. Vaellusesteiden ohitusratkaisujen toimivuus

Kannanhoitotoimenpiteiden haasteita lisää entisestään se, että jokien vaellusesteisiin rakennetut ohitusratkaisut eivät useimmiten sovellu nahkiaiselle. Perinteiset tekniset kalatiet soveltuvat huonosti nahkiaisien noustavaksi, sillä ne on lähes poikkeuksetta suunniteltu uintikyvyllään vahvempien lohikalojen tarpeisiin ja niiden virtausnopeudet ja nousukulmat ovat nahkiaiselle liian suuria (Laine ym. 1998, Sjöberg 2011). Kalatiet on usein myös tehty betonista, joka kuluu vuosien saatossa, ja huokoiseksi kuluneeseen betonipintaan on nahkiaisien vaikea kiinnittyä imukupillaan lepoa varten. Myös teknisten rakenteiden terävät kulmat vaikeuttavat kiinnittymistä, etenkin, jos ne ovat kalatien raon kohdalla, jossa virtaus on suurimmillaan. Esimerkiksi Perhonjoella tavoitellaan kalateiden toimivuuden parantamista siten, että nahkiaisien itsenäinen nousu onnistuisi riittävässä määrin eikä ylisiirroille olisi enää tarvetta (Aronsuu ym. 2019). Nousuhaasteiden selvittäminen ja havaittujen haasteiden helpottaminen on tuottanut parempia padon ylitysprosentteja ainakin Umatilla-joella (Jackson & Moser 2012).

Nahkiainen pystyy nousemaan hyvinkin jyrkkiä kaltevuuksia virrannopeuksien ollessa sopivan alhaisia (Laine ym. 1998), mutta toisaalta ohitusratkaisun liian alhainen houkutusvirtaama vaikeuttaa sen löytämistä (Williams ym. 2012, Foulds & Lucas 2013). Kalatien pohjaan asennettavat apurakenteet, kuten harjakset, voivat lepopaikkoja tarjotessaan mahdollistaa nahkiaisien nousun kovemmillaakin virtausnopeuksilla (Sjöberg 2011, Sutela ym. 2012b, Aronsuu ym. 2019). Kalajoen Vivunkummun pohjapadolla toteutetun telemetriatutkimuksen mukaan nousevat nahkiaisat valitsivat kahdesta vaihtoehdosta luonnonmukaisen kalatien teknisen sijaan, ja saattoivat jäädä luonnonmukaiseen kalatiehen oleskelemaan pidemmäksikin aikaa (Tuohino ym. 2008, Aronsuu 2015).

6.4.1. Kalatie- ja telemetriatutkimuksista apua ohitusratkaisujen toimivuuden selvittämiseen

Toimivan ohitusratkaisun suunnittelun kannalta olisi tärkeää tietää enemmän nahkiaisen nousuvaellukseen liittyvistä fyysisistä rajoitteista ja nahkiaisten käyttäytymisestä ennen vaellusasettää ja ohitusratkaisua, sen lävitse uinnin aikana ja sen jälkeen (Lucas ym. 2021). Esimerkiksi kirkkaiden valojen on havaittu hidastavan nahkiaisten nousua (Aronsuu ym. 2015), joten ohitusväylään osuvan valaistuksen minimoimiseen tulee kiinnittää huomiota. Kokeellinen tutkimus kalateiden erilaisten pintojen, kuten luonnonkivialustan ja betonin, sekä erilaisten virtaamien ja nousukulmien vaikutuksesta nahkiaisen nousuun kalatiessä auttaisi arvioimaan nykyisten kalateiden toimivuutta nahkiaiselle. Tärkeää olisi myös selvittää, miten esimerkiksi ohitusratkaisuun kohdistetut virtaamapulssit voisivat aktivoida nahkiaisten nousua ja miten kalateitä kokonaisuuksina voisi kehittää nahkiaisen tarpeisiin soveltuvimmiksi. Foulds ja Lucas (2013) havaitsivat, että nahkiaiset eivät käyneet kalatien suulla, kun virtaama oli alhainen, mutta virtauspiikit aktivoivat niitä nousemaan kalatiehen. Virtaamapulssit voisivat siis olla houkuttelevampia kuin tasainen alhainen virtaama, etenkin jos pulssit ajoitetaan pimeään aikaan nahkiaisten ollessa muutenkin aktiivisimmillaan.

Virtaamapulssien vaikutusta nahkiaisen nousuaktiivisuuteen ja kalatien läpäisemiseen voitaisiin tutkia lisää telemetriamenetelmin. Aronsuu ym. (2019) tutkivat Perhonjoen Kaitforsin vesivoimalapadon ja Kalajoen Vivunkummun pohjapadon kalateiden toimivuutta radiotelemetrialla. Telemetrialla on myös selvitetty nahkiaisen käyttäytymistä vaellusesteen alapuolella kalatien optimaalisen sijainnin selvittämiseksi (Kerr ym. 2023) ja jokeen nousevien aikuisten nahkiaisten kannan kokoarvion tarkentamiseksi (Jubb ym. 2023). Nahkiaisen vaelluspoikasten alasvaellusta on tutkittu äärimmäisen vähän telemetrian avulla vaelluspoikasen pienen koon vuoksi. Esimerkiksi ohitusratkaisujen käytöstä vaelluspoikasten alasvaelluksen aikana ei ole lainkaan tietoa. Vasta hiljattain on kehitetty niin pienikokoinen ja kevyt akustinen telemetrialähetin (0,08 g), että se voidaan asentaa 120–160 mm mittaiselle (1,8–7,0 g) nahkiaisen vaelluspoikaselle haittaamatta sen uintikykyä (Mueller ym. 2019). Liedtke ym. (2022) ovat ehdineet soveltaa uutta teknologiaa poikasten alasvaelluksen selvittämiseen Yakima-joessa, missä he havaitsivat tyynenmerennahkiaisten saapuvan padoille pimeään aikaan, viettävän padoilla keskimäärin alle 20 minuuttia ja vaeltavan pääasiassa keskenään samaan tahtiin.

Suomessa vastaavilla tutkimuksilla voitaisiin selvittää, miten nahkiaisen vaelluspoikaset selviävät rakennettujen jokien alasvaellushaasteista. Jos havaitaan, että vesivoimaloiden ohitus ei aiheuta merkittävää kuolleisuutta alasvaelluksen aikana, voitaisiin harkita aikuisten nahkiaisten ylisiirtämistä ja/tai viljeltyjen toukkien istuttamista useampienkin patojen yläpuolella oleviin kohteisiin, jos sieltä löytyy patoaltaita sopivimmat olosuhteet nahkiaisen toukkatuotannolle. Lisäksi voitaisiin selvittää, miten vaelluspoikasen käyttäytyy jokisuulla ja merellä syönnösvaelluksensa alkuvaiheessa. Nykyteknologialla pienen akustisen lähettimen patterin kesto on noin 18 päivää. Esimerkiksi Perämeren pohjukassa Kalixjoen, Tornionjoen ja Kemijoen nahkiaiset saapuvat samalle syönnösalueelle, ja niiden liikehdintää merisyönnöksensä alkuvaiheilla voisi seurata rajanylisenä yhteistyönä koko Perämeren pohjukan kattavalla vastaanotinverkostolla.

7. Suosituksia ja jatkotutkimustarpeita

Suomen rannikkojokien nahkiaissaaliit ovat heikentyneet suuresti jokien voimakkaan muok-
kaamisen jäljiltä. Vaikka nahkiaissaaliissa on luontaisesti runsasta vuosittaista vaihtelua, viit-
taavat pitkäaikaiset saalistilastot heikkenemisen johtuvan muusta kuin lajille luontaisesta vaih-
telusta. Pyydettävissä olevan kannan ylläpitämiseksi Itämeren nahkiaiskanta vaatii hoitotoi-
menpiteitä, joita onkin tehty 1980-luvulta lähtien aikuisten nahkiaisten ylisiirtojen, toukkaistu-
tusten ja elinympäristökunnostusten muodossa. Nykyiset kannanhoitotoimenpiteet eivät kui-
tenkaan ole palauttaneet nahkiaiskantoja ja -saaliita entisiin suuruusluokkiinsa, joten kannan-
hoitotoimenpiteiden tuloksellisuuden uudelleenarvioinnin tarve on ilmeinen.

Uudelleenarvioinnin pohjaksi on tärkeää hankkia tutkimustietoa nahkiaisen elinkierron kai-
kista vaiheista, niihin liittyvistä haasteista ja nykyisten kannanhoitotoimenpiteiden toimivuu-
desta näiden haasteiden ratkaisemiseksi. On erityisen tärkeää selvittää jokikohtaisesti, mitkä
tekijät toimivat nahkiaisen eri elinvaiheiden pahimpina pullonkauloina ja miten niitä voitaisiin
poistaa juuri kyseisessä joessa. Oleellista on muodostaa kattava kokonaiskuva nahkiaisen
kaikkiin elinvaiheisiin kohdistuvista haasteista ja niihin kohdistuvien toimenpiteiden toimivuu-
desta, sillä epäonnistuminen yhdessäkin elinkierron vaiheessa tarkoittaa epäonnistumista ko-
konaisuudessa.

Nahkiaisen noin seitsemän vuoden elinkierto on pitkä, minkä vuoksi matka seuranta- ja tutki-
mustiedoista nahkiaisen ympäristövaatimusten, niihin liittyvien haasteiden sekä haasteiden
ratkaisujen toimivuuden syvälliseen tuntemukseen on pitkä. Syvällistä tuntemusta kuitenkin
tarvitaan, jotta jokikohtaisesti sopivimmat kannanhoitotoimenpiteet voitaisiin selvittää ja
panna täytäntöön Itämeren nahkiaiskannan elvyttämiseksi.

Nahkiaiselle olisi tärkeä määrittää sellaiset maantieteelliset kannanhoitoyksiköt ja hoitotoi-
menpiteet, jotka parhaalla mahdollisella tavalla säilyttävät lajin perimän monimuotoisuuden
ja ottavat huomioon nahkiaisten liikkumisen eri jokien välillä. Kannanhoitoyksiköt tulee määri-
tellä perimätutkimustuloksiin perustuen. Niiden valossa voidaan esimerkiksi määrittellä maan-
tieteellinen alue, jolta emoja tulisi hankkia viljelykannan perustamista varten, tai alue, jolle tie-
tyltä alueelta peräisin olevista emoista tuotettuja toukkia voidaan istuttaa. Nahkiaisen Itäme-
ren populaatorakenteen ja perinnöllisen muuntelun määrän selvittäminen antaisi tietoa nah-
kiaisten liikkuvuudesta ja populaatiokoon historiallisesta luontaisesta vaihtelusta, mikä voisi
vaikuttaa kannanhoitotoimenpiteiden määrittämiseen, esimerkiksi kohdentaen niitä laajem-
min koko elinalueen tilaan vaikuttaviksi nykyisten yksittäisten jokien sijaan. Kotijokiuskotto-
muuskäsityksen pitäessä paikkansa ovat keskenään läheiset nahkiaisjoet ja niistä Itämerelle
selviävien vaelluspoikasten määrät kytköksissä toisiinsa, ja niiden hoito on suunniteltava yh-
teisesti.

Suurten joet, jotka ovat usein padottuja, uskotaan houkuttelevan enemmän kudulle nousevia
nahkiaisia kuin pienten, usein vapaana virtaavien jokien. Pienten jokien nahkiaistuotantoalu-
eet saattavat kannatella Itämeren nahkiaiskantaa kokoonsa nähden merkittävästikin, jos suur-
ten rakennettujen jokien patojen yli siirretyt nahkiaisemot eivät tuota merkittävässä määrin
mereen asti selviäviä vaelluspoikasia. Suuret padotut joet voivat siis pahimmassa tapauksessa
toimia nahkiaispopulaation ”ekologisina loukkuina”. Perämeren kolme suurinta jokea, Kemi-,
li- ja Oulujoki, luultavasti houkuttelevat suuren osan Perämeren nahkiaisista patojensa alle,
joten näiden jokien kannanhoitotoimenpiteiden tarkka arviointi ja tuloksellisuuden paranta-
minen olisivat suuria askelia koko Perämeren ja mahdollisesti suuremman alueen

nahkiaispopulaation tilan parantamiseksi. Yhteistyön kehittäminen Ruotsin sekä muiden Itämeren rannikkovaltioiden kanssa auttaa muodostamaan koko Itämeren nahkiaispopulaation kattavat seurantamenetelmät ja niiden perusteella muodostettavat kannanhoitoyksiköt ja -toimenpiteet. Vaikka nahkiaisien pyynti tuskin on merkittävä nahkiaiskantoja heikentävä tekijä, myös nahkiaisien pyynnin ohjausta tulisi tarkastella kokonaisuutena ja pyrittävä nykyistä kattavampaan ja säännöllisempään saaliiden seurantaan pyynnin kestävyuden varmistamiseksi.

Rakennetuissa joissa toteutettavien kannanhoitotoimenpiteiden tehokkuus tulisi selvittää tutkimalla, miten paljon jokiin ylisiirrettävät tai toukkina istutettavat yksilöt tuottavat mereen vaeltavia poikasiasia. Nahkiaiselta oletettavasti puuttuvan kotijokihakuisuuden vuoksi joen tuottavuuden mittarina tulisi käyttää mereen pääsevien vaelluspoikasten määrää, sillä se kertoo tarkimmin nahkiaisien koko jokivaiheen eli kudun, toukkien kehittymisen ja alasvaelluksen onnistumisesta. Suurelta toukkamäärät toukkatuotantoalueilla eivät vahvista Itämeren nahkiaiskantaa, jos niistä vain pieni osa löytää tiensä Itämeren syönnösalueille asti. Vaelluspoikasmäärien seurantaa on onnistuttu toteuttamaan ennenkin sen työläydestä ja haastavista olosuhteista huolimatta. Nahkiaiskannoiltaan heikentyneissä vapaasti virtaavissa joissa tulisi arvioida, onko niiden kutu- ja toukkatuotantoalueilla tapahtunut nahkiaiselle haitallisia muutoksia esimerkiksi vedenlaadussa.

Työläiden vaelluspoikasseurantojen lisäksi keinoja kannanhoitotoimenpiteiden tuloksellisuuden arviointiin ovat esimerkiksi toukkatutkimukset ylisiirto- ja toukkaistutusalueilla. Potentiaalisten talvehtimis-, kutu- ja toukkahabitaattialueiden määrittäminen sekä lyhytaikais sääntelyyn vaikutuksien selvittäminen auttaisivat nahkiaisien kannanhoitotoimenpiteiden ja ylisiirtojen tuloksellisuuden parantamisessa. Ylisiirto- ja toukkaistutuskohteiden soveltuvuuden uudelleenarviointi eDNA- ja pohjanlaatatutkimuksin voisi parantaa ylisiirtojen tuloksellisuutta. Vaelluspoikasten selviytymistä voimaloiden ja muiden vaellusesteiden ohi tulisi selvittää telemetriatutkimuksin, jotta vaellusesteiden vaikutusta merelle asti pääsevien poikasten määrään ja ohitusratkaisuiden tarvetta voidaan arvioida.

Suomen rannikkojokien nykyolosuhteiden soveltuvuus nahkiaisien tarpeisiin tulisi selvittää ja soveltuvien olosuhteiden vakaus turvata. Vesistöjen säännöstelykäytännöissä tulisi huomioida nahkiaisien toukkien selviämisen turvaaminen. Aikuisten nahkiaisten ylisiirtoja ja toukkaistutuksia ei tulisi tehdä voimakkaasti säännöstelyihin vesistöihin, vaan suosia luonnolliset virtaamaolosuhteet omaavia elinympäristöjä. Alivirtaaman minimitasen nostaminen ja nollavirtaamien poistaminen on tarpeellista rakennetuissa joissa laajasti, jos niiden piirissä halutaan luoda nahkiaiskantojen tilaa merkittäväällä tavalla parantava määrä poikastuotantoalueita. Vaellusesteiden ohitusratkaisujen toimivuutta nahkiaiselle tulisi arvioida kokeellisilla tutkimuksilla niin aikuisten kutunousun kuin poikasten alasvaelluksen näkökulmasta.

Useissa virtavesissä rakentamisella aiheutetut vaikutukset ovat niin mittavia, että virtavesiekosysteemin ja -lajiston palautuminen luontaiseksi ei ole mahdollista ja elinympäristön palautumiseen ekologiselta tilaltaan luonnontilaa vastaavaksi vaatisi valtavia kunnostustoimia. Tällaisissa tapauksissa tulee harkita virtavesikunnostuksiin ja nahkiaisien kannanhoitotoimenpiteisiin suunnattujen resurssien ohjaamista muuhun samankaltaiseen vesistöön, missä toukkatuotannon palauttaminen ei vaadi yhtä suuria toimenpiteitä kuin voimakkaasti muutetuissa vesistöissä (Kujala ym. 2021). Ekologisen kompensaation mahdollisuus on toistaiseksi luonnonsuojelulaissa vapaaehtoista (Luonnonsuojelulaki 9/2023 §101), mutta tulevaisuudessa kompensaatiohyvityksen siirto toiselle vesistöalueelle voisi etenkin nahkiaisien kohdalla olla

sopiva ratkaisu, mikäli nahkiaisien perimätutkimuksilla selvitettyt kannanhoitoyksiköt kattavat useita jokia.

Pitkällä aikavälillä luonnonvaraisen elinkierron palauttaminen on ainoa kestävä ratkaisu nahkiaiskantojen elvyttämiseksi. Nahkiaisien kutunousun ja turvallisen alasvaelluksen mahdollistavat vaellusratkaisut sekä jokiuomien virtaamaolosuhteiden kehittäminen luontaisemmiksi ovat keskeisimmät nahkiaisien luonnonvaraisen elinkierron palautumisen edellytykset rakenteissa vesissämme. Niiden myötä nahkiaisien uhanalaisuusluokitus voi kohentua silmälläpidettävästä elinvoimaiseksi.

Viitteet

- Abersons, K. & Birzaks, J. 2014. River lamprey, *Lampetra fluviatilis* L., fishery in Latvia – insight into the origin of catch statistics data. *Fisheries & Aquatic Life* 22: 169–179.
- Adams, C.E., Bissett, N., Newton, J. & Maitland, P.S. 2008. Alternative migration and host parasitism strategies and their long-term stability in river lampreys from the River Endrick, Scotland. *Journal of Fish Biology* 72: 2456–2466.
- Alaja, H. 2019. Kalajoen yhteistarkkailu. Kalataloustarkkailu 2019. Eurofins Ahma Oy, Jyväskylä. 35 s.
- Alasaarela, E. & Virtanen, M. 1987. Effects of short-term regulation by power plants on erosion and water quality of a river. Teoksessa: J.F. Craig, J.B. Kemper (toim.). *Regulated Streams. Advances in Ecology*. s. 277–287.
- Almada, V.C., Pereira, A.M., Robalo, J.I., Fonseca, J.P., Levy, A., Maia, C. & Valente, A. 2008. Mitochondrial DNA fails to reveal genetic structure in sea-lampreys along European shores. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 46: 391–396.
- Almeida, P.R., Quintella, B.R., Dias, N.M. & Andrade, N. 2002. The anadromous sea lamprey in Portugal: biology and conservation perspectives. Teoksessa: M. Moser, J. Bayer, D. MacKinlay (toim.). *The biology of lampreys, symposium proceedings. International Congress on the Biology of Fish. American Fisheries Society, 21–25 July. Vancouver*. s. 49–58.
- Almeida, P.R. & Quintella, B.R. 2013. Sea lamprey migration: a millennial journey. Teoksessa: H. Ueda, K. Tsukamoto (toim.). *Physiology and Ecology of Fish Migration*. CRC Press, Boca Raton, FL. 105–131 s.
- Almeida, P.R., Arakawa, H., Aronsuu, K., Baker, C., Blair, S.R., Beaulaton, L., Belo, A. F., Kitson, J. Kucheryavyy, A., Kynard, B., Lucas, M.C., Moser, M., Potaka, B., Romakkaniemi, A., Staponkus, R., Tamarapa, S., Yanai, S., Yang, G., Zhang, T. & Zhuang, P. 2021. Lamprey fisheries: History, trends and management. *Journal of Great Lakes Research* 47: 159–185.
- Applegate, V.C. 1950. Natural history of the sea lamprey, *Petromyzon marinus*, in Michigan. U.S. Fish & Wildlife Service Special Scientific Report 55. U.S. Fish & Wildlife Service, Washington D.C. 265 s.
- Artimo, A. 1954. Lausunto niistä haitoista ja vahingoista, joita Kymijoen Pernoonhaaran säännöstelystä koituu kalastolle ja kalastukselle. Moniste, Helsinki. 112 s.
- Aronsuu, K. 2011. State of lamprey in Finland. Teoksessa: L. Greig, A. Hall (toim.), *First International Forum on the Recovery and Propagation of Lamprey. Workshop Report. Prepared by ESSA Technologies Ltd., Vancouver, B.C. for the Columbia River Inter-Tribal Fish Commission, Portland, Oregon*.
- Aronsuu, K. 2015. Lotic life stages of the European river lamprey (*Lampetra fluviatilis*): anthropogenic detriment and rehabilitation. Doctoral dissertation. Department of Biological and Environmental Science, University of Jyväskylä, Jyväskylä. 151 s.

- Aronsoo, K. & Wennman, K. 2012. Vesirakentamisen ja säännöstelyn sekä niihin liittyvien kompensaatitoimenpiteiden vaikutukset Kalajoen kala-, nahkiais-, ja rapukantoihin: Yhteenveto vuosien 1978–2010 velvoitetarkkailuiden tuloksista. Pohjois-Pohjanmaan ELY-keskus. Elinvoimaa alueelle 5/2012: 1–82.
- Aronsoo, K. & Virkkala, P. 2014. Substrate selection by subyearling European river lampreys (*Lampetra fluviatilis*) and older larvae (*Lampetra* spp). Ecology of Freshwater Fish 23: 644–655.
- Aronsoo, K. & Tertsunen, J. 2015. Selection of spawning substratum by European river lampreys (*Lampetra fluviatilis*) in experimental tanks. Marine and Freshwater Behaviour and Physiology 48: 41–50.
- Aronsoo, K., Marjomäki, T., Tuohino, J., Wennman, K., Vikström, R. & Ojutkangas, E. 2015. Migratory behaviour and holding habitats of adult river lampreys (*Lampetra fluviatilis*) in two Finnish rivers. Boreal Environment Research 20: 120–144.
- Aronsoo, K., Vikström, R., Marjomäki, T.J., Wennman, K., Pakkala, J., Mäenpää, E., Tuohino, J., Sarell, J. & Ojutkangas, E. 2019. Rehabilitation of two northern river lamprey (*Lampetra fluviatilis*) populations impacted by various anthropogenic pressures: lessons learnt in the past three decades. Jyväskylän yliopiston bio- ja ympäristötieteiden laitoksen tiedonantoja 2/2019, University of Jyväskylä, Jyväskylä. 52 s.
- Axén, C. & Koski, P. 2017. Laxdöden i Torneälven – Lohikuolemat Tornionjoella – Salmon deaths in Torne river 2014–2016. Teoksessa: H. Carlstrand, H. (toim.). Report of a Swedish-Finnish survey. Havs- och Vattenmyndigheten, Göteborg. 92 p.
- Baltazar-Soares, M., Pinder, A.C., Harrison, A.J., Oliver, W., Picken, J., Britton, J.R. & Andreou, D. 2022. A noninvasive eDNA tool for detecting sea lamprey larvae in river sediments: Analytical validation and field testing in a low-abundance ecosystem. Journal of Fish Biology 100: 1455–1463.
- Baltazar-Soares, M., Britton, J.R., Pinder, A., Harrison, A.J., Nunn, A.D., Quintella, B.R., Mateus, C.S., Bolland, J.D., Dodd, J.R., Almeida, P.R., Almela, V.D. & Andreou, D. 2023. Seascape genomics reveals limited dispersal and suggests spatially varying selection among European populations of sea lamprey (*Petromyzon marinus*). Evolutionary Applications 16: 1169–1183.
- Bartel, R., Bradauskas, B., Ikonen, E., Mitans, A., Borowski, W., Garbacik-Wesołowska, A., Witkowski, A., Błachuta, J., Morzuch, J., Bernaś, R. & Kapusta, A. 2010. Patterns of river lamprey size and sex ratio in the Baltic Sea basin. Fisheries & Aquatic Life 18: 247–255.
- Bartels, H. & Potter, I.C. 2004. Cellular composition and ultrastructure of the gill epithelium of larval and adult lampreys. Implications for osmoregulation in fresh and seawater. Journal of Experimental Biology 207: 3447–3462.
- Bartels, H., Docker, M.F., Krappe, M., White, M.M., Wrede, C. & Potter, I.C. 2015. Variations in the presence of chloride cells in the gills of lampreys (*Petromyzontiformes*) and their evolutionary implications. Journal of Fish Biology 86: 1421–1428.

- Batalla, R. J., Gibbins, C.N., Alcázar, J., Brasington, J., Buendia, C., Garcia, C., Llena, M., López, R., Palau, A., Rennie, C., Wheaton, J.M. & Vericat, D. 2021. Hydropeaked rivers need attention. *Environmental Research Letters* 16: 021001.
- Bergstedt, R.A. & Seelye, J.G. 1995. Evidence for lack of homing by sea lampreys. *Transactions of the American Fisheries Society* 124: 235–239.
- Beaulaton, L., Taverny, C. & Castelnaud, G. 2008. Fishing, abundance and life history traits of the anadromous sea lamprey (*Petromyzon marinus*) in Europe. *Fisheries Research* 92: 90–101.
- Bjerselius, R., Li, W., Teeter, J.H., Seelye, J.G., Johnsen, P.B., Maniak, P.J., Grant G.C., Polkinghorne C.N. & Sorensen, P.W. 2000. Direct behavioral evidence that unique bile acids released by larval sea lamprey (*Petromyzon marinus*) function as a migratory pheromone. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 57: 557–569.
- Björnsson, B.T., Einarsdottir, I.E. & Power, D. 2012. Is salmon smoltification an example of vertebrate metamorphosis? Lessons learnt from work on flatfish larval development. *Aquaculture* 362: 264–272.
- Bracken, S.F. 2014. The evolutionary and behavioural ecology of a European lamprey species pair (*Lampetra fuviatilis* and *L. planeri*): conservation concerns and anthropogenic impacts. Doctoral thesis. School of Biological and Biomedical Sciences. University of Durham, Durham. 212 s.
- Bracken, F.S., Hoelzel, A.R., Hume, J.B. & Lucas, M.C. 2015. Contrasting population genetic structure among freshwater-resident and anadromous lampreys: the role of demographic history, differential dispersal and anthropogenic barriers to movement. *Molecular Ecology* 24: 1188–1204.
- Bruce, K., Blackman, R., Bourlat, S.J., Hellström, A.M., Bakker, J., Bista, I., Bohmann, K., Bouchez, A., Brys, R., Clark, K., Elbrecht, V., Fazi, S., Fonseca, V., Hänfling, B., Leese, F., Mächler, E., Mahon, A.R., Meissner, K., Panksep, K., Pawlowski, J., Schmidt Yáñez, P., Seymour, M., Thalinger, B., Valentini, A., Woodcock, P., Traugott, M., Vasselon, V. & Deiner, K. 2021. A Practical Guide to DNA-based Methods for Biodiversity Assessment. Pensoft Publishers, Sofia. 94 s.
- Casas-Mulet, R., Saltveit, S.J. & Alfredsen, K. T. 2016. Hydrological and thermal effects of hydropeaking on early life stages of salmonids: A modelling approach for implementing mitigation strategies. *Science of the Total Environment* 573: 1660–1672.
- Clemens, B.J. & Wagner, C.M. 2024. Stream and river flows mediate adult lamprey spawning migrations: Considerations for management. *River Research and Applications* 40: 1447–1468.
- Close, D.A., Currens, K.P., Jackson, A., Wildbill, A.J., Hansen, J., Bronson, P. & Aronsuu, K. 2009. Lessons from the reintroduction of a noncharismatic, migratory fish: Pacific lamprey in the upper Umatilla River, Oregon. Teoksessa: L.R. Brown, S.D. Chase, M.G. Mesa, R.J. Beamish, P.B. Moyle (toim.). *Biology, management, and conservation of lampreys in North America*. American Fisheries Society, Symposium 72. Bethesda, Maryland. s. 233–253.

- Daupagne, L., Dhamelincourt, M., Michaud, A., Rives, J., Sebihi, S. & Tentelier, C. 2022. Realistic variations in substrate composition affect spawning preference and egg retention in river lamprey (*Lampetra fluviatilis*). *Journal of Fish Biology* 101: 1078–1083.
- De Cahsan, B., Nagel, R., Schedina, I.M., King, J.J., Bianco, P.G., Tiedemann, R. & Ketmaier, V. 2020. Phylogeography of the European brook lamprey (*Lampetra planeri*) and the European river lamprey (*Lampetra fluviatilis*) species pair based on mitochondrial data. *Journal of Fish Biology* 96: 905–912.
- Depeint, F., Bruce, W.R., Shangari, N., Mehta, R. & O'Brien, P.J. 2006. Mitochondrial function and toxicity: role of the B vitamin family on mitochondrial energy metabolism. *Chemico-Biological Interactions* 163: 94–112.
- Docker, M.F. 2009. A review of the evolution of nonparasitism in lampreys and an update of the paired species concept. *American Fisheries Society Symposium* 72: 71–114.
- Docker, M.F. 2015. *Lampreys: Biology, conservation and control* (Vol. 1). Dordrecht: Springer. 439 s.
- Drevnick, P.E., Horgan, M.J., Oris, J.T. & Kynard, B.E. 2006. Ontogenetic dynamics of mercury accumulation in Northwest Atlantic sea lamprey (*Petromyzon marinus*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 63: 1058–1066.
- Eklund, J., Niemi, A. & Ojutkangas, E. 1983. The river lamprey in two regulated Finnish rivers. Teoksessa: A. Lillehammer, S.J. Saltveit (toim.). *Regulated rivers*. Universitetsforlaget, Oslo. s. 417–426.
- Elinkeino-, liikenne- ja ympäristökeskus. 2017. Iijoen Raasakan, Maalismaan, Kierikin, Pahkakosken ja Haapakosken voimalaitosten kalatalousvelvoitteiden muuttaminen. Vesilain 3 luvun 22 §:n mukainen hakemus. Lapin elinkeino-, liikenne- ja ympäristökeskus, Rovaniemi. Liite 12: Nahkiaiskannan hoitotoimet rakennetuilla joilla. Muistio. 10 s.
- Elinkeino-, liikenne- ja ympäristökeskus. 2019. Kemijoen Isohaaran, Taivalkosken, Ossauskosken, Petäjäskosken, Valajaskosken, Vanttauskosken, Pirttikosken ja Seitakorvan sekä Raudanjoen Permantokosken voimalaitosten kalatalousvelvoitteiden muuttaminen. Vesilain 3 luvun 22 §:n mukainen hakemus. Lapin elinkeino-, liikenne- ja ympäristökeskus, Rovaniemi.
- Elinkeino-, liikenne- ja ympäristökeskus. 2023. Kemijoen kalatalousvelvoitteiden istutussuunnitelmien hyväksyminen vuosille 2023–2027. LAPELY/6285/2022. Lapin elinkeino-, liikenne- ja ympäristökeskus, Rovaniemi. 12 s.
- Elliott, J.M. 1994. *Quantitative Ecology and the Brown Trout*. Oxford University Press, Oxford. 298 s.
- Elliott, S.A., Deleys, N., Rivot, E., Acou, A., Réveillac, E. & Beaulaton, L. 2021. Shedding light on the river and sea lamprey in western European marine waters. *Endangered Species Research* 44: 409–419.
- Eneqvist, P. 1937. The brook lamprey as an ecological modification of the river lamprey. On the river and brook lampreys of Sweden. *Arkiv för Zoologi* 29: 1–22.

- Espanhol, R., Almeida, P.R. & Alves, M.J. 2007. Evolutionary history of lamprey paired species *Lampetra fluviatilis* (L.) and *Lampetra planeri* (Bloch) as inferred from mitochondrial DNA variation. *Molecular Ecology* 16: 1909–1924.
- Eurofins Ahma Oy. 2019. Siikajoen yhteistarkkailu. Kalataloustarkkailu 2018. Eurofins Ahma Oy, Oulu. 23 s.
- Eurofins Ahma Oy. 2021. Iijoen kalatalousalueen käyttö- ja hoitosuunnitelma v. 2022–2031: osa I perustiedot, kala- ja rapukannat sekä kalastus. Iijoen kalatalousalue, Oulu. 96 s.
- Eurofins Ahma Oy 2022. Iijoen merialueen kalatalousvelvoitteen tarkkailutulokset vuosina 2016–2020. Eurofins Ahma Oy, Oulu. 72 s.
- Eurofins Ahma Oy 2024. Kalajoen kalataloustarkkailu vuonna 2023 ja yhteenveto vuosista 2019–2023. Eurofins Ahma Oy, Oulu. 30 s.
- Evans, T.M. & Zydlewski, J. 2024. Peering into the eye of the sea lamprey: what can stable isotopes in lamprey eye lenses reveal about their life history?. *Environmental Biology of Fishes* 107: 1155–1169.
- Ficetola, G.F., Miaud, C., Pompanon, F. & Taberlet, P. 2008. Species detection using environmental DNA from water samples. *Biology letters* 4: 423–425.
- Foulds, W.L. & Lucas, M.C. 2013. Extreme inefficiency of two conventional, technical fishways used by European river lamprey (*Lampetra fluviatilis*). *Ecological Engineering* 58: 423–433.
- Gamper, N.L. & Savina, M.V. 2000. Reversible metabolic depression in hepatocytes of lamprey (*Lampetra fluviatilis*) during pre-spawning: regulation by substrate availability. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology* 127: 147–154.
- Gardiner, R. 2003. Identifying Lamprey: A Field Key for Sea, River and Brook Lamprey: *Petromyzon Marinus*, *Lampetra fluviatilis* and *L. planeri*. *Conserving Natura 2000 Rivers Techniques Series No. 4*. English Nature, Peterborough. 29 s.
- Gauthey, Z., Lang, M., Elozegi, A., Tentelier, C., Rives, J. & Labonne, J. 2017. Brown trout spawning habitat selection and its effects on egg survival. *Ecology of Freshwater Fish* 26: 133–140.
- Gibson, G.E. & Zhang, H. 2002. Interactions of oxidative stress with thiamine homeostasis promote neurodegeneration. *Neurochemistry International* 40: 493–504.
- Glover, R.S. & Stephen, A. 2023. A novel automatic release cage increases survival of Atlantic salmon (*Salmo salar*) smolts released at night. *Journal of Fish Biology* 103: 1560–1564.
- Goodman, D.H., Reid, S.B., Reyes, R.C., Wu, B.J. & Bridges, B.B. 2017. Screen efficiency and implications for losses of lamprey macrophthalmia at California's largest water diversions. *North American Journal of Fisheries Management* 37: 30–40.
- Hansen, M.J., Madenjian, C.P., Slade, J.W., Steeves, T.B., Almeida, P.R. & Quintella, B.R. 2016. Population ecology of the sea lamprey (*Petromyzon marinus*) as an invasive species in the Laurentian Great Lakes and an imperiled species in Europe. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 26: 509–535.

- Hardisty, M.W. 1979. Biology of the cyclostomes. Chapman & Hall, London. 428 s.
- Hardisty, M.W. 1986. *Lampetra fluviatilis* (Linneaus, 1758). Teoksessa: J. Holčík (toim.). The Freshwater Fishes of Europe, Vol. 1. Part I. Petromyzontiformes. Aula Verlag, Wiesbaden. s. 249-278.
- Hardisty, M.W. 2006. Lampreys: life without jaws. Forrest Text, Cardigan. 284 s.
- Hardisty, M.W. & Potter, I.C. 1971. The behaviour, ecology and growth of larval lampreys. Teoksessa: M.W. Hardisty, & I.C. Potter (toim.). The Biology of Lampreys. London: Academic Press, s. 85–125.
- Harvey, C.J., Hanson, P.C., Essington, T.E., Brown, P.B. & Kitchell, J.F. 2002. Using bioenergetics models to predict stable isotope ratios in fishes. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 59: 115–124.
- Heesen, H.J., Daan, N. & Ellis, J.R. 2023. Fish atlas of the Celtic Sea, North Sea, and Baltic Sea based on international research-vessel surveys. KNNV Publishing. 572 s.
- Hess, J.E., Delomas, T.A., Jackson, A.D., Kosinski, M.J., Moser, M.L., Porter, L.L., Silver, G., Sween, T., Weitkamp, L.A. & Narum, S.R. 2022. Pacific Lamprey translocations to the Snake River boost abundance of all life stages. Transactions of the American Fisheries Society 151: 263–296.
- Hess, J.E., Lampman, R.T., Jackson, A.D., Sween, T., Jim, L., McClain, N., Silver, G., Porter, L. & Narum, S.R. 2023. The return of the adult Pacific Lamprey offspring from translocations to the Columbia River. North American Journal of Fisheries Management 43: 1531–1552.
- Heikkala, R., Laukkanen, A. & Mikkonen, A.V. 1984. Proximate composition of the river lamprey, *Lampetra fluviatilis*, during the spawning run. Canadian Journal of Zoology 62: 2272–2279.
- Hiltunen, M. 2011. Iijoen merialueen kalatalousvelvoitteen tarkkailutulokset vuosina 2006–2010. Pohjolan Voima, kalatutkimusraportti nro 5. 100 s.
- Hiltunen E., Tolonen R., Kaski O. & Oikarinen J. 2013. Nahkiainen –Perämeri, Tornio-Kokkola alue. Nahkiainen ennen, nyt ja tulevaisuudessa -hanke, li.
- Honkasalo, L. 1990. Nahkiaisien viljely- ja istutuskokeet Kokemäenjoella. Teoksessa: H. Mäkelä, H. Kokko (toim.). Nahkiaiskantojen hoito. Vesi- ja ympäristöhallituksen monistesarja nro 208. Helsinki. s. 75–81.
- Honkasalo, L. & Pennanen, J. 1988. Kalatalouden ja vesistön käytön kehitys Kokemäenjoen vesistössä Nokian alapuolella. Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitos, Kalantutkimus-osasto. Monistettuja julkaisuja 83. 94 s.
- Honkasalo, L., Pennanen, J. & Lappalainen, A. 1991. Kalakannoille aiheutuneet vahingot ja niiden kompensointi Kokemäenjoen vesistössä Nokian alapuolella. Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitos. Kalatutkimuksia 21. 125 s.

- Hume, J.B., Adams, C.E., Mable, B. & Bean, C.W. 2013. Sneak male mating tactics between lampreys (Petromyzontiformes) exhibiting alternative life-history strategies. *Journal of Fish Biology* 82: 1093–1100.
- Hume, J.B. 2017. A review of the geographic distribution, status and conservation of Scotland's lampreys. *The Glasgow Naturalist* 26: 1–10.
- Huusko, A., Vainikka, A., Syrjänen, J.T., Orell, P., Louhi, P. & Vehanen, T. 2017. Life-history of the adfluvial brown trout (*Salmo trutta* L.) in eastern Fennoscandia. Teoksessa: J. Lobón-Cerviá, N. Sanz Brown (toim.) *Trout: Biology, Ecology and Management*. Wiley, Hoboken, NJ. s. 267–295.
- Härkönen, L.S., Hyvärinen, P., Rinnevali, R., van der Meer, O., Orell, P., Veneranta, L., Erkinaro, J. & Louhi, P. 2023. Kalastonhoidon kehittäminen Oulujoen vesistössä. Luonnonvara- ja biotalouden tutkimus 47/2023. Luonnonvarakeskus, Helsinki. 138 s.
- ICES. 2015. Report of the workshop on lampreys and shads (WKLS), 27–29 November 2014. Lisbon, Portugal.
- ICES. 2021. Baltic Fisheries Assessment Working Group (WGBFAS). ICES Scientific Reports 3. 717 s.
- Ikonen, E., Kokko, U., Tuunainen, P. & Auvinen, H. 1983. Nahkiaisen pyynti Suomessa vuonna 1982. *Suomen kalatalous* 50: 90–98.
- Ikonen, E., Auvinen, H., Kuittinen, E. & Hästbacka, H. 1984. Kyrönjoen nahkiais- ja vaelluskalakantojen tila. *Vesihallitus, Tiedotus* 247 A. s. 1–32.
- Inger, R., McDonald, R.A., Rogowski, D., Jackson, A.L., Parnell, A., Preston, S.J., Harrod, C., Goodwin, C., Griffiths, D., Dick, J.T.A., Elwood, R.W., Newton, J. & Bearhop, S. 2010. Do non-native invasive fish support elevated lamprey populations? *Journal of Applied Ecology* 47: 121–129.
- Jackson, A. & Moser, M. 2012. Low-elevation dams are impediments to adult Pacific lamprey spawning migration in the Umatilla River, Oregon. *North American Journal of Fisheries Management* 32: 548–556.
- Jacobs, A., Decanter, N., Torresen, O.K., Garman-Aarhus, B., Capstick, M., Rougemont, Q., Guillaume, F., Normand, R., Tremblay, J., Destouches, J.-P., Besnard, A.-L., Lassalle, G., Stoeckel, S., Petit, E.J., Hoff, S.N.K., Park, D.J., Pope, B.J., Jentoft, S., Vøllestad, L.A., Jakobsen, K.S. & Evanno, G. 2026. A mosaic of genomic architectures underpins parasitism loss in a jawless vertebrate. *bioRxiv*, 2026-05, painossa.
- Jang, M.H. & Lucas, M.C. 2005. Reproductive ecology of the river lamprey. *Journal of Fish Biology* 66: 499–512.
- Jerde, C.L., Mahon, A.R., Chadderton, W.L. & Lodge, D.M. 2011. "Sight-unseen" detection of rare aquatic species using environmental DNA. *Conservation letters* 4: 150–157.
- Jolley, E. 2023. Evaluating the role of in-channel natural flood management interventions in habitat improvement and creation for lamprey species. Doctoral dissertation, University of Gloucestershire. 57 s.

- Jubb, W.M., Noble, R.A.A., Dodd, J.R., Nunn, A.D., Lothian, A.J., Albright, A.J., Bubbs, D.H., Lucas, M.C. & Bolland, J.D. 2023. Acoustic telemetry informs conditional capture probability of an anadromous fish. *Fisheries Research* 264: 106737.
- Kainua, K. & Ojutkangas, E. 1984. Nahkiaiskantojen hoito säännöstellyissä joissa. Raportti vuoden 1983 tutkimuksista. Perämeren tutkimusasema. Moniste. 20 s.
- Kaski, O. & Oikarinen, J. 2011. Nykytilaselvitys 2011 nahkiainen: Perämeri Tornio-Kokkola alue. Nahkiainen ennen, nyt ja tulevaisuudessa –hanke. 27 s.
- Katajisto, J. 2001. Markkinatutkimus nahkiaiskaupasta. Alueelliset ympäristöjulkaisut nro 212. Länsi-Suomen ympäristökeskus, Vaasa. 108 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.
- Keinänen, M., Käkelä, R., Ritvanen, T., Pönni, J., Harjunpää, H., Myllylä, T. & Vuorinen, P.J. 2018. Fatty acid signatures connect thiamine deficiency with the diet of the Atlantic salmon (*Salmo salar*) feeding in the Baltic Sea. *Marine Biology* 165: 1–17.
- Keinänen, M., Nikonen, S., Käkelä, R., Ritvanen, T., Rokka, M., Myllylä, T., Pönni, J. & Vuorinen, P.J. 2022. High lipid content of prey fish and n-3 PUFA peroxidation impair the thiamine status of feeding-migrating Atlantic salmon (*Salmo salar*) and is reflected in hepatic biochemical indices. *Biomolecules* 12: 526.
- Kerr, J.R., Tummers, J.S., Benson, T., Lucas, M.C. & Kemp, P.S. 2023. Modelling fine scale route choice of upstream migrating fish as they approach an instream structure. *Ecological Modelling* 478: 110210.
- Keränen, P. 2022. Kemijoen merialueen kalatalousvelvoitteen tarkkailutulokset vuoteen 2021 saakka. Kalatalouspalvelut Pekka A. Keränen, Rovaniemi. 56 s.
- Koskinen, M.T., Ranta, E., Piironen, J., Veselov, A., Titov, S., Haugen, T.O., Nilsson, J., Carlstein M. & Primmer C.R. 2000. Genetic lineages and postglacial colonization of grayling (*Thymallus thymallus*, Salmonidae) in Europe, as revealed by mitochondrial DNA analyses. *Molecular Ecology* 9: 1609–1624.
- Kontula T. & Väinölä R. 2001. Postglacial colonization of Northern Europe by distinct phylogeographic lineages of the bullhead, *Cottus gobio*. *Molecular Ecology* 10: 1983–2002.
- Kontula, T. & Väinölä, R. 2004. Molecular and morphological analysis of secondary contact zones of *Cottus gobio* in Fennoscandia: geographical discordance of character transitions. *Biological Journal of the Linnean Society* 81: 535–552.
- Kopsakangas-Savolainen, M., Vehviläinen, I., Belinskij, A., Huuki, H., Turunen, J., Iho, A., Koljonen, S., Puharinen, S.-T. & Louhi, P. 2024. Vesienhoidon toimenpiteiden vaikutukset säätövoimaan. Valtioneuvoston selvitys- ja tutkimustoiminnan julkaisusarja 2024:39. Valtioneuvoston kanslia, Helsinki. 201 s.

- Kucheryaviy, A.V., Tsimbalov, I.A., Nazarov, D.Y., Zvezdin, A.O. & Pavlov, D.S. 2017. Biological characteristics of smolts of European river lamprey *Lampetra fluviatilis* from the Chernaya River basin (Gulf of Finland, Baltic Sea). *Journal of Ichthyology* 57: 276–286.
- Kujala H., Halme P., Pekkonen M., Rytteri T., Raunio A., Kullberg P., Koljonen S. & Keränen I. 2021. Heikennyksen ja hyvityksen arviointi ekologisessa kompensaatiossa. Suomen ympäristökeskuksen raportteja 39/2021. Suomen ympäristökeskus, Helsinki. 62 s.
- Kujawa, R., Fopp-Bayat, D., Cejko, B.I., Kucharczyk, D., Glińska-Lewczuk, K., Obolewski, K. & Biegaj, M. 2018. Rearing river lamprey *Lampetra fluviatilis* (L.) larvae under controlled conditions as a tool for restitution of endangered populations. *Aquaculture International*: 26 27–36.
- Laajala E. & Tertsunen, J. 2006. Muhosjoen kalataloudellinen kunnostus. Teoksessa: Laajala, E., Yrjänä, T., Erkinaro, J., Mäki-Petäys, A. (toim.). Vaelluskalojen lisääntymis- ja kalastusmahdollisuuksien parantaminen Oulujoen alaosalla. Alueelliset ympäristöjulkaisut 418. s. 50–56.
- Laine, A., Kamula, R. & Hooli, P. 1998. Fish and lamprey passage in a combined Denil and vertical slot fishway. *Fisheries Management and Ecology* 5: 31–44.
- Laitala, H. 2016. Iijoen merialueen kalatalousvelvoitteen tarkkailutulokset vuosina 2011–2015. Ahma Ympäristö Oy & PVO-Vesivoima Oy, Oulu. 81 s.
- Lampman, R.T., Maine, A.N., Moser, M.L., Arakawa, H. & Neave, F.B. 2021. Lamprey aquaculture successes and failures: A path to production for control and conservation. *Journal of Great Lakes Research* 47: 201–215.
- Lança, M.J., Machado, M., Mateus, C.S., Lourenço, M., Ferreira, A.F., Quintella, B.R. & Almeida, P.R. 2014. Investigating population structure of sea lamprey (*Petromyzon marinus*, L.) in western Iberian Peninsula using morphological characters and heart fatty acid signature analyses. *PLoS One* 9: e108110.
- Lappalainen, A., Veneranta, L., Kuningas, S., Olin, M. & Aronsuu, K. 2021. Rannikkolajien säätelyn tehostamismahdollisuudet ja -tarpeet Suomen rannikolla. Luonnonvara- ja biotalouden tutkimus 13/2021. Luonnonvarakeskus, Helsinki. 52 s.
- Larsen, L.O. 1969. Effects of hypophysectomy before and during sexual maturation in the cyclostome, *Lampetra fluviatilis* (L.) Gray. *General and Comparative Endocrinology* 12: 200–208.
- Larsen, L.O. 1980. Physiology of adult lampreys, with special regard to natural starvation, reproduction, and death after spawning. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 37: 1762–1779.
- Lasne, E., Sabatié, M.R. & Evanno, G. 2010. Communal spawning of brook and river lampreys (*Lampetra planeri* and *L. fluviatilis*) is common in the Oir River (France). *Ecology of Freshwater Fish* 19: 323–325.
- Liedes J. 2009. Nahkiaisen toukkien ajepyynti Martimojoella. Pro gradu-tutkielma. Jyväskylän yliopisto. Bio- ja ympäristötieteiden laitos. 32 s.

- Liedtke, T.L., Lampman, R.T., Monk, P., Hansen, A.C., Kock, T.J., Beals, T.E., Deng, D.Z. & Porter, M.S. 2022. Monitoring the movements of juvenile Pacific Lamprey (*Entosphenus tridentatus*) in the Yakima River, Washington, using acoustic telemetry, 2019–20. U.S. Geological Survey Open-File Report 2022–1052. 28 s.
- Litts, R., Clemens, B.J., Vonderohe, G. & Schaefer, J. 2023. Backpack electrofishing can be used to collect adult lamprey. *North American Journal of Fisheries Management* 43: 1623–1630.
- Lucas, M.C., Bubb, D.H., Jang, M.H., Ha, K. & Masters, J.E. 2009. Availability of and access to critical habitats in regulated rivers: Effects of low-head barriers on threatened lampreys. *Freshwater Biology* 54: 621–634.
- Lucas, M.C., Hume, J.B., Almeida, P.R., Aronsuu, K., Habit, E., Silva, S., Wang, C.J. & Zampatti, B. 2021. Emerging conservation initiatives for lampreys: Research challenges and opportunities. *Journal of Great Lakes Research* 47: 690–703.
- 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.
- Lumme, J., Asplund, T., Kuusela, J., Veselov, A., Bakhmet, I., Potutkin, A. & Primmer, C. 2005. Endemic Karelian strains of brown trout, *Salmo trutta* L.: a preliminary analysis by mitochondrial DNA. Лососевидные рыбы Восточной Фенноскандии, Петрозаводск. s. 71–80.
- Luonnonvarakeskus 2026a. Luonnonvaratieto. Karttapalvelu. Kala- ja rapuhavainnot, nahkiainen. <https://luonnonvaratieto.luke.fi/kartat?panel=kalahavainnot>. Viitattu 7.6.2026.
- Luonnonvarakeskus 2026b. Luonnonvaratieto. Karttapalvelu. Kala- ja rapuhavainnot, pikkunahkiainen. <https://luonnonvaratieto.luke.fi/kartat?panel=kalahavainnot>. Viitattu 7.6.2026.
- Lynch, T.F. 2023. Comparing qPCR and eDNA-metabarcoding for detection of elusive lampreys. Master's thesis. University of Oslo. The Faculty of Mathematics and Natural Sciences. 38 s.
- Länsi-Suomen kalatalouskeskus. 2021. Porin kalatalousalueen käyttö- ja hoitosuunnitelma. 50 s.
- Maitland, P.S. 1980. Review of the ecology of lampreys in northern Europe. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 37: 1944–1952.
- Maitland, P.S. 2003. Ecology of the river, brook and sea lamprey: *Lampetra fluviatilis*, *Lampetra planeri* and *Petromyzon marinus*. *Conserving Natura 2000 Rivers Ecology Series* No. 5. English Nature, Peterborough. 52 s.
- Maitland, P.S., Morris, K.H., East, K., Schoonoord, M.P., Van der Wal, B. & Potter, I.C. 1984. The estuarine biology of the river lamprey, *Lampetra fluviatilis*, in the Firth of Forth, Scotland, with particular reference to size composition and feeding. *Journal of Zoology* 203: 211–225.

- Maitland, P.S., Renaud, C.B., Quintella, B.R., Close, D.A. & Docker, M.F. 2015. Conservation of native lampreys. Teoksessa: Lampreys: Biology, Conservation and Control: Volume 1, 375–428.
- Malmqvist, B. 1980. Habitat selection of larval brook lampreys (*Lampetra planeri*, Bloch) in a south Swedish stream. *Oecologia* 45: 35–38.
- Masters J.E.G., Jang M.-H., Ha K., Bird P.D., Frear P.A. & Lucas M.C. 2006. The commercial exploitation of a protected anadromous species, the river lamprey (*Lampetra fluviatilis* (L.)) in the tidal River Ouse, north-east England. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 16: 77–92.
- Mateus, C.S., Rodríguez-Muñoz, R., Quintella, B.R., Alves, M.J. & Almeida, P.R. 2012. Lampreys of the Iberian Peninsula: distribution, population status and conservation. *Endangered Species Research* 16: 183–198.
- Mateus, C., Stange, M., Berner D., Roesti M., Quintella B., Alves M., Almeida P. & Salzburger W. 2013. Strong genome-wide divergence between sympatric European river and brook lampreys. *Current Biology* 23: R649–R650.
- Mateus, C.S., Almeida, P.R., Mesquita, N., Quintella, B.R. & Alves, M.J. 2016. European lampreys: new insights on postglacial colonization, gene flow and speciation. *PLoS One* 11: e0148107.
- Mateus, C.S., Docker, M.F., Evanno, G., Hess, J.E., Hume, J.B., Oliveira, I.C., Souissi, A. & Sutton, T.M. 2021. Population structure in anadromous lampreys: Patterns and processes. *Journal of Great Lakes Research* 47: 38–58.
- Mattsoff, L. & Nikinmaa, M. 1988. Effects of external acidification on the blood acid-base status and ion concentrations of lamprey. *Journal of Experimental Biology* 136: 351–361.
- Mayr, E. 1982. The growth of biological thought: Diversity, evolution, and inheritance. Harvard University Press, Cambridge. 992 s.
- McCutchan, J.H., Lewis, W.M., Kendall, C. & McGrath, C.C. 2003. Variation in trophic shift for stable isotope ratios of carbon, nitrogen, and sulfur. *Oikos* 102: 378–390.
- Medne, R., Purviņa, S. & Vjačeslavs, R. 2020. Handbook for river lamprey restocking methods. Project: Cross-boundary evaluation and management of lamprey stocks in Lithuania and Latvia. Raportti. Institute of Food Safety, Animal Health and Environment "BIOR". Riika, Latvia. 24 s.
- Michener, R.H. & Kaufman, L. 2007. Stable isotope ratios as tracers in marine food webs: an update. *Stable Isotopes in Ecology and Environmental Science* 2: 238–282.
- 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.
- Miya, M. 2022. Environmental DNA metabarcoding: A novel method for biodiversity monitoring of marine fish communities. *Annual Review of Marine Science* 14: 161–185.

- Montan Lohi Oy. 2022. Oulujoen Merikosken voimalaitoksen velvoiteistutukset vuonna 2022. Montan Lohi Oy. Muhos. 7 s.
- Moore, J.W. & Mallatt, J.M. 1980. Feeding of Larval Lamprey. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 37: 1658–1664.
- Moreira, M., Hayes, D.S., Boavida, I., Schletterer, M., Schmutz, S. & Pinheiro, A. 2019. Ecologically-based criteria for hydropeaking mitigation: A review. Science of the Total Environment, 657: 1508–1522.
- Morris, R. 1972. Osmoregulation. Teoksessa: M.W. Hardisty. & I.C. Potter (toim.). The Biology of Lampreys, Vol. 2. Academic Press, London. s. 192–239.
- Moser, M.L., Butzerin, J.M. & Dey, D.B. 2007. Capture and collection of lampreys: the state of the science. Reviews in Fish Biology and Fisheries 17: 45–56.
- Moser, M.L., Almeida, P.R., Kemp, P.S. & Sorensen, P.W. 2015a. Lamprey spawning migration. Teoksessa: Lampreys: Biology, Conservation and Control: Volume 1, 215–263.
- Moser, M.L., Jackson, A.D., Lucas, M.C. & Mueller, R.P. 2015b. Behavior and potential threats to survival of migrating lamprey ammocoetes and macrophthalmia. Reviews in Fish Biology and Fisheries 25: 103–116.
- Mueller, R.P., Moursund, R.A. & Bleich, M.D. 2006. Tagging juvenile Pacific lamprey with passive integrated transponders: methodology, short-term mortality, and influence on swimming performance. North American Journal of Fisheries Management 26: 361–366.
- Mueller, R., Liss, S. & Deng, Z.D. 2019. Implantation of a new micro acoustic tag in juvenile Pacific lamprey and American eel. Journal of Visualized Experiments 145: e59274.
- Myllynen, K., Ojutkangas, E. & Nikinmaa, M. 1997. River water with high iron concentration and low pH causes mortality of lamprey roe and newly hatched larvae. Ecotoxicology and environmental safety 36: 43–48.
- Mäenpää, E., Myllynen, K., Pakkala, J., Aronsuu, K., Koskenniemi, E. 2001. Talvehtimisaikaisen veden laadun vaikutus sukukypsien nahkiaisten (*Lampetra fluviatilis*) fysiologiseen tilaan ja mädin hedelmöittymiseen. Länsi-Suomen ympäristökeskus. 14 s.
- Mäkelä, H. & Kokko, H. 1990. Nahkiaiskantojen hoito. Vesi- ja ympäristöhallituksen monistesarja nro 208. Helsinki. 101 s.
- Mäkelä, H. 1990. Nahkiaisien viljely- ja istutuskokeet Suomenlahden alueella. Teoksessa: H. Mäkelä, H. Kokko (toim.). Nahkiaiskantojen hoito. Vesi- ja ympäristöhallituksen monistesarja nro 208. Helsinki. s. 67–73.
- Noor, M.A.F. 2002. Is the biological species concept showing its age. Trends in Ecology & Evolution 17: 153–154.
- Nika, N. & Virbickas, T. 2010. Brown trout *Salmo trutta* redd superimposition by spawning Lampetra species in a lowland stream. Journal of Fish Biology 77: 2358–2372.

- Ojutkangas, E. 1990a. Nahkiaisien pyynnistä ja tuotannosta Perämeren eteläosassa. Teoksessa: H. Mäkelä, H. Kokko (toim.). Nahkiaiskantojen hoito. Vesi- ja ympäristöhallituksen monistesarja nro 208. Helsinki. s. 21–29.
- Ojutkangas, E. 1990b. Nahkiaisien viljely- ja istutuskokeet Kokemäenjoella. Teoksessa: H. Mäkelä, H. Kokko (toim.). Nahkiaiskantojen hoito. Vesi- ja ympäristöhallituksen monistesarja nro 208. Helsinki. s. 82–87.
- Ojutkangas, E., Aronen, K. & Laukkanen, E. 1995. Distribution and abundance of river lamprey (*Lampetra fluviatilis*) ammocoetes in the regulated river Perhonjoki. Regulated Rivers: Research & Management 10: 239–245.
- Orell, P., Jaukkuri, M., Marttila, M. & Mäki-Petäys, A. 2018. Oulujoen lohi-istutusten merkintätulokset v. 1979–2015: PIT-mikrosirumerkinnoilla uutta tietoa istutusten toteuttamiseen ja tuloksellisuuden seurantaan. Luonnonvara- ja biotalouden tutkimus 9/2018. Luonnonvarakeskus, Helsinki. 23 s.
- Ostberg, C.O., Chase, D.M., Hoy, M.S., Duda, J.J., Hayes, M.C., Jolley, J.C., Silver, S.S. & Cook-Tabor, C. 2019. Evaluation of environmental DNA surveys for identifying occupancy and spatial distribution of Pacific Lamprey (*Entosphenus tridentatus*) and Lampetra spp. in a Washington coast watershed. Environmental DNA 1: 131–143.
- Osuuskunta Team Kala. 2018. Raportti nahkaisesta ja sen viljelymahdollisuuksista. Nahkiaisien viljely lähiruuksi ja emokaloiksi -loppuraportin liite 1. 22 s.
- Partanen, E. 1985. Oulu- ja Iijoen nahkaisista ja niiden hoitomahdollisuuksista ylisiirroilla. Tutkielma, eläintieteellinen laitos. Oulun yliopisto.
- Pennanen, J.T. 1990. Selkämeren rannikon Suomen puolen nahkaisjoet 1980-luvulla. Teoksessa: H. Mäkelä, H. Kokko (toim.). Nahkiaiskantojen hoito. Vesi- ja ympäristöhallituksen monistesarja nro 208. Helsinki. s. 30–36.
- Phillips, R. & Rix, M. 1985. A guide to the freshwater fish of Britain, Ireland and Europe. London. Treasure Press. 144 s.
- Poikola, K. 1990. Nahkiaisien kannat ja kalastus Suomenlahdella. Teoksessa: H. Mäkelä, H. Kokko (toim.). Nahkiaiskantojen hoito. Vesi- ja ympäristöhallituksen monistesarja nro 208. Helsinki. s. 37–44.
- Post, D.M. 2002. Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions. Ecology 83: 703–718.
- Potter, I.C. 1980. Ecology of larval and metamorphosing lampreys. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 37: 1641–1657.
- Prowse, T.D. & Culp, J.M. 2003. Ice breakup: a neglected factor in river ecology. Canadian Journal of Civil Engineering 30: 128–144.
- Pönni, J. 2015. Silakka. Teoksessa: J. Raitaniemi, K. Manninen (toim.). Kalakantojen tila vuonna 2014 sekä ennuste vuosille 2015 ja 2016, Silakka, kilohaili, turska, lohi, siika, kuha ja ahven. Luonnonvarakeskus, Helsinki. s. 7–18.

- Pönni, J. 2021. Silakka. Teoksessa: J.S. Raitaniemi (toim.). Kalakantojen tila vuonna 2020 sekä ennuste vuosille 2021 ja 2022 - Silakka, kilohaili, turska, lohi, meritaimen, siika, kuha, ahven ja hauki. Luonnonvara- ja biotalouden tutkimus, 61/2021. s. 9–23.
- Quintella, B.R., Clemens, B.J., Sutton, T.M., Lança, M.J., Madenjian, C.P., Happel, A. & Harvey, C. J. 2021. At-sea feeding ecology of parasitic lampreys. *Journal of Great Lakes Research* 47: 72–89.
- Renaud, C.B., Gill, H.S. & Potter, I.C. 2009. Relationships between the diets and characteristics of the dentition, buccal glands and velar tentacles of the adults of the parasitic species of lamprey. *Journal of Zoology* 278: 231–242.
- Renaud, C.B. & Cochran, P.A. 2019. Post-metamorphic feeding in lampreys. Teoksessa: M.F. Docker (toim.). *Lampreys: Biology, Conservation and Control*, Vol. 2. Springer, Dordrecht. 247–286 s.
- Rodríguez-Muñoz, R., Waldman, J.R., Grunwald, C., Roy, N.K. & Wirgin, I. 2004. Absence of shared mitochondrial DNA haplotypes between sea lamprey from North American and Spanish rivers. *Journal of Fish Biology* 64: 783–787.
- Rosenvald, R., Järvekülg, R. & Lõhmus, A. 2014. Fish assemblages in forest drainage ditches: Degraded small streams or novel habitats?. *Limnologica* 46: 37–44.
- Rougemont, Q., Gaigher, A., Lasne, E., Côte, J., Coke, M., Besnard, A.L., Launey, S. & Evanno, G. 2015. Low reproductive isolation and highly variable levels of gene flow reveal limited progress towards speciation between European river and brook lampreys. *Journal of Evolutionary Biology* 28: 2248–2263.
- Rougemont, Q., Dolo, V., Oger, A., Besnard, A.L., Huteau, D., Coutellec, M.A., Perrier, C., Launey, S. & Evanno, G. 2021. Riverscape genetics in brook lamprey: genetic diversity is less influenced by river fragmentation than by gene flow with the anadromous ecotype. *Heredity* 126: 235–250.
- Ruggles, C.P. & Watt, W.D. 1975. Ecological changes due to hydroelectric development on the Saint John River. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 32: 161–170.
- Ruhanen, T. 1987. Perhonjoen keskiosan järviryhmän säännöstelyn täydennyshakemus. Virtaama ja vedenkorkeusselvitykset. Kokkolan vesi- ja ympäristöpiiri, Kokkola. 25 s.
- Ruohomäki, J. 1984. Lyhytaikaissäännöstelyn vaikutus joen kasvillisuuteen. Vesihallituksen monistesarja 281. 71 s.
- Saat, T., Tambets, J. & Kangur, M. 2003. Lampern, river lamprey, *Lampetra fluviatilis* (L.). Teoksessa: E. Ojaveer, E. Pihu, T. Saat (toim.). *Fishes of Estonia*. Estonian Academy Publishers, Tallinn. s. 48–52.
- Salewski, V. 2003. Satellite species in lampreys: a worldwide trend for ecological speciation in sympatry? *Journal of Fish Biology* 63: 267–279.
- Salojärvi, K., Auvinen, H. & Ikonen, E. 1981. Oulujoen vesistön kalatalouden hoitosuunnitelma. Riistaja kalatalouden tutkimuslaitos, Kalantutkimusosasto. Monistettuja julkaisuja 1/1981. 277 s.

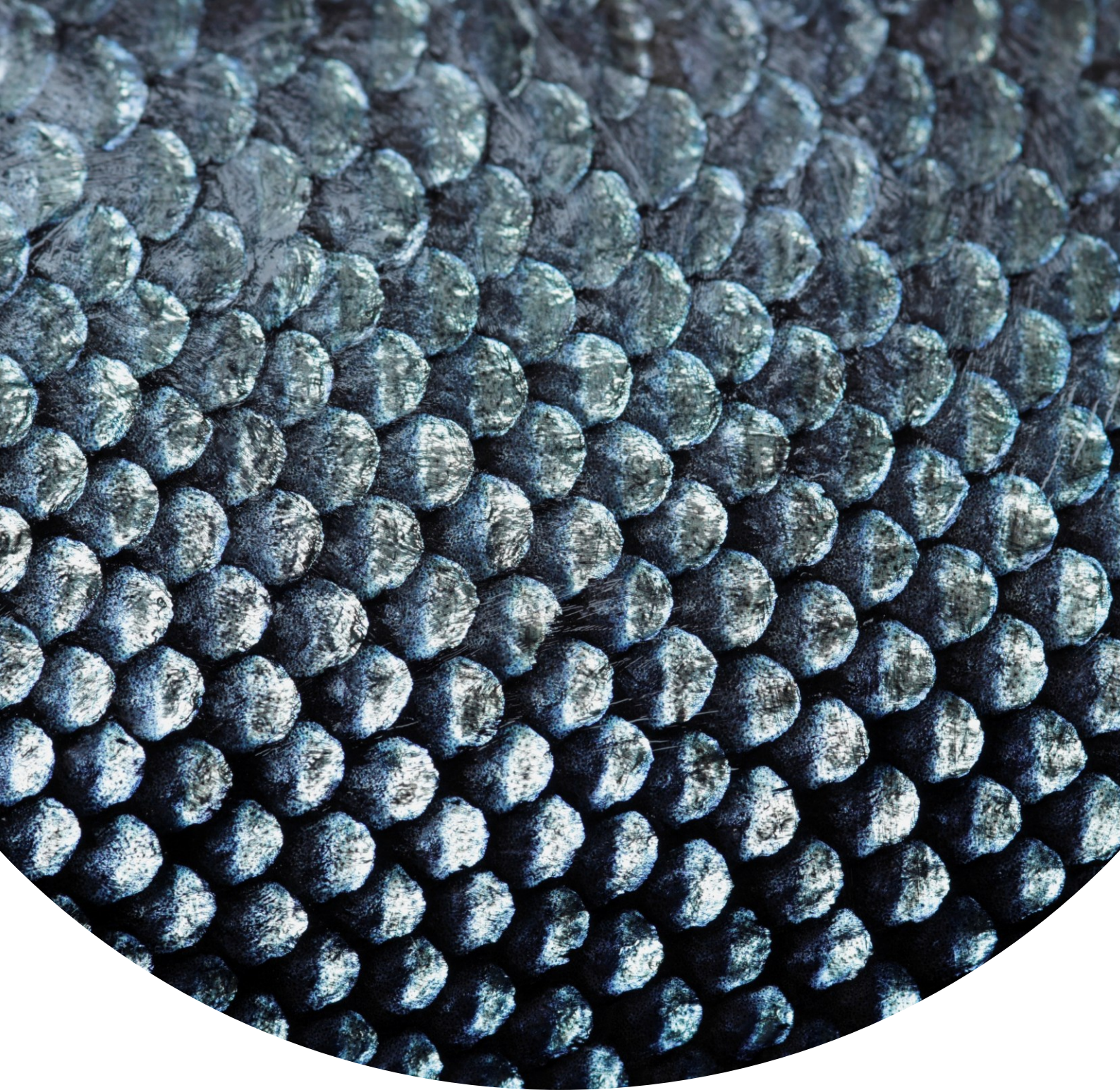
- Sánchez-Carrillo, S. & Álvarez-Cobelas, M. 2018. Stable isotopes as tracers in aquatic ecosystems. *Environmental Reviews* 26: 69–81.
- Sarell, J., Hokki, J., Ojutkangas, E., Aronsuu, K., Mäenpää, E. & Vikström, R. 1999. Nahkiaisen kotijokiuskollisuus ja merivaiheen kesto. Teoksessa: Pohjanlahden vaelluskalojen tila ja tulevaisuus. Kalantutkimuspäivät 1999. Kala- ja riistaraportteja nro 167, Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitos, Helsinki. s. 105–106.
- Savolainen, M. & Leiviskä, P. 2008. Kalajoen vesistön tulvantorjunnan toimintasuunnitelma. Pohjois-Pohjanmaan ympäristökeskuksen raportteja 2/2008. Pohjois-Pohjanmaan ympäristökeskus, Kokkola. 84 s.
- Seppälä, T. 2011. Kokemäenjoen sivujokien nahkiaistoukka- ja habitaattikartoitukset vuonna 2010. Etelä-Pohjanmaan ELY-keskus, Luontoympäristöyksikkö. 19 s.
- Shink, K.G., Sutton, T.M., Murphy, J.M. & López, J.A. 2019. Utilizing DNA metabarcoding to characterize the diet of marine-phase Arctic lamprey (*Lethenteron camtschaticum*) in the eastern Bering Sea. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 76: 1993–2002.
- Sigsgaard, E.E., Torquato, F., Frøslev, T.G., Moore, A.B., Sørensen, J.M., Range, P., Ben-Hamadou, R., Bach, S.S., Møller, P.R. & Thomsen, P.F. 2020. Using vertebrate environmental DNA from seawater in biomonitoring of marine habitats. *Conservation Biology* 34: 697–710.
- Silva, S., Gooderham, A., Forty, M., Morland, B. & Lucas, M.C. 2015. Egg drift and hatching success in European river lamprey *Lampetra fluviatilis*: is egg deposition in gravel vital to spawning success? *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 25: 534–543.
- Simard, L.G., Sotola, V.A., Marsden, J.E. & Miehl, S. 2017. Assessment of PIT tag retention and post-tagging survival in metamorphosing juvenile sea lamprey. *Animal Biotelemetry* 5: 1–7.
- Siwicke, K.A. & Seitz, A.C. 2018. Spatial differences in the distributions of Arctic and Pacific lampreys in the eastern Bering Sea. *Transactions of the American Fisheries Society* 147: 111–127.
- Sjöberg, K. 1980. Ecology of the European river lamprey (*Lampetra fluviatilis*) in northern Sweden. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 37: 1974–1980.
- Sjöberg, K. 2011. River lamprey *Lampetra fluviatilis* (L.) fishing in the area around the Baltic Sea. *Journal of Northern Studies* 5: 51–86.
- Smith, D.M., Welsh, S.A. & Turk, P.J. 2012. Available benthic habitat type may influence predation risk in larval lampreys. *Ecology of Freshwater Fish* 21: 160–163.
- Souissi, A., Besnard, A.L. & Evanno, G. 2022. A SNP marker to discriminate the european brook lamprey (*Lampetra planeri*), river lamprey (*L. fluviatilis*) and their hybrids. *Molecular Biology Reports* 49: 10115–10119.

- Storå, N. 1978. Lamprey Fishing in the Rivers of the Gulf of Bothnia. *Ethnologia Scandinavica* 8, 67–98.
- Stratoudakis, Y., Mateus, C.S., Quintella, B.R., Antunes, C. & de Almeida, P.R. 2016. Exploited anadromous fish in Portugal: Suggested direction for conservation and management. *Marine Policy* 73: 92–99.
- Sugiyama, H. & Goto, A. 2002. Habitat selection by larvae of a fluvial lamprey, *Lethenteron reissneri*, in a small stream and an experimental aquarium. *Ichthyological Research* 49: 62–68.
- Sutela, T. & Vehanen, T. 2013. Happamien sulfaattimaiden vaikutus jokien kalastoon. RKT:n työraportteja 23/2013, Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitos. 13 s.
- Sutela, T., Vuori, K-M., Louhi, P., Hovila, K., Jokela, S., Karjalainen, S.M., Keinänen, M., Rask, M., Teppo, A., Urho, L., Vehanen, T., Vuorinen, P.J. & Österholm, P. 2012a. Happamien sulfaattimaiden aiheuttamat vesistövaikutukset ja kalakuolemat Suomessa. Suomen ympäristö 14/2012, Suomen ympäristökeskus. 50 s.
- Sutela T., Karjalainen T.P., Mäki-Petäys A., Laine A., Tammi J., Koivurinta M., Orell P. & Louhi P. 2012b. Kalatiestrategian taustaselvitykset. Kala- ja riistahallinnon julkaisuja 90 (1/2012), Maa- ja metsätalousministeriö. 83 s.
- Sutela, T., Vehanen, T., Jaukkuri, M., Tuohino, J. & Orell, P. 2018. Kalateiden toimivuuden seuranta. Luonnonvara- ja biotalouden tutkimus 65/2018. Luonnonvarakeskus, Helsinki, s. 31.
- Swatdipong, A., Vasemägi, A., Niva, T., Koljonen, M.L. & Primmer, C.R. 2013. Genetic mixed-stock analysis of lake-run brown trout *Salmo trutta* fishery catches in the Inari Basin, northern Finland: implications for conservation and management. *Journal of Fish Biology* 83: 598–617.
- Taverny, C., Lassalle, G., Ortusi, I., Roqueplo, C., Lepage, M. & Lambert, P. 2012. From shallow to deep waters: habitats used by larval lampreys (genus *Petromyzon* and *Lampetra*) over a western European basin. *Ecology of Freshwater Fish* 21: 87–99.
- Teacher, A.G., Shikano, T., Karjalainen, M.E. & Merilä, J. 2011. Phylogeography and genetic structuring of European nine-spined sticklebacks (*Pungitius pungitius*) – Mitochondrial DNA evidence. *PLoS One* 2011 6(5): e19476.
- Thiel, R., Winkler, H.M., Riel, P., Neumann, R., Gröhsler, T., Böttcher, U., Spratte, S. & Hartmann, U. 2009. Endangered anadromous lampreys in the southern Baltic Sea: spatial distribution, long-term trend, population status. *Endangered Species Research* 8: 233–247.
- Tuikkala, A. 1971. Nahkiaisen elintavoista ja sen pyynnistä Pyhäjoella. Kalataloussäätiön monistettu julkaisu no 40. 59 s.
- Tuikkala, A. 1990. Nahkiaisen kannat ja kalastus, Perämeren pohjoisosa. Teoksessa: H. Mäkelä, H. Kokko (toim.). Nahkiaiskantojen hoito. Vesi- ja ympäristöhallituksen monistesarja nro 208. Helsinki. s. 15–20.

- Tuisku, T., Kokko, H. & Niemi, A. 1988. Nahkiaisen viljely- ja istutuskokeilu Kymen läänin alueella vuonna 1985. Vesi- ja ympäristöhallituksen monistesarja nro 75. Kouvola. 86 s.
- Tummers, J.S., Winter, E., Silva, S., O'Brien, P., Jang, M.H. & Lucas, M.C. 2016. Evaluating the effectiveness of a Larinier super active baffle fish pass for European river lamprey *Lampetra fluviatilis* before and after modification with wall-mounted studded tiles. *Ecological Engineering* 91: 183–194.
- Tuohino, J., Wennman, K. & Aronsuu, K. 2008. Kalajoen Vivunkummun pohjapadon kunnostuksen vaikutukset veden laatuun, kalastukseen, kala- ja rapukantoihin sekä kalan kulkuun. Loppuraportti. Pohjois-Pohjanmaan ympäristökeskus. 43 s.
- Tuomi-Nikula, O. 1982. Keskipohjalaisen kalastajan vuosi. *Kansatieteellinen arkisto* 32.
- Tuomi-Nikula, O. 2025. Kalastus Pohjanmaan joissa 1800- ja 1900-luvulla. *Documenta Septentrionalia* 4. Pohjois-Suomen historiallinen yhdistys, Joensuu. 179 s.
- Turpeinen, H. 2012. Nahkiaisen toukan esiintyminen lijoessa ja sen lähialueen virtavesissä. Opinnäytetyö. Turun ammattikorkeakoulu, Kala- ja ympäristötalouden koulutusohjelma.
- Tuunainen, P., Ikonen, E. & Auvinen, H. 1980. Lampreys and lamprey fisheries in Finland. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 37: 1953–1959.
- Tørresen, O.K., Garmann-Aarhus, B., Khang Hoff, S.N., Jentoft, S., Svensson, M., Schartum, E., Tooming, Klunderud, A., Skage, M., Krabberød, A., Vøllestad, L.A. & Jakobsen, K.S. 2026. Comparison of whole-genome assemblies of European river lamprey (*Lampetra fluviatilis*) and brook lamprey (*Lampetra planeri*). *Journal of Heredity* 117: 96–106.
- Törrönen, J. & Kokko, H. 1988. Nahkiaisen viljely- ja istutuskokeilu Kymen läänin alueella vuonna 1986. Vesi- ja ympäristöhallituksen monistesarja nro 75. Kouvola. 86 s.
- Urho, L. 2019. Nahkiainen. Teoksessa: M. Salminen. P. Böhling (toim.). Kalavarojen käyttö ja hoito: A & B. Luonnonvarakeskus, Luke. s. 450–457.
- Urho, L., Koljonen, M.-L., Saura, A., Savikko, A., Veneranta, L. & Janatuinen, A. 2019. Kalat. Teoksessa: E. Hyvärinen, A. Juslén, E. Kemppainen, A. Uddström & U.-M. Liukko (toim.). 2019. Suomen lajien uhanalaisuus – Punainen kirja 2019. Ympäristöministeriö & Suomen ympäristökeskus, Helsinki. s. 549–555.
- Uusitalo, M., Heinimaa, P., Rask, M., Eriksson-Kallio, A.M., Holopainen, R., Viljamaa-Dirks, S. & Lyytikäinen, T. 2022. Kalojen ylisiirtojen riskit ja riskinhallinnan kehittäminen. *Ruokaviraston tutkimuksia* 2/2022. Ruokavirasto. 99 s.
- Vainikka, A., Elvidge, C.K., Prokkola, J.M., Lemopoulos, A., Vornanen, M., Härkönen, L.S., Alioravainen, N. & Hyvärinen, P. 2023. Two-generation common-garden experiment reveals a strong genetic contribution to migration tendency in brown trout (*Salmo trutta*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 80: 1394–1409.
- Valtonen, T. & Huusko, A. 1980. Lestijoessa v. 1978 havaittujen veden laadun muutoksien aiheuttaman kalataloudellisen haitan tutkimus. Oulun yliopisto, Perämeren tutkimus-asema. 43 s.

- Vanderklift, M.A. & Ponsard, S. 2003. Sources of variation in consumer-diet $\delta^{15}\text{N}$ enrichment: a meta-analysis. *Oecologia* 136: 169–182.
- Vehanen, T., Sutela, T. & Korhonen, H. 2010. Environmental assessment of boreal rivers using fish data – a contribution to the Water Framework Directive. *Fisheries Management and Ecology* 17: 165–175.
- Vehanen, T., Huusko, A., Huusko, R. & Louhi, P. 2023. Patoaltaiden kalayhteisöt: Kolmen seurantamenetelmän vertailu. Luonnonvara- ja biotalouden tutkimus 95/2023. Luonnonvarakeskus, Helsinki. 55 s.
- Vikström R. 2002. Nahkiaisen viljelyä ja viljelykokemuksia. Alueelliset ympäristöjulkaisut 252: 1–58.
- Vikström, R. 2022. Ylisiirrettyjen nahkiaisten ja istutettujen nahkiaisen toukkien tuloksellisuuden seurannan vuosiraportti 2022. Etelä-Pohjanmaan elinkeino-, liikenne- ja ympäristökeskus. 11 s.
- Vikström, R. 2023. Perhonjoen keskiosan järviryhmän säännöstely: Perhonjokeen nouseva nahkiaiskanta vuonna 2023. Etelä-Pohjanmaan elinkeino-, liikenne- ja ympäristökeskus. 7 s.
- Voimalohi Oy 2024a. Kemijoen velvoiteistutukset & istutustoimenpiteiden tarkkailu vuonna 2023. Voimalohi Oy. 8 s.
- Voimalohi Oy 2024b. Iijoen velvoiteistutukset & istutustoimenpiteiden tarkkailu vuonna 2023. Voimalohi Oy. 8 s.
- Vollset, K.W., Barlaup, B.T. & Normann, E.S. 2017. Release during night enhances survival of wild Atlantic salmon smolts. *Fisheries Management and Ecology* 24: 256–264.
- Vuorinen, P.J., Rokka, M., Ritvanen, T., Käkelä, R., Nikonen, S., Pakarinen, T. & Keinänen, M. 2020. Changes in thiamine concentrations, fatty acid composition, and some other lipid-related biochemical indices in Baltic Sea Atlantic salmon (*Salmo salar*) during the spawning run and pre-spawning fasting. *Helgoland Marine Research* 74: 1–24.
- Vuorinen, P.J., Rokka, M., Nikonen, S., Juntunen, E.P., Ritvanen, T., Heinimaa, P. & Keinänen, M. 2021. Model for estimating thiamine deficiency-related mortality of Atlantic salmon (*Salmo salar*) offspring and variation in the Baltic salmon M74 syndrome. *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology* 54: 97–131.
- Vuorinen, P.J., Juntunen, E.P., Iivari, J., Koski, P., Nikonen, S., Rokka, M., Ritvanen, T., Pakkala, J., Heinimaa, P. & Keinänen, M. 2023. Lipid-related thiamine deficiency cause mortality of river lampreys (*Lampetra fluviatilis*) during pre-spawning fasting. *Regional Studies in Marine Science* 62: 102946.
- Wada, E., Kabaya, Y. & Kurihara, Y. 1993. Stable isotopic structure of aquatic ecosystems. *Journal of Biosciences* 18: 483–499.
- Wagner, C.M., Twohey, M.B. & Fine, J.M. 2009. Conspecific cueing in the sea lamprey: do reproductive migrations consistently follow the most intense larval odour? *Animal Behaviour* 78: 593–599.

- Waldman, J., Grunwald, C. & Wirgin, I. 2008. Sea lamprey *Petromyzon marinus*: an exception to the rule of homing in anadromous fishes. *Biology Letters* 4: 659–662.
- Williams, J.G., Armstrong, G., Katopodis, C., Larinier, M. & Travade, F. 2012. Thinking like a fish: a key ingredient for development of effective fish passage facilities at river obstructions. *River Research and Applications* 28: 407–417.
- Yrjänä, T. 2002. Jokien kunnostaminen Suomessa. *Vesitalous* 6/2006: s. 13–16. <https://tiinyurl.com/2r52czf9>. Viitattu 7.6.2026.
- Zanandrea, S.J.G. 1959. Speciation among lampreys. *Nature* 184: 380.
- Zancolli, G. 2018. Assessing lamprey populations in Scottish rivers using eDNA: proof of concept. *Scottish Natural Heritage* No. 984. 20 s.
- Zvezdin, A.O., Kucheryavyy, A.V. & Pavlov, D.S. 2022. The place and role of downstream migration of ammocoetes in the life cycle of the European river lamprey *Lampetra fluviatilis* (Petromyzontidae). *Journal of Ichthyology* 62: 1269–1283.



**Löydät meidät
verkosta**

luke.fi



Luonnonvarakeskus (Luke) Latokartanonkaari 9, 00790 Helsinki