

**Pro gradu -tutkielma**

**Täpläravun (*Pacifastacus leniusculus*) vaikutus ahventen  
(*Perca fluviatilis*) loisyhteisöihin Päijänteellä**

**Marjut Mykrä**



**Jyväskylän yliopisto**

Bio- ja ympäristötieteiden laitos

Limnologia ja hydrobiologia

31.5.2010

JYVÄSKYLÄN YLIOPISTO, Matemaattis-luonnontieteellinen tiedekunta

Bio- ja ympäristötieteiden laitos

Limnologia ja hydrobiologia

MYKRÄ MARJUT, M.: Täpläravun (*Pacifastacus leniusculus*) vaikutus ahventen (*Perca fluviatilis*) loisyhteisöihin Päijänteellä

Pro gradu: 26 s. + liitteet

Työn ohjaajat: FT Katja Pulkkinen, FT Heikki Hämäläinen

Tarkastajat: FT Katja Pulkkinen, Prof. Juha Karjalainen

Toukokuu 2010

---

Hakusanat: täplärapu, välillinen vaikutus, loinen, epäsuora elämänsykli, väli-isäntä, *Acanthocephalus lucii*, *Ichthyocotylurus pileatus*

## TIIVISTELMÄ

Täplärapu (*Pacifastacus leniusculus*) on tulokaslaji Suomen vesistöissä. Sen on käyttäytymisellään ja ravinnonkäytöllään todettu vähentävän elinalueidensa eliöyhteisöjen monimuotoisuutta. Esimerkiksi Päijänteellä on havaittu joidenkin pohjaeläinten kuten kotiloiden tiheyksien olevan alhaisempia ravun elinalueilla kuin ravuttomilla alueilla. Pohjaselkärangattomat ovat välttämättömiä väli-isäntiä monelle kalan loiselle. Tässä tutkimuksessa selvitettiin, millaisia muutoksia täplärapu voi välillisesti aiheuttaa kalojen loisyhteisöissä muuttamalla pohjaeläinten runsautta. Päijänteeltä valittiin viisi toisistaan riippumatonta ravullista ja ravutonta aluetta. Jokaiselta alueelta pyydettiin mahdollisimman samankokoisia ahvenia, joista tutkittiin kaikki loiset, joilla on epäsuora elämänsykli. Alueilla, joilla raputiheys oli korkea, havaittiin ahventen välillä suurempaa vaihtelua loisyhteisöissä kuin alueilla, joilta rapu puuttui tai niiden tiheys oli alhainen. Vaikka loisittujen kalojen osuudet tutkituista kaloista eivät minkään loislajin kohdalla eronneet merkittävästi ravullisten ja ravuttomien alueiden välillä, oli *Ichthyocotylurus pileatus* (Trematoda) ja *Acanthocephalus lucii* (Acanthocephala) -loisia merkittävästi vähemmän ravullisten kuin ravuttomien alueiden ahvenissa. Kun vertailtiin samasta väli-isäntäryhmästä tulevia loisia ryhmänä, oli kotiloita ja muita pohjaeläimiä paitsi simpukoita väli-isäntinään käyttäviä loisia vähemmän ravullisilla alueilla. Tulosten perustella täplärapu voi välillisesti vaikuttaa erityisesti kotiloista tulevien loisten määrään ahvenissa. Havaitut erot ahventen loispopulaatioissa ovat todiste siitä, kuinka monimuotoisia vaikutuksia täpläravulla tulokaslajina voi olla suurjärvien eliöyhteisöihin.

UNIVERSITY OF JYVÄSKYLÄ, Faculty of Mathematics and Science

Department of Biological and Environmental Science

Limnology and Hydrobiology

MYKRÄ MARJUT, M.: Influence of the signal crayfish (*Pacifastacus leniusculus*) on parasite communities of perch (*Perca fluviatilis*) in Lake Päijänne

Master of Science Thesis: 26 p. + attachments

Supervisors: PhD Katja Pulkkinen, PhD Heikki Hämäläinen

Inspectors: PhD Katja Pulkkinen, Prof. Juha Karjalainen

May 2010

---

Key Words: signal crayfish, indirect influence, parasite, complicated lifecycle, intermediate host, *Acanthocephalus lucii*, *Ichthyocotylurus pileatus*

## ABSTRACT

The signal crayfish (*Pacifastacus leniusculus*) is an alien species in Finnish water systems. It has been noticed to reduce the species diversity of its territory by its feeding habits and behavior. In Lake Päijänne, for instance, the densities of some benthic invertebrates, like snails, are discovered to be lower in areas inhabited by crayfish. Benthic invertebrates are intermediate hosts for many fish parasites. The aim of this research was to study the potential changes that crayfish can cause by altering the occurrence and density of benthic invertebrates. From Lake Päijänne, five areas with and without crayfish were chosen. From each area perch were caught and equal sized perch were studied for all parasites with complicated life cycles. In the areas where the density of crayfish was high, there was greater diversity between the parasite communities of perch than in areas of low density or total absence of crayfish. Although there was no significant difference in the prevalence of parasitized fishes between areas with or without crayfish, the abundance of *Ichthyocotylurus pileatus* (Trematoda) and *Acanthocephalus lucii* (Acanthocephala) were significantly lower in areas inhabited by crayfish. When parasites with intermediate host from the same taxon were added together as a group, the abundance of parasites using snails and other benthic invertebrates (not molluscs) as intermediate hosts were significantly lower in the sites with signal crayfish. The results show that signal crayfish can indirectly affect especially the abundance of those parasites in perch that use snails as intermediate hosts. Differences in parasite populations are evidence of the diversity of the consequences that signal crayfish can cause to the species communities of large lakes.

## Sisältö

<b>1. JOHDANTO.....</b>	<b>5</b>
<b>2. TUTKIMUKSEN TAUSTA.....</b>	<b>6</b>
2.1. Loisinta ahvenella.....	6
2.2. Rapujen vaikutus loisten esiintymiseen ja runsauteen .....	7
<b>3. AINEISTO JA MENETELMÄT.....</b>	<b>8</b>
3.1. Koeravustukset ja tutkimusalueiden valinta.....	8
3.2. Näytekalojen pyynti tutkimusalueilta.....	9
3.3. Loisten tutkiminen.....	10
3.4. Aineiston tilastollinen käsittely .....	10
<b>4. TULOKSET .....</b>	<b>11</b>
4.1. Ahventen määrät alueittain ja löydetyt loislajit.....	11
4.2. Loisittujen kalojen osuus tutkituista kaloista .....	13
4.3. Loisten keskimääräiset yksilömäärät.....	13
4.4. Kalojen ja tutkimusalueiden sijoittuminen ordinaatioavaruuteen .....	17
<b>5. TULOSTEN TARKASTELU .....</b>	<b>19</b>
<b>6. PÄÄTELMÄT .....</b>	<b>22</b>
<b>Kiitokset.....</b>	<b>22</b>
<b>Kirjallisuus .....</b>	<b>23</b>
<b>Liitteet .....</b>	<b>27</b>

## 1. JOHDANTO

Ihmisen aiheuttama lajien leviäminen alkuperäisten elinalueidensa ulkopuolelle on yksi tärkeimpiä maailmanlaajuisia ympäristömuutoksia (Sala ym. 2000). Tulokaslajit ovat merkittävä syy luonnon monimuotoisuuden häviämiseen erityisesti makeista vesistä, jonne niitä on levinnyt muun muassa painolastiveden mukana ja vesiviljelyn seurauksena (Sala ym. 2000, Snyder & Evans 2006).

Monilla tulokaslajeilla on haitallinen vaikutus alkuperäislajistoon, sillä ne voivat esimerkiksi syödä alkuperäisiä lajeja, kilpailla niiden kanssa ravinnosta ja muuttaa elinympäristöä (Lodge ym. 1994, Snyder & Evans 2006). Tulokaslajit voivat myös edesauttaa muiden tulokaslajien leviämistä (Simberloff & Von Holle 1999, Ricciardi 2001)

Ravut ovat suurimpia, pitkäikäisimpiä ja liikkuvimpia selkärangattomia makeissa vesissä ja esiintyvät yleensä runsaina (Lodge ym. 2000). Useimmat rapulajit ovat kaikkiruokaisia ja syövät niin pohjaselkärangattomia, vesikasveja, levää kuin myös kalanpoikasia ja toisia rapuja (Söderbäck 1995, Correia ym. 2005). Erityisesti Pohjois-Amerikasta kotoisin olevia rapulajeja on taloudellisten etujen toivossa kuljetettu maihin, joissa ne eivät kuulu alkuperäislajistoon (Lodge ym. 2000). Siirretyt ravut on joko istutettu tarkoituksellisesti luontoon tai niitä on ajan mittaan päässyt karkuun rapuviljelyksiltä. Yksittäisessä vesistössä ravut kykenevät hitaasti levittäytymään itsenäisesti pitkin vesireittiä ja jotkut lajit voivat levitä myös suoalueiden kautta uusille vesialueille. Ihmisten tekemät rapujen siirrot ovat kuitenkin merkittävin tekijä, joka on edesauttanut tulokasrapujen levittäytymistä uusille alueille (Puth & Allen 2004).

Tulokasrapujen on todettu aiheuttavan suuria muutoksia rantavyöhykkeen eliöstöön muun muassa vähentämällä ravintokohteidensa esiintymistä ja biomassaa ja kilpailemalla alkuperäisten rapulajien kanssa ravinnosta ja elintilasta (Söderbäck 1995, Wilson ym. 2004, Correia ym. 2005).

Suomeen istutettiin Pohjois-Amerikasta peräisin olevaa täplärapua (*Pacifastacus leniusculus*) ensimmäisen kerran vuonna 1967. Nykyään täplärapuistutukset painottuvat keskikokoisiin ja suurehkoihin järviin. Täplärapu onkin osoittautunut menestyvän erityisen hyvin juuri suurissa järvissä (Ruokonen ym. 2008). Sen lisäksi, että täpläravut voivat toimia rapuruttosienen (*Aphanomyces astaci*) kantajina ja tartuttaa ruttoa muihin rapulajeihin (esim. suomalaiseen *Astacus astacus* -jokirapuun) (Mannonen ym. 2006), on täpläravulla todettu olevan muitakin suoria ja välillisiä vaikutuksia vesiekosysteemiin. Täplärapu on kaikkiruokainen peto ja syö tehokkaasti muun muassa vesikasveja, päällyskasvustoa, pohjaeläimiä ja toisia rapuja (Guan & Wiles 1998, Nyström 1999, McCarthy ym. 2006). Se voi vähentää huomattavasti ravintokohteidensa biomassaa ja samalla köyhdyttää elinalueensa lajistoa. Erityisesti kotiloiden ja muiden pohjaeläinten tiheyksien on havaittu olevan paljon pienempiä täpläravun asuttamalla kivikkorannoilla kuin ravuttomilla alueilla (Bjurström 2009).

Kotilot ja muut pohjaselkärangattomat ovat tärkeitä väli-isäntiä monelle loiselle, jolla on epäsuora elämänsykli. Pääsy tiettyyn väli-isäntään on välttämätön osa loisten elämänsykliä (Esch & Fernández 1993).

Loiset, joilla on epäsuora elämänsykli, ovat hyvin yleisiä kaloissa. Koska täpläravun on todettu vähentävän merkittävästi pohjaeläinten esiintymistä elinalueillaan, voi se vaikuttaa välillisesti myös kaloissa esiintyvien loisten määrään ja lajistoon. Tämän tutkielman tarkoitus oli ravullisilta ja ravuttomilta alueilta pyydettyjen ahventen (*Perca*

*fluviatilis*) loisyhteisöjä vertailemalla selvittää täpläravun vaikutusta sellaisiin kaloissa esiintyviin loislajeihin, joilla on epäsuora elämänkierto. Tutkimus toteutettiin Päijänteellä, johon on ensimmäisen kerran istutettu täplärapua 1990-luvun alussa ja jossa sitä nykyään esiintyy paikoitellen hyvinkin runsaasti. Oletuksena oli, että käyttämällä ravintonaan pohjaeläimiä täplärapu vähentää pohjaeläinten välityksellä leviävien loisten määrää kaloissa. Ahven valittiin tutkimuslajiksi, koska se on yleinen kala järvissä ja sen loisia on tutkittu paljon (mm. Valtonen ym. 1997, Halmetoja ym. 2000, Valtonen ym. 2003, Karvonen ym. 2005). Sen sijaan tulokasrapujen, tai ylipäätään väli-isäntiin kohdistuvan saalistuksen vaikutusta kalojen loisyhteisöihin ei ole tutkittu aikaisemmin.

Tämä tutkielma oli osa Jyväskylän yliopiston Bio- ja ympäristötieteiden laitoksen ja Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitoksen (RKTL) yhteistyönä toteuttamaa hanketta ”Täpläravun vaikutukset suurten boreaalisten järvien litoraaliyhteisöihin”.

## 2. TUTKIMUKSEN TAUSTA

### 2.1. Loisinta ahvenella

Ahven (*Perca fluviatilis*) on yleinen kala Suomen vesistöissä. Ahvenella on laaja ruokavalio, minkä vuoksi se voi olla pää- tai väli-isäntänä monelle loislajille (Halmetoja ym. 2000). Ahventa onkin käytetty mallilajina tutkimuksissa, joissa on selvitetty eri ympäristötekijöiden vaikutusta loisyhteisöihin (esim. Valtonen ym. 1997, Halmetoja ym. 2000, Valtonen ym. 2003, Karvonen ym. 2005).

Suomen sisävesikaloiden loiset, joilla on epäsuora elämänkierto, kuuluvat pääasiassa neljään eri ryhmään: Trematoda eli imumadot, Cestoda eli heisimadot, Nematoda eli sukkulamadot sekä Acanthocephala eli väkäkärämädöt. Näihin ryhmiin kuuluvia loisia on ahvenesta löydetty Keski-Suomessa tehdyissä tutkimuksissa vähintään 20 lajia (Taulukko 1).

Taulukko 1. Keski-Suomen järvistä löydettyjä ahvenen loislajeja taksonomisiin ryhmiin jaoteltuina (Valtonen ym. 1997, Valtonen ym. 2003). \* = toukkavaihe.

Trematoda	Cestoda	Nematoda	Acanthocephala
<i>Allocreadium isosporum</i>	<i>Diphyllobothrium latum</i> *	<i>Camallanus lacustris</i>	<i>Acanthocephalus lucii</i>
<i>Bunodera lucioperca</i>	<i>Eubothrium</i> sp.	<i>Desmidocercella</i> sp.*	<i>Echinorhynchus borealis</i>
<i>Diplostomum gasterostei</i> *	<i>Ligula intestinalis</i> *	<i>Raphidascaris acus</i> *	<i>Neoechinorhynchus rutili</i>
<i>D. spathaceum</i> -ryhmä*	<i>Proteocephalus percae</i>		
<i>Ichthyocotylurus variegatus</i> *	<i>Triaenophorus nodulosus</i> *		
<i>Rhipidocotyle campanula</i>			
<i>R. fennica</i>			
<i>Tylodelphys clavata</i> *			
<i>T. podicipina</i> *			

Luokka Trematoda, eli imumadot, kuuluu laakamatojen (Platyhelminthes) pääjaksoon (Erasmus 1972). Imumatolajien elämänkiertoissa on paljon vaihtelua, mutta siihen kuuluu sekä loisena eläviä toukkavaiheita että vapaana uivia vaiheita (Cribb ym.

2001 & 2003). Tyypillinen Digenea -lahkon imumadon elämänkierto sisältää kaksi väli-isäntää ja selkärangaisen pääisännän. Ensimmäinen väli-isäntä on nilviäinen ja toinen väli-isäntä selkärangaton tai selkärangainen. Kala voi olla imumadolle lajista riippuen joko pääisäntä tai toinen väli-isäntä, ja loinen aikuistuu selkärangaisessa pääisännässä, esimerkiksi kalassa tai vesilinnussa (Erasmus 1972, Esch & Fernández 1993, Cribb ym. 2001 & 2003). Esimerkiksi *Tylodelphys clavata* -imumadon ensimmäinen väli-isäntä on kotilo (Moody & Gatén 1982) ja toinen väli-isäntä muun muassa ahven (Kennedy 1981). *T. clavata* -imumadon pääisäntä on vesilintu (Moody & Gatén 1982).

Myös heisimadot (luokka Cestoda) kuuluvat laakamatoihin. Kaikilla heisimadoilla on vähintään kaksi isäntää (Maule & Marks 2006). Ensimmäinen väli-isäntä on yleensä niveljalkainen (Arthropoda). Lisäksi joillakin lajeilla on siirtoisäntiä, joissa loinen ei koe morfologisia tai fysiologisia muutoksia, vaan siirtyy muuttumattomana seuraavaan isäntään (Esch & Fernández 1993). Esimerkiksi *Triaenophorus nodulosus* -heisimadolla on kolmen isännän elämänkierto. Sen ensimmäinen väli-isäntä on hankajalkaisäyriäinen (Pasternak ym. 1999) ja toisena väli-isäntänä voi olla esimerkiksi ahven (Brinker & Hamers 2007). Loisen pääisäntä on hauki (*Esox lucius*) (Valtonen ym. 1989).

Kalassa esiintyvillä sukkulamadoilla (pääjakso Nematoda) on yleensä epäsuora elämänkierto (Fagerholm 1982), joka sisältää aina viisi eri kehitysvaihetta. Kala voi olla loiselle pää-, väli- tai siirtoisäntä. Muita väli- tai siirtoisäntiä voivat olla esimerkiksi selkärangattomat pohjaeläimet. Sukkulamadot ovat yleensä hyvin isäntäspesifisiä ja elävät vain tietyssä osassa isäntäänsä.

Väkäkärsämadoilla (pääjakso Acanthocephala) on elämänkierrossaan pääisännän lisäksi yleensä yksi väli-isäntä. Akvaattisilla lajeilla ensimmäinen väli-isäntä on äyriäinen (Crompton & Nickol 1985). Lisäksi siirtoisännät ovat joillakin lajeilla tärkeä osa elämänkiertoa. Esimerkiksi *Acanthocephalus lucii* -väkäkärsämadon väli-isäntä on vesisiira (*Asellus aquaticus*) (Benesh ym. 2009). Loinen pääsee vesisiiraan, kun siira nielaisee loisen munan ruokaillessaan. Ahven on *A. lucii* -loisen ensisijainen pääisäntä ja saa loistartunnan syömällä loisitun vesisiiran.

## 2.2. Rapujen vaikutus loisten esiintymiseen ja runsauteen

Useimmilla loisista on monia vaihtoehtoisia isäntiä, joissa ne voivat aikuistua ja lisääntyä tai vastaavasti kehittyä tarttumiskykyisiksi seuraavaan isäntään (Holmes 1979). Kaikki isänniksi sopivat lajit eivät kuitenkaan ole loisen kannalta keskenään samanvertaisia, vaan loinen esiintyy yleensä runsaana vain yhdessä isäntälajissa. Myös kasvu voi olla nopeampaa ja lisääntyminen tehokkaampaa vain yhdessä isännässä. Tiettyjen pää- ja väli-isäntien läsnäolo onkin välttämätöntä loispopulaation säilymiseen.

Kirjallisuudesta ei löydy viitteitä siitä, että rapujen vaikutuksia kalojen loisyhteisöihin olisi tutkittu aikaisemmin. Koska rapujen on kuitenkin todettu köyhdyttävän huomattavasti elinalueidensa pohjaeläimistöä, vaikuttavat ne todennäköisesti välillisesti myös pohjaeläimien kautta leviävien loisten esiintymiseen ja runsauteen kaloissa. Monet pohjaeläimet ovat välttämättömiä väli-isäntiä kalojen loisille. Väli-isäntien puuttuessa loisen elämänkierto katkeaa eikä se pääse seuraavaan isäntään ja kehity lopulta aikuiseksi. Tästä johtuen alueilla, joilla on rapujen vuoksi vähemmän pohjaeläimiä, on todennäköisesti myös vähemmän loisia, jotka tarvitsevat pohjaeläimiä elämänkierrossaan. Tämä heijastuu edelleen kalojen loisyhteisöihin.

Keniassa tehty tutkimus tukee oletusta rapujen vaikutuksesta loisten esiintymiseen isännissään. Mkoji ym. (1999) tutkivat Pohjois-Amerikasta peräisin olevan punaravun (*Procambarus clarkii*) vaikutusta halkiomatotautia aiheuttavan *Schistosoma haematobium*

-imumadon esiintymiseen koululaisissa. Ihminen on yksi *S. haematobium* -loisen pääisännistä ja loisen väli-isäntiä ovat kotilot. Tutkimuksessa havaittiin, että punarapu vähensi huomattavasti loisen kotiloväli-isäntien biomassaa vesistössä, johon rapua oli istutettu. Tämän seurauksena loisen esiintyminen tutkimusvesistön läheisyydessä sijaitsevan koulun oppilaisissa väheni merkittävästi verrattuna kontrollivesistön lähellä sijaitsevan koulun oppilaisiin. Rapu siis kykeni välillisesti vaikuttamaan *S. haematobium* -imumadon populaatioihin. Ravun voidaankin olettaa vähentävän myös muiden kotiloita väli-isäntinään käyttävien loisten runsautta isännissään.

### 3. AINEISTO JA MENETELMÄT

#### 3.1. Koeravustukset ja tutkimusalueiden valinta

Päijänne on Suomen toiseksi suurin järvi ja sen pinta-ala on 1118 km<sup>2</sup>. Se on Kymijoen vesistön pääjärvi ja sijaitsee Päijät-Hämeen ja Keski-Suomen maakuntien alueella. Tutkimusalueet, joilta näytekalat pyydettiin, valittiin Päijänteeltä kesällä 2008 tehtyjen koeravustusten perusteella. Koeravustukset olivat osa Täplärapu suurjärvisä -hanketta ja niillä pyrittiin selvittämään muun muassa täpläravun esiintymistä Päijänteen vesialueella ja alueellista yksikkösaalista (Laulumaa & Ruokonen 2008, julkaisematon).

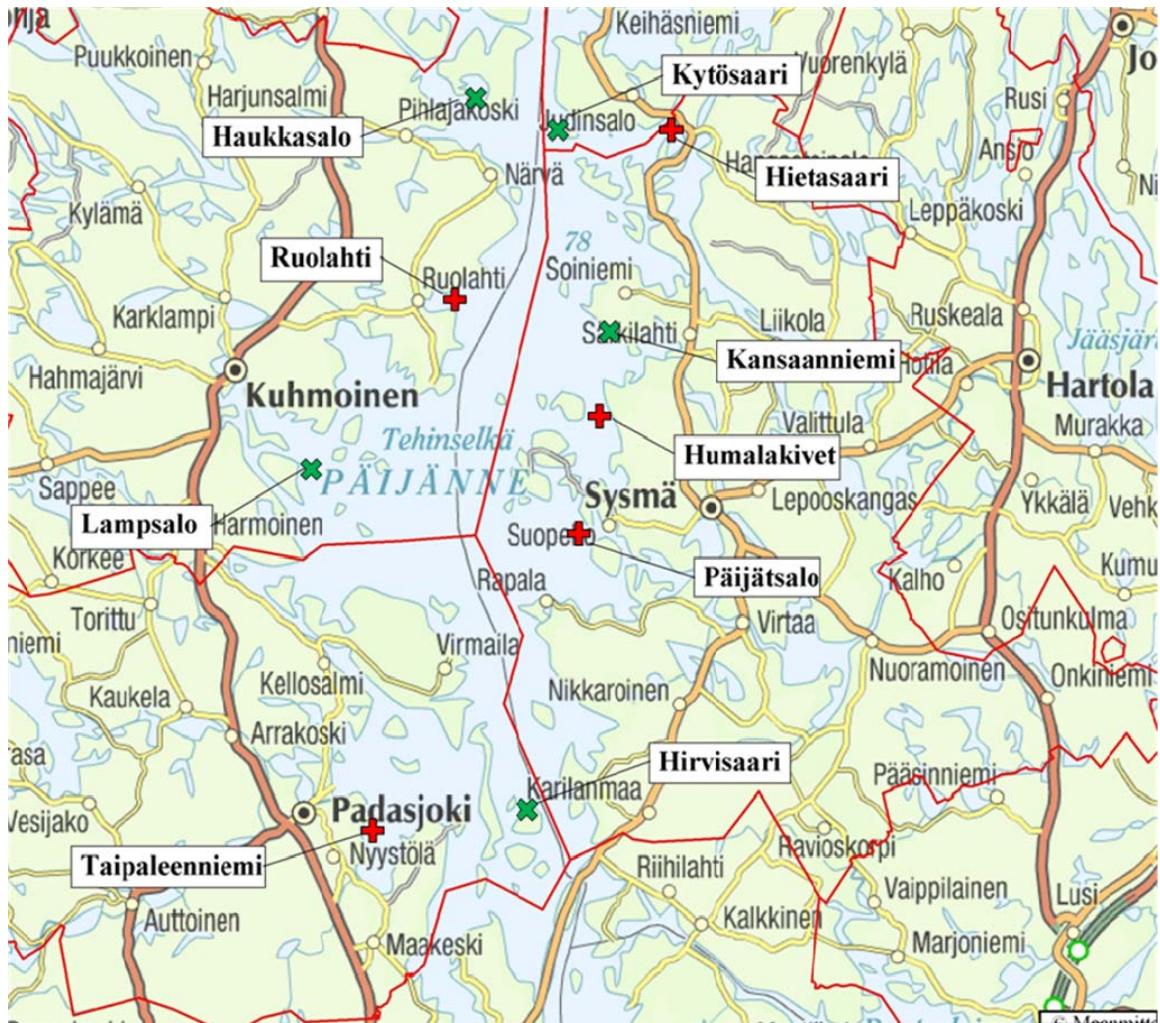
Ennen koeravustusta tehtiin ennakkotiedusteluja Päijänteen eri alueiden raputilanteesta. Apuna käytettiin Keski-Suomen Työ- ja elinkeinokeskuksen ylläpitämää istutusrekisteriä ja paikallisia vesialueen omistajia. Tietojen perusteella ravullisiksi tai ravuttomiksi oletetuilta alueilta etsittiin mahdollisimman samankaltaisia kivikkopohjaisia rantoja, jotka koeravustettiin kesäkuussa 2008. Ravustuksessa käytettiin kokoontaitettavia, sylinterimäisiä, kaksinieluisia evo-mertoja. Merrat oli kiinnitetty peräkkäin samaan siimaan siten, että ne olivat viiden metrin päässä toisistaan. Yhtä tällaista siimaan kiinnitettyä ”mertajonoa” kutsutaan nimellä jata. Merrat sijoitettiin ravustettavan rannan suuntaisesti 1–3 m syvyyteen 12–26 merran jadoiksi. Merrat olivat pyynnissä yön yli (17–24 h).

Koeravustusten perusteella tutkimukseen valittiin viisi ravullista aluetta ja viisi ravutonta aluetta (Kuva 1), joilta jokaiselta valittiin mukaan yksi kivikkoranta. Ravullisten alueiden raputilanne varmistettiin ravustamalla valitut kivikkorannat uudelleen heinä–elokuun vaihteessa (29.7.–1.8.2008), jolloin ravut liikkuvat aktiivisemmin kuin kesäkuussa ja käyvät siksi paremmin pyydykseen. Samalla ravustettiin myös kivikkorantojen läheisyydessä olevia kasvillisuusrantoja. Ravustusten tuloksista laskettiin rantakohtaiset yksikkösaaliit (CPUE) eli saatujen rapujen määrä jaettiin mertaoiden määrällä (Taulukko 2). Tutkimukseen valittiin lopulta jokaiselta ravulliselta ja ravuttomalta alueelta yhden kivikkorannan lisäksi yksi kivikkorannan läheisyydessä sijaitseva kasvillisuusranta (Ruokonen ym. 2009, julkaisematon).

Taulukko 2. Ravullisilla alueilla heinä–elokuun vaihteessa 2008 tehtyjen koeravustusten tulokset; ravustuksessa käytettyjen mertojen määrä ja saatujen rapujen määrä kasvillisuus- (kasvi) ja kivikkorannoilla sekä rantakohtaiset yksikkösaaliit (CPUE; saatujen rapujen määrä/ mertayö).

Kunta	Alue	Mertamäärä		Rapumäärä		CPUE	
		Kasvi	Kivikko	Kasvi	Kivikko	Kasvi	Kivikko
Kuhmoinen	Ruolahti	13	13	2	19	0,15	1,46
Padasjoki	Taipaleenniemi	12	25	44	215	3,67	8,60
Sysmä	Hietasaari	13	24	14	80	1,08	3,33
	Humalakivet	13	23	46	84	3,54	3,65
	Päijätsalo	12	25	4	38	0,33	1,52





Kuva 1. Tutkimusalueet. x = ravuton alue, + = ravullinen alue. (Karttopohja: Maanmittauslaitos lupa nro 7/MML/09; Oiva-palvelu/ Suomen ympäristökeskus/ 18.2.2010)

### 3.2. Näytekalojen pyynti tutkimusalueilta

Ennen pyyntiä näytekaloja varten koodattiin riittävä määrä uudelleen suljettavia pakastepusseja. Pussit jaettiin satunnaisessa järjestyksessä jokaista tutkimusaluetta varten omiin nippuihinsa eli yhteensä kymmeneen nippuun (20 pussia/nippu). Niput numeroitiin yhdestä kymmeneen ja muistiin kirjattiin kunkin nipun pussien koodi. Pussien numerointi etukäteen mahdollisti näytekalojen tutkimisen myöhemmin ”sokkona” eli ilman tietoa kalan alkuperästä. Tämä poisti mahdollisen harhan, jonka ennakkotieto kalan alkuperästä olisi voinut aiheuttaa loisten havaitsemiseen tutkittavista kaloista.

Näytekalat pyydettiin NORDIC-yleiskatsausverkoilla elokuussa 2008. Jokaisella tutkimusalueella käytettiin neljää verkkoa, joista kaksi oli pyynnissä kivikko- ja kaksi kasvillisuusrannalla. Jokaiselle verkolle oli annettu yksilöllinen kirjainkoodi, jonka avulla pidettiin kirjaa siitä, mikä verkko oli ollut milläkin rantatyypillä. Verkot laskettiin veteen rantaan nähden poikittain viistoon ja ne olivat pyynnissä yön yli. Tutkittavat ahvenet valikoitiin pyydyksistä siten, että näytekaloina tuli molemmilta rantatyypeiltä pyydyttyjä yksilöitä. Verkkoon jääneiden ahventen määrä vaihteli suuresti rantojen välillä, joten molemmilta rantatyypeiltä ei ollut mahdollista valita samaa määrää kaloja.

Jokaiselta tutkimusalueelta pyrittiin ottamaan yhteensä kaksikymmentä noin 15–20 cm pituista ahventa. Näytekalat pussitettiin yksittäin valmiiksi koodattuihin pusseihin ja

pakastettiin mahdollisimman pian pyynnin jälkeen. Muistiin kirjoitettiin tieto siitä, mikä pussinipuista oli ollut käytössä kullakin tutkimusalueella. Tämä mahdollisti kalan alkuperän selvittämisen aineiston analysointivaiheessa.

### 3.3. Loisten tutkiminen

Kaikki tutkimukseen kerätyt yksittäispakatut ahvenet sekoitettiin huolellisesti keskenään. Näin varmistettiin, että kalat tutkittaisiin mahdollisimman satunnaisessa järjestyksessä. Ennen loisten tutkimista vuorossa oleva ahven sulatettiin ja punnittiin 0,1 gramman tarkkuudella (vaakana Sartorius laboratory L2200P). Lisäksi kalalta mitattiin pituus millimetrin tarkkuudella (RT-pituus = pituus kuonon kärjestä yhteen puristetun evän kärkeen).

Kaloista etsittiin loisia, joilla on epäsuora elämäntie. Loiset tutkittiin sydäimestä, maksasta, pernasta, mahalaukusta, suolesta, uimarakosta ja toisesta silmästä. Jokainen tutkittava elin irrotettiin kalasta preparointivälineillä ja litistettiin yksittäin kahden lasilevyn väliin (isommat elimet jaettuna useampaan osaan loisten havaitsemisen helpottamiseksi). Suolen, mahalaukun ja silmän sisältö kaavittiin ennen litistämistä ulos lasilevylle ja mahalaukku avattiin litistämisen helpottamiseksi. Silmän linssi ja lasiainen tutkittiin erikseen. Alhaaltapäin valaistua näytettä tarkasteltiin preparointimikroskoopilla (Olympus SZX9) ja havaitut loiset määritettiin ja kunkin lajin yksilömäärät laskettiin. Tiedot löytyneistä loisista kirjattiin kalakohtaisesti omalle kaavakkeelle. Kaavakkeeseen kirjattiin myös kalayksilön koodi sekä massa ja pituus.

### 3.4. Aineiston tilastollinen käsittely

Jokaiselle loislajille laskettiin loisittujen kalojen osuus (%) kaikista tutkituista kaloista alueittain. Mann-Whitney U -testillä testattiin eroavatko ravullisten ja ravuttomien alueiden loisittujen kalojen osuudet toisistaan. Mann-Whitney U -testiä käytettiin, koska aineisto ei muunnoksista huolimatta täyttänyt parametrillisen testin vaatimuksia.

Eri loislajien runsautta (yksilöä/ tutkittu kala) verrattiin ravullisten alueiden kesken ja ravuttomien alueiden kesken Kruskall-Wallis testin avulla. Parametritonta testiä käytettiin, koska aineisto ei täyttänyt kaikilla tutkimusalueilla parametrillisen testin (1-ANOVA) edellytyksiä. Testin tarkoitus oli tutkia, ovatko valitut ravulliset ja ravuttomat tutkimusalueet loipopulaatioiden suhteen keskenään samankaltaisia. Jos testin perusteella jonkun lajin määrät erosivat tilastollisesti merkitsevästi alueiden välillä, tehtiin tutkimusalueille parittaiset vertailut Mann-Whitney U -testillä. P-arvoille tehtiin parittaisissa vertailuissa Bonferronin korjaus.

Koska samalta tutkimusalueelta pyydetyt kalat eivät ole toisistaan riippumattomia, käsiteltiin kutakin aluetta tilastoyksikkönä. Kullekin alueelle laskettiin, kuinka monta saman lajin loista keskimäärin löydettiin yhdestä alueelta tutkitusta kalasta ( $\bar{x} \pm S.E.$ ). Riippumattomien otosten t-testin avulla tutkittiin, eroavatko ravulliset ja ravuttomat alueet toisistaan loisten määrän suhteen. Mann-Whitney U -testiä käytettiin, jos t-testin oletukset eivät olleet lajin osalta muunnoksista huolimatta voimassa.

Kalan ikä ja sitä kautta koko vaikuttavat yleisesti siihen, kuinka paljon loisia siihen on kertynyt. Riippumattomien otosten t-testissä tai Mann-Whitney U -testissä ei kuitenkaan voi hyödyntää tutkittavan muuttujan kanssa korreloivia muuttujia. Eri alueilta pyydettyjen kalojen keskimääräisiä pituuksia ja massoja vertailtiin keskenään Kruskall-Wallis testillä, koska haluttiin varmistaa, että kaikilta tutkimusalueilta pyydetyt kalat olivat keskimäärin samankokoisia. Kruskall-Wallis testiä käytettiin, koska kalojen pituudet ja massat eivät kaikilla alueilla muunnoksista huolimatta noudattaneet

normaalijakaumaa. Korrelaatioanalyysin (Spearmanin korrelaatiokerroin) avulla tutkittiin, korreloiko eri loislajien määrät kalojen pituuden kanssa eli onko isommissa kaloissa keskimäärin enemmän loisia kuin pienemmissä.

Loiset luokiteltiin väli-isäntänsä (planktonäyriäinen, simpukka, kotilo, jokin muu pohjaeläin kuin nilviäinen) mukaan ryhmiin ja jokaisen ahvenen samasta väli-isäntäryhmästä peräisin olevat loiset laskettiin yhteen. Jokaiselle ryhmälle laskettiin aluekohtaiset keskimääräiset lukumäärät. Ravullisten ja ravuttomien alueiden eroa samasta väli-isäntäryhmästä tulevien loisten määrässä testattiin riippumattomien otosten t-testin avulla. Kaikki tilastolliset testaukset tehtiin SPSS 15.0 -ohjelmistolla.

Näytekalojen loisyhteisöjen alueiden välisiä eroja tarkasteltiin Non-metric Multidimensional Scaling (NMS) -ordinaatiomenetelmän avulla, käyttäen PC-ORD -ohjelmaa (McCune & Mefford 1999). NMS -ordinaatiomenetelmä soveltuu erityisesti aineistolle, joka ei noudata normaalijakaumaa tai on diskreetti. Se perustuu laskettujen yhteisöetäisyyksien järjestyslukuihin ja etsii iteratiivisesti ratkaisua, jossa laskettujen etäisyyksien ja k-ulotteisen ordinaatioavaruuden etäisyyksien järjestykset vastaavat mahdollisimman hyvin toisiaan, jolloin saavutetaan pienin ”stressi” (McCune & Grace 2002). NMS-ordinaation tulkintaa varten tutkimusalueet jaettiin koeravustusten avulla arvioitujen kivikkorantojen raputiheyksien perusteella kolmeen ryhmään: runsasrapuisiin, vähärapuisiin (Päijätsalo ja Ruolahti; CPUE < 2,00) ja ravuttomiin alueisiin. Ordinaation avulla tarkasteltiin, eroavatko ahvenen loisyhteisöt näin ryhmiteltyjen alueiden välillä. Loisaineistolle tehtiin log+1 -muunnos poikkeavan suurten runsauksien painoarvon vähentämiseksi ja analyysissä käytettiin Sørensenin etäisyyssmittaa. Myös eri loislajeille laskettuja aluekohtaisia keskimääräisiä lukumääriä tarkasteltiin ordinaatiomenetelmää käyttäen.

## 4. TULOKSET

### 4.1. Ahventen määrät alueittain ja löydetty loislajit

Kaikilta tutkimusalueilta Päijätsaloo lukuun ottamatta saatiin haluttu määrä ahvenia (Taulukko 3). Taipaleenniemestä oli mukana lisäksi yksi ylimääräinen ahven. Tutkimuksen kalat olivat keskimäärin  $162 \pm 3$  mm pituisia ( $\bar{x} \pm S.E.$ ) ja  $57,4 \pm 3,6$  g painoisia. Kalojen pituudet (Kruskall-Wallis:  $H = 6,491$ ,  $df = 9$ ,  $P = 0,690$ ) ja massat ( $H = 6,966$ ,  $df = 9$ ,  $P = 0,641$ ) eivät poikenneet merkitsevästi otosten välillä. Toisin sanoen eri alueiden otokset olisivat voineet edustaa tässä suhteessa yhtenäistä populaatiota.

Kaloista löydettiin yhteensä 12 eri loislajia (Taulukko 4). Näistä kolmella lajilla on ensimmäisenä väli-isäntänä planktonäyriäinen, kolmella lajilla simpukka, neljällä kotilo ja kahdella jokin muu pohjaeläin kuin kotilo tai simpukka (Taulukko 4). *Bunodera lucioperca* -imumadolla on toisena väli-isäntänä vesiselkärangaton (hankajalkainen tai vesikirppu), joten tilastollisissa käsittelyissä se on mukana sekä simpukoista että planktonäyriäisistä tulevien loisten ryhmässä. Noin puolet lajeista oli hyvin yleisiä ja niitä esiintyi kaikilla tutkimusalueilla. Loput lajeista esiintyivät satunnaisesti ja vain joidenkin alueiden kaloissa. Kaikkia havaittuja loisia löytyi yleisesti sekä ravuttomilta että ravullisilta alueilta pyydetyistä ahvenista (Liite 1).

Kalojen pituudet korreloivat merkitsevästi *Acanthocephalus lucii*, *Camallanus lacustris*, *Diplostomum gasterostei*, *Ichthyocotylurus pileatus* ja *Tylodelphys clavata* -lajien kanssa (Taulukko 5.). Korrelaatio oli jokaisen loislajin kohdalla positiivinen eli isommissa ahvenissa oli yleisesti enemmän kyseisiä loisia kuin pienemmissä yksilöissä.

Taulukko 3. Tutkimuksen ahventen aluekohtaiset lukumäärät (n) sekä kaloista lasketut keskimääräiset pituudet (mm) ja massat (g) (S.E. = keskiarvon keskivirhe). E = ravuton alue, R = ravullinen alue.

Paikka	R/E	n	Pituus mm ( $\bar{X} \pm S.E.$ )	Massa g ( $\bar{X} \pm SE$ )
Hirvisaari	E	20	159 ± 8	50,4 ± 8,0
Lampsalo	E	20	166 ± 12	68,5 ± 15,5
Haukkasalo	E	20	177 ± 9	73,3 ± 12,0
Kytösaari	E	20	161 ± 7	52,3 ± 6,3
Kansaanniemi	E	20	160 ± 7	49,6 ± 8,5
Taipaleenniemi	R	21	153 ± 11	51,8 ± 11,0
Ruolahti	R	20	153 ± 5	42,5 ± 5,8
Hietasaari	R	20	165 ± 9	62,4 ± 13,8
Päijätsalo	R	6	195 ± 23	107,0 ± 30,2
Humalakivet	R	20	158 ± 9	51,5 ± 10,4
<b>Kaikki alueet</b>	-	<b>187</b>	<b>162 ± 3</b>	<b>57,4 ± 3,6</b>

Taulukko 4. Tutkimuksessa löydetty loislajit jaoteltuina ensimmäisen väli-isännän mukaan: <sup>1</sup>Trematoda, <sup>2</sup>Nematoda, <sup>3</sup>Cestoda, <sup>4</sup>Acanthocephala. \* = toukkavaihe

Loisen 1. väli-isäntä			
Kotilo	Simpukka	Muu pohjaeläin	Planktonäyriäinen
<i>Diplostomum gasterostei</i> <sup>1*</sup>	<i>Azygia lucii</i> <sup>1</sup>	<i>Acanthocephalus lucii</i> <sup>4</sup>	<i>Camallanus lacustris</i> <sup>2</sup>
<i>Ichthyocotylurus pileatus</i> <sup>1*</sup>	<i>Bunodera lucioperca</i> <sup>1</sup>	<i>Raphidascaris acus</i> <sup>2*</sup>	<i>Proteocephalus percae</i> <sup>3</sup>
<i>Tylodelphys clavata</i> <sup>1*</sup>	<i>Rhipidocotyle campanula</i> <sup>1</sup>		<i>Triaenophorus nodulosus</i> <sup>3*</sup>
<i>T. podicipina</i> <sup>1*</sup>			

Taulukko 5. Ahvenen pituuden ja kalasta löytyneiden eri loislajien yksilöiden määrän välinen korrelaatio.  $r_s$  = Spearmanin järjestyskorrelaatiokerroin, n = testissä mukana olleiden kalojen määrä, P = tilastollinen merkitsevyys; \*P < 0,05; \*\*P < 0,001.

Laji/suku	$r_s$	n	P
<i>Acanthocephalus lucii</i>	0,386	187	< 0,001**
<i>Azygia lucii</i>	0,127	187	0,084
<i>Bunodera lucioperca</i>	-0,138	187	0,059
<i>Camallanus lacustris</i>	0,628	187	< 0,001**
<i>Diplostomum gasterostei</i>	0,184	187	0,012*
<i>Ichthyocotylurus pileatus</i>	0,189	186	0,010*
<i>Proteocephalus percae</i>	0,038	187	0,601
<i>Raphidascaris acus</i>	-0,024	187	0,742
<i>Rhipidocotyle campanula</i>	-0,141	187	0,054
<i>Triaenophorus nodulosus</i>	-0,069	187	0,345
<i>Tylodelphys clavata</i>	0,402	187	< 0,001**
<i>T. podicipina</i>	0,010	187	0,897

## 4.2. Loisittujen kalojen osuus tutkituista kaloista

Loisittujen kalojen osuudet (%) eivät eronneet minkään loisen osalta tilastollisesti merkitsevästi ravullisten ja ravuttomien alueiden välillä (Taulukko 6). Erot *Ichthyocotylurus pileatus* (Mann-Whitney U:  $Z = -1,934$ ,  $P = 0,053$ ) ja *Raphidascaris acus* ( $Z = -1,897$ ,  $P = 0,058$ ) -loisten infektioprosenteissa olivat kuitenkin lähellä tilastollisesti merkitseviä (riskitasolla  $P < 0,05$ ). Molempien lajien kohdalla loisittujen kalojen osuus oli suurempi ravuttomilla kuin ravullisilla alueilla; *I. Pileatus* -loisen kohdalla keskimäärin  $7,2 \pm 3,1$  ( $\bar{x} \pm S.E.$ ) prosenttiyksikköä ja *R. acus* -loisen kohdalla keskimäärin  $8,7 \pm 3,4$  prosenttiyksikköä suurempi. Loisittujen kalojen osuus oli muidenkin pohjaeläinten paitsi simpukoiden kautta leviävien loisten kohdalla suurempi ravuttomilla alueilla (poikkeus *Tylodelphys podicipina*). Simpukoita ja planktonäyriäisiä väli-isäntänä käyttävien loisten kohdalla loisittujen kalojen osuus oli ravullisilla alueilla suurempi (Taulukko 6.).

Taulukko 6. Loisittujen kalojen osuus (%) tutkituista kaloista ravullisilla ja ravuttomilla alueilla ( $\bar{x} \pm S.E.$ ) sekä keskiarvojen vertailuista saadut tilastolliset tunnusluvut (Mann-Whitney U -testi).  $Z =$  testisuure,  $P =$  tilastollinen merkitsevyys; \* $P < 0,05$ ; \*\* $P < 0,001$ .

	Ravuttomat alueet		Ravulliset alueet		Z	P
	$\bar{x}$	S.E.	$\bar{x}$	S.E.		
<i>Acanthocephalus lucii</i>	57,0	0,03	55,9	0,03	-0,319	0,750
<i>Azygia lucii</i>	11,0	0,02	16,1	0,03	-1,405	0,160
<i>Bunodera lucioperca</i>	3,0	0,02	8,0	0,03	-1,302	0,193
<i>Camallanus lacustris</i>	79,0	0,02	80,5	0,04	-0,967	0,334
<i>Diplostomum gasterostei</i>	100	-	94,2	0,04	-1,491	0,136
<i>Ichthyocotylurus pileatus</i>	97,0	0,02	89,8	0,02	-1,934	0,053
<i>Proteocephalus percae</i>	2,0	0,01	5,9	0,04	-0,472	0,637
<i>Raphidascaris acus</i>	17,0	0,03	8,3	0,02	-1,897	0,058
<i>Rhipidocotyle campanula</i>	27,0	0,07	31,7	0,13	0,000	1,000
<i>Triaenophorus nodulosus</i>	28,0	0,03	29,5	0,06	-0,210	0,834
<i>Tylodelphys clavata</i>	98,0	0,01	94,2	0,05	-0,239	0,811
<i>T. podicipina</i>	7,0	0,03	8,3	0,04	-0,320	0,749

## 4.3. Loisten keskimääräiset yksilömäärät

Havaittujen loislajien keskimääräinen runsaus (yksilöä/ tutkittu kala) vaihteli eri tutkimusalueiden välillä. Ravuttomat alueet olivat lähes kaikkien lajien runsauden suhteen keskenään samankaltaisia. Ainoastaan *I. pileatus* -imumadon aluekohtaisissa määrissä oli tilastollisesti merkitseviä eroja (Taulukko 7). *I. pileatus* -imumatoa löytyi tilastollisesti merkitsevästi vähemmän Haukkasalon kuin Hirvisaaren ahvenista (Liite 2; Kuva 2a).

Ravullisten alueiden välillä tilastollisesti merkitseviä eroja keskimääräisissä lukumäärissä oli *I. pileatus*, *T. clavata* ja *D. gasterostei* ja *R. campanula* -imumadoilla (Taulukko 7). *I. pileatus* oli tilastollisesti merkitsevästi runsaampi Taipaleeniemessä kuin Ruolahdessa (Kuva 2a; Liite 1). *T. clavata* -imumatoa puolestaan löytyi tilastollisesti merkitsevästi enemmän Ruolahdesta kuin Taipaleeniemestä, Hietasaaresta ja Humalakiviltä pyydetyistä ahvenista (Kuva 2b; Liite 2). Myös Päijätsalossa näyttäisi olevan poikkeuksellisen paljon kyseistä loista (Kuva 2b), vaikka alue ei eronnutkaan merkitsevästi muista ravullisista alueista. *D. gasterostei* -lajin keskimääräinen lukumäärä Taipaleeniemellä oli tilastollisesti merkitsevästi pienempi kuin Ruolahdessa ja Hietasaaresta (Kuva 2c; Liite 2). Yleisestikin näyttäisi kyseisen loisen olevan selvästi

runsaampi muilla ravuttomilla alueilla kuin Taipaleenniemessä. *R. campanula* oli merkitsevästi runsaampi Taipaleenniemessä kuin Ruolahdessa ja Hietasaarella ja Hietasaarella vastaavasti runsaampi kuin Humalakivillä (Kuva 2d; Liite 2). *R. campanula*-imumadot olivat kuitenkin vaikeasti havaittavia, joten niitä on saattanut esiintyä enemmän myös muilla tutkimusalueilla.

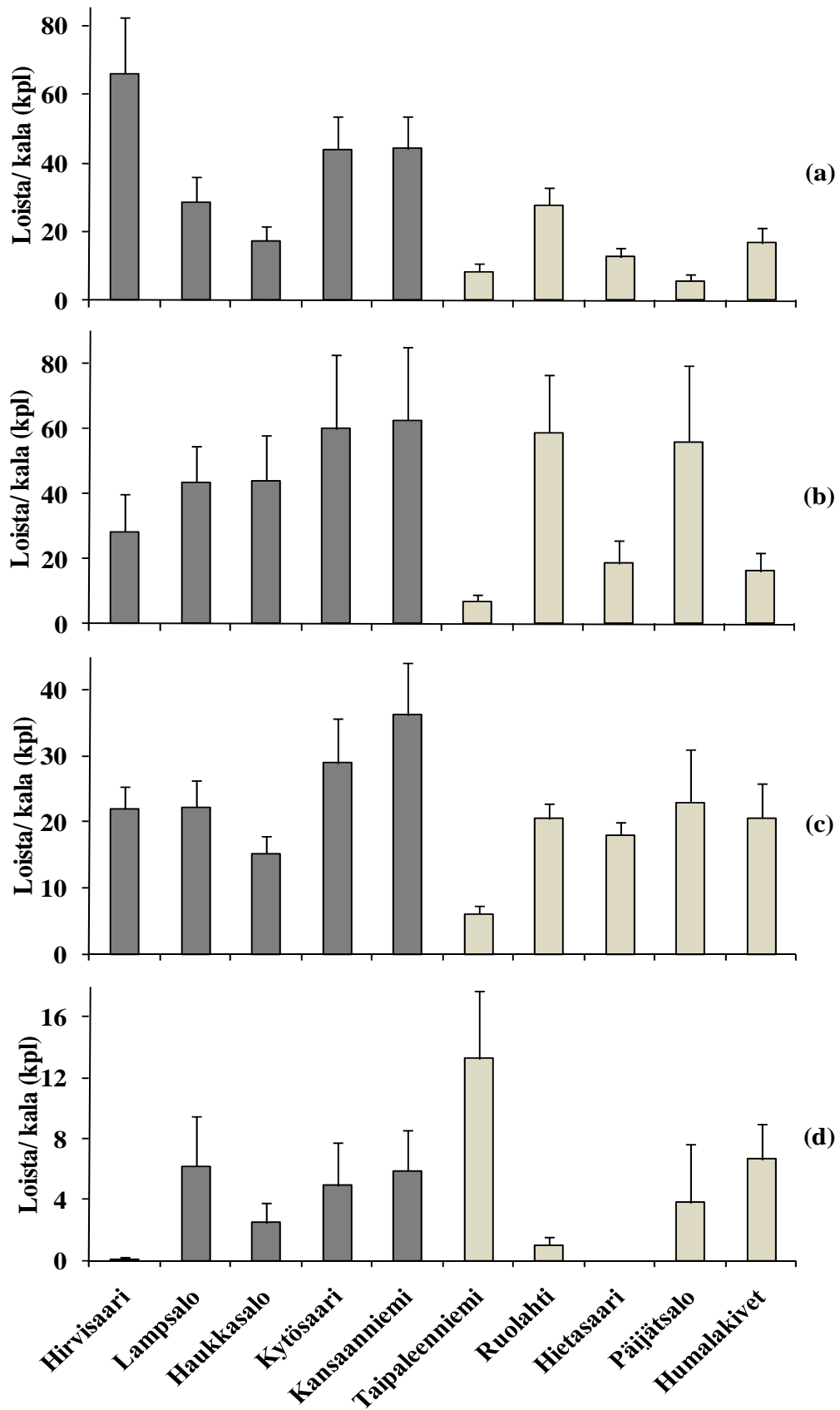
Taulukko 7. Loisten keskimääräisten lukumäärien (loista/ tutkittu kala) vertailut ravuttomien alueiden kesken ja ravullisten alueiden kesken (Kruskall-Wallis testi). H = testisuure, df = vapausaste, P = tilastollinen merkitsevyys. \*P < 0,05; \*\*P < 0,001

Laji/suku	Ravuttomat alueet			Ravulliset alueet		
	H	df	P	H	df	P
<i>Acanthocephalus lucii</i>	2,897	4	0,575	2,419	4	0,659
<i>Azygia lucii</i>	1,391	4	0,846	2,209	4	0,697
<i>Bunoderia lucioperca</i>	5,443	4	0,247	2,848	4	0,583
<i>Camallanus lacustris</i>	1,181	4	0,881	2,488	4	0,647
<i>Diplostomum gasterostei</i>	6,820	4	0,146	24,317	4	< 0,001**
<i>Ichthyocotylurus pileatus</i>	12,064	4	0,017*	12,954	4	0,012*
<i>Proteocephalus percae</i>	3,031	4	0,553	8,758	4	0,067
<i>Raphidascaris acus</i>	1,781	4	0,776	1,727	4	0,786
<i>Rhipidocotyle campanula</i>	9,351	4	0,053	26,125	4	< 0,001**
<i>Triaenophorus nodulosus</i>	2,417	4	0,660	6,585	4	0,160
<i>Tylodelphys clavata</i>	1,847	4	0,764	21,160	4	< 0,001**
<i>T. podicipina</i>	4,044	4	0,400	6,124	4	0,190

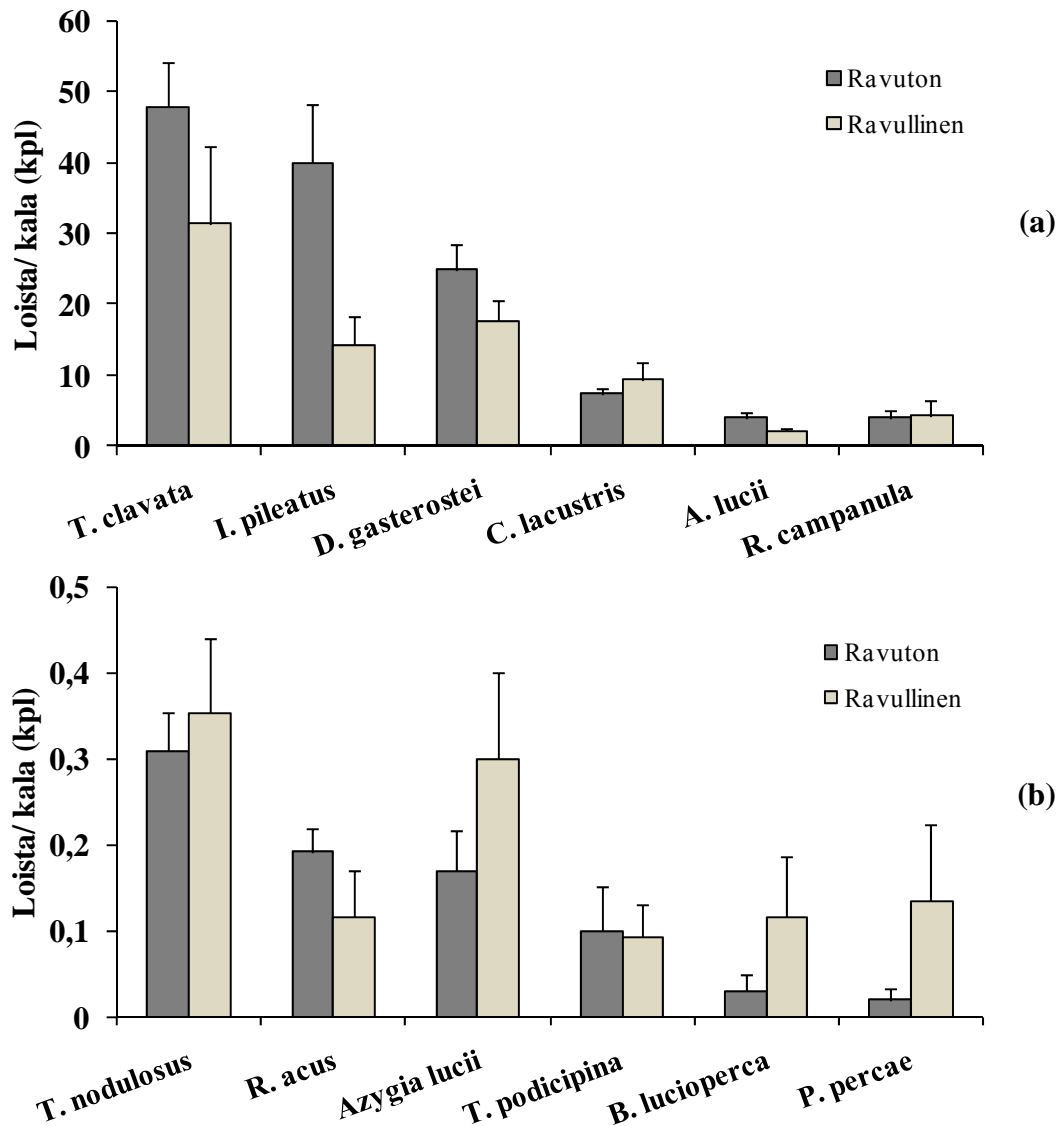
*I. pileatus*, *T. clavata* ja *D. gasterostei* -imumatoja sekä *Acanthocephalus lucii* -väkäkärämatoja ja *R. acus* -sukkulamatoja näyttäisi olevan enemmän ravuttomien kuin ravullisten alueiden ahvenissa (Kuva 3). *C. lacustris*, *T. nodulosus*, *Azygia lucii*, *B. lucioperca* ja *P. percae* -loisten keskimääräiset lukumäärät näyttäisivät puolestaan olevan suurempia ravullisilla kuin ravuttomilla alueilla. Tilastollisesti merkitseviä erot ovat kuitenkin ainoastaan *I. pileatus* ja *Acanthocephalus lucii* -lajeilla (Taulukko 8). *I. pileatus* -loisia oli keskimäärin  $25,7 \pm 9,1$  ( $\bar{X} \pm S.E.$ ) yksilöä ja *A. lucii* -loisia keskimäärin  $1,9 \pm 0,8$  yksilöä enemmän ravuttomilla alueilla kuin ravullisilla.

Taulukko 8. Loisten keskimääräisten lukumäärien vertailu ravullisten ja ravuttomien alueiden välillä (<sup>a</sup>Riippumattomien otosten t-testi/ <sup>b</sup>Mann-Whitney U). t/Z = testisuure, df = vapausaste, P = tilastollinen merkitsevyys. \*P < 0,05; \*\*P < 0,001.

Laji/suku	t/Z	df	P
<i>Acanthocephalus lucii</i>	2,359 <sup>a</sup>	8	0,046*
<i>Azygia lucii</i>	-1,173 <sup>a</sup>	8	0,275
<i>Bunoderia lucioperca</i>	-0,894 <sup>b</sup>	-	0,371
<i>Camallanus lacustris</i>	-0,712 <sup>a</sup>	8	0,497
<i>Diplostomum gasterostei</i>	1,563 <sup>a</sup>	8	0,157
<i>Ichthyocotylurus pileatus</i>	2,836 <sup>a</sup>	8	0,022*
<i>Proteocephalus percae</i>	-0,472 <sup>b</sup>	-	0,637
<i>Raphidascaris acus</i>	-1,591 <sup>b</sup>	-	0,112
<i>Rhipidocotyle campanula</i>	-0,386 <sup>a</sup>	8	0,709
<i>Triaenophorus nodulosus</i>	-0,453 <sup>a</sup>	8	0,663
<i>Tylodelphys clavata</i>	1,316 <sup>a</sup>	6,376	0,234
<i>T. podicipina</i>	-0,106 <sup>b</sup>	-	0,915



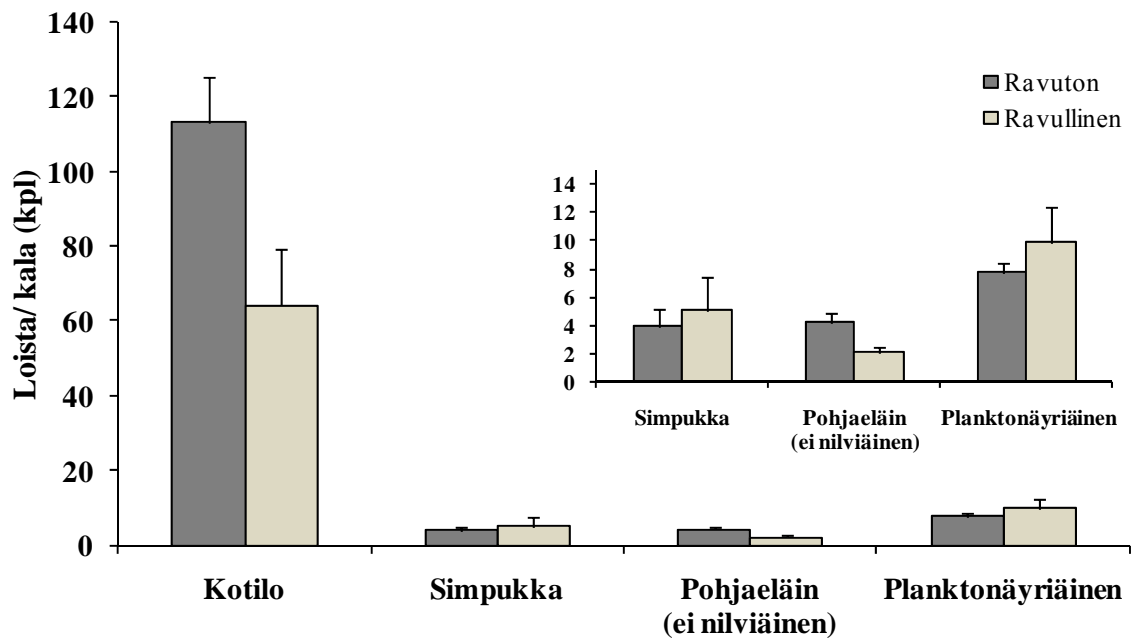
Kuva 2. (a) *Ichthyocotylurus pileatus*, (b) *Tylodelphys clavata*, (c) *Diplostomum gasterostei* ja (d) *Rhipidocotyle campanula* -imumatojen keskimääräiset yksilömäärät (loista/ tutkittu kala) eri tutkimusalueilla (hajontapylväät S.E.). Tummat pylväät ovat ravuttomia ja vaaleat ravullisia alueita.



Kuva 3. Loisten keskimääräiset lukumäärät ravuttomilla ja ravullisilla alueilla (hajontapylväät S.E.): (a) *Tylodelphys clavata*, *Ichthyocotylurus pileatus*, *Diplostomum gasterostei*, *Camallanus lacustris*, *Acanthocephalus lucii* ja *Rhipidocotyle campanula*; (b) *Triaenophorus nodulosus*, *Raphidascaris acus*, *Azygia lucii*, *Tylodelphys podicipina*, *Bunoderia lucioperca* ja *Proteocephalus percae*. Huomaa erot kuvaajien mitta-asteikoissa.

Kun tarkasteltiin loisten keskimääräisiä lukumääriä ryhmittelemällä loiset väli-isännän mukaan, kotiloista (riippumattomien otosten t-testi:  $t_8 = 2,511$ ,  $P = 0,036$ ) ja muista pohjaeläimistä kuin nilviäisistä ( $t_8 = 2,548$ ,  $P = 0,034$ ) tulevien loisten määrät erosivat tilastollisesti merkitsevästi ravuttomien ja ravullisten alueiden välillä. Kotiloista tulevia loisia oli ravuttomien alueiden ahvenissa keskimäärin  $49,0 \pm 19,5$  yksilöä enemmän kuin ravullisten alueiden eli lähes kaksinkertainen määrä (Kuva 4). Muiden pohjaeläinten (ei nilviäiset) kautta kaloihin siirtyviä loisia oli myös noin kaksinkertaisesti, keskimäärin  $2,1 \pm 0,8$  yksilöä enemmän kussakin kalassa ravuttomilla alueilla. Simpukoiden ( $t_8 = -0,411$ ,  $P = 0,692$ ) ja planktonäyriäisten ( $t_8 = -0,825$ ,  $P = 0,433$ ) välityksellä tulevien loisten määrässä ei sen sijaan ollut tilastollisesti merkitsevää eroa. Molempien ryhmien loisia näyttäisi kuitenkin olevan pikemminkin enemmän ravullisilla kuin ravuttomilla alueilla (simpukka  $1,1 \pm 2,7$  kpl; planktonäyriäinen  $2,1 \pm 2,5$  kpl), mutta vaihtelu alueiden välillä oli suurta.



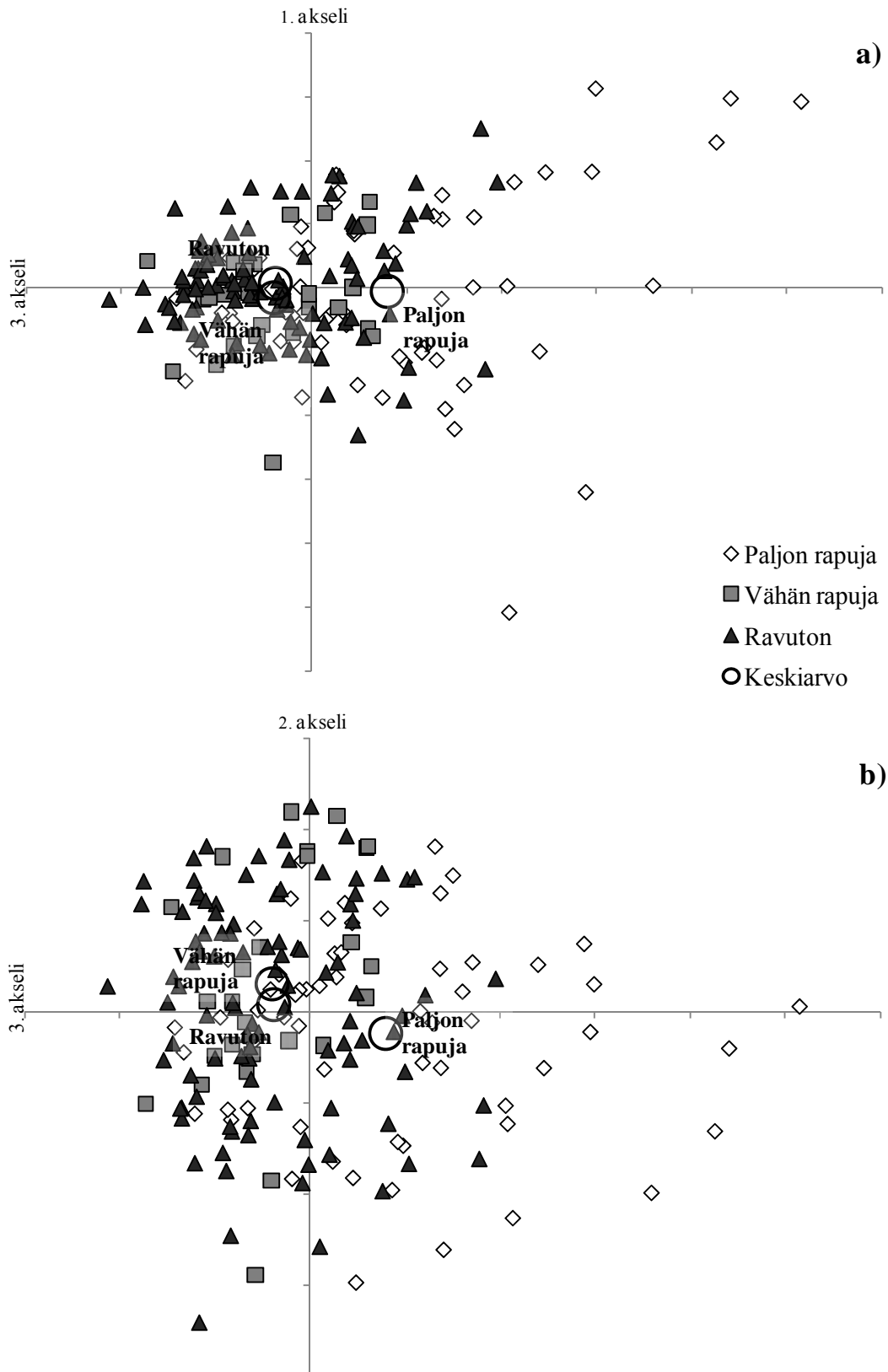


Kuva 4. Eri väli-isännistä tulevien loisten keskimääräiset lukumäärät (loista/ tutkittu kala) ravuttomilla ja ravullisilla alueilla (hajontapylväät S.E.). Pienemmässä pylväskuvaajassa on suurennettuna simpukkaa, planktoneläintä ja muuta pohjaeläintä kuin nilviäisistä väli-isäntänään käyttävien loisten määriä kuvaavat pylväät.

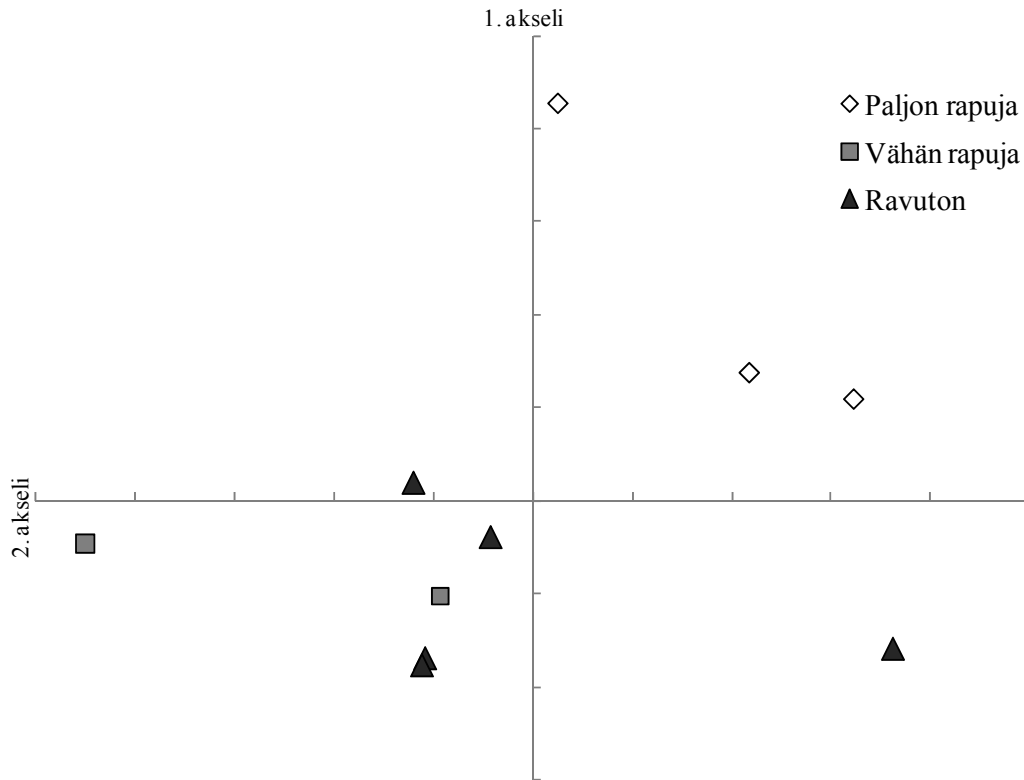
#### 4.4. Kalojen ja tutkimusalueiden sijoittuminen ordinaatioavaruuteen

Kolmiulotteinen ordinaatioavaruus osoittautui parhaaksi kuvaamaan koko tutkimusaineistoa (lopullinen stressiarvo = 14.51654). Ensimmäisen ja kolmannen akselin muodostamassa tasossa runsasrapuisten alueiden kalat näyttäisivät levittäytyvän laajemmalle alueelle kuin vähärapuisten ja ravuttomien alueiden kalat ja suurelta osin näistä erilleen (Kuva 5a). Vähärapuiset ja ravuttomat alueet sijaitsivat toisiinsa nähden samalla alueella. Toisen ja kolmannen akselin tasossa on havaittavissa samansuuntaista ryhmittymistä kuin ensimmäisen ja kolmannen akselin suhteen, mutta vähemmän selkeästi (Kuva 5b).

Kaksiulotteinen ordinaatioavaruus kuvasi parhaiten loisten määristä laskettujen aluekohtaisten keskiarvojen vaihtelua (lopullinen stressi = 1.79380) (Kuva 6). Runsasrapuiset tutkimusalueet erottuivat selvästi ordinaatioavaruudessa vähärapuisista (CPUE < 2,00) ja ravuttomista tutkimusalueista.



Kuva 5. Kaikki tutkimuksessa mukana olleet kalat sijoitettuna loisyhteisönsä perusteella kolmiulotteiseen NMS-ordinaatioavaruuteen: (a) 1. ja 3. akselin ja (b) 2. ja 3. akselin muodostamassa tasossa. Eri raputiheyksiä edustavilta alueilta peräisin olevat ahvenet on eroteltu symbolein. Ympyrät osoittavat raputiheyden mukaisten ryhmien koordinaattien keskiarvoja.



Kuva 6. Raputiheyden mukaan ryhmiteltyjen tutkimusalueiden sijoittuminen kaksiulotteiseen ordinaatioavaruuteen ahvenen loisten keskimääräisten runsauksien perusteella.

## 5. TULOSTEN TARKASTELU

Koska täplärapu kykenee vähentämään huomattavasti elinalueidensa pohjaselkärangattomien, erityisesti kotiloiden, runsautta, voidaan olettaa sen muuttavan välillisesti myös pohjaeläimiä väli-isäntinään käyttävien loisten esiintymistä ja määrää alueiden kaloissa. Tämän tutkimuksen tulokset osoittavat, että täplärapu on todennäköisesti ainakin Päijänteellä vaikuttanut ahventen loisyhteisöihin. Rapu on oletuksen mukaisesti vähentänyt joidenkin loisten keskimääräistä runsautta kaloissa ja lisäksi se on suurina tiheyksinä esiintyessään lisännyt vaihtelua elinalueensa ahventen loisyhteisöissä.

*Ichthyocotylurus pileatus* -imumatoja ja *Acanthocephalus lucii* -väkäkärsämatoja oli merkittävästi vähemmän rapujen läsnä ollessa kuin niiden puuttuessa. *A. lucii* -loisen väli-isäntä on vesisiira (*Asellus aquaticus*) (Benesh 2009) ja *I. pileatus* -loisen väli-isäntänä on kotilo (*Valvata macrostoma*) (Faltýnková ym. 2009). Myös vertailtaessa eri väli-isäntäryhmästä tulevia loisia ryhminä olivat kotiloiden ja muiden pohjaeläinten kuin nilviäisten välityksellä leviävien loisten määrät tilastollisesti merkittävästi pienempiä ravullisilla alueilla kuin ravuttomilla. Bjurström (2009) havaitsikin Päijänteellä, että muun muassa kotiloiden ja vesisiirtojen tiheydet olivat ravun elinalueilla ravuttomiin alueisiin nähden merkittävästi pienempiä. Tässä tutkimuksessa mukana olevilta alueilta kerättyjen pohjaeläinaineistojen analysointi on vielä kesken. Tulokset näyttäisivät kotiloiden tiheyksien osalta olevan kuitenkin samansuuntaisia kuin aikaisemmin Päijänteeltä saadut tulokset (Ruokonen ym. 2009, julkaisematon). Aikaisemmista tuloksista poiketen vesisiirtojen tiheyksissä ei kuitenkaan näyttäisi olevan eroja ravullisten ja ravuttomien alueiden välillä. *A. lucii* -loisen yksilömäärien eroja ei siten voida suoraan selittää ravun vaikutuksella loisen väli-isäntäpopulaatioihin.

Vaikka simpukoiden kautta leviäviä loisia oli keskimäärin enemmän ravullisilla alueilla kuin ravuttomilla, ei ero ollut merkitsevä. Simpukoiden runsauksien ei olekaan havaittu muuttuneen Päijänteellä ravun vaikutuksesta (Bjurström 2009). Planktonäyriäisiä väli-isäntinä käyttäviä loisia oli myös keskimäärin enemmän ravullisten alueiden kaloissa. Vaikka ero ei ollut tilastollisesti merkitsevä, voi tämän ajatella olevan seurausta kalojen siirtymisestä planktonpainotteisempaan ruokavalioon pohjaeläinten vähenemisen myötä. Kyseisten loisten runsaudet olivat tosin hyvin pieniä. Monet tutkimuksessa löydettyistä loislajeista esiintyivätkin tutkimuskaloissa vain satunnaisesti. Sattuman vaikutus näiden loisten esiintymiseen tutkimuksen kaloissa on ollut merkittävä eikä ravun vaikutusta lajien populaatioihin voida luotettavasti osoittaa.

Ravullisten ja ravuttomien alueiden välisten erojen lisäksi myös ravullisten alueiden loipopulaatioiden kesken oli joidenkin loisten kohdalla tilastollisesti merkitseviä eroja. Erot loisten määrissä johtuvat todennäköisesti eroista alueiden raputiheyksissä. Kahdella tutkimusalueella, Päijätsalossa ja Ruolahdessa, oli koeravustusten perusteella muita ravullisia alueita selkeästi pienemmät raputiheydet. Näiden alueiden ahvenissa oli muihin ravullisiin alueisiin verrattuna poikkeuksellisen paljon *Tylodelphys clavata* -imumatoa. Vastaavasti Taipaleenniemessä, josta saatiin pyyntiponnistukseen (CPUE) nähdessä korkeimmat rapumäärät, esiintyi kotiloiden välityksellä leviäviä *T. clavata* ja *Diplostomum gasterostei* -imumatoja selkeästi vähemmän kuin muiden ravullisten alueiden ahvenissa. Erot alueiden raputiheyksissä ovat voineet tasata myös ravullisten ja ravuttomien alueiden välisiä eroja ahventen loipopulaatioissa. NMS-ordinaatiomenetelmällä saadut kuvaajat tukevat oletusta raputiheyden vaikutuksesta ahventen loisyhteisöihin. Vaihtelu loisyhteisöissä yksittäisten ahventen välillä on suurempaa korkeilla raputiheyksillä kuin ravun puuttuessa tai tiheyden ollessa alhainen.

Monet ekologiset tekijät vaikuttavat loisten ja niiden isäntien populaatiodynamiikkaan eli populaation koon ja tiheyden sekä sisäisen rakenteen vaihteluun. Ekologisista tekijöistä tärkeimpiä ovat ne, jotka vaikuttavat infektiivisen toukkavaiheen ja isännän kohtaamiseen (Janovy & Kutish 1988). Kohtaamiseen vaikuttavia tekijöitä ovat mm. paikalliset ympäristöolosuhteet, isäntälajien levinneisyys ja ravinnon käyttö, isäntäpopulaatioiden suuruus, rakenne ja alueellinen jakautuminen sekä populaatioihin kuuluvien yksilöiden käyttäytyminen (Holmes 1979, Aho & Kennedy 1987, Thoney 1991, Janovy ym. 1992, Barber ym. 2000, Marcogliese 2002). Näiden tekijöiden vaikutusta ahventen loisyhteisöihin pyrittiin kontrolloimaan valitsemalla tutkimukseen mukaan viisi toisistaan riippumatonta, mutta keskenään mahdollisimman sanankaltaista ravullista ja ravutonta aluetta.

Kotiloissa esiintyvät imumatoyhteisöt vaihtelevat huomattavasti niin ajallisesti kuin alueellisestikin (Esch & Fernández 1994, Jokela & Lively 1995). Tutkiessaan *Valvata macrostoma* -kotilon imumatoyhteisöjen ajallista ja alueellista rakennetta Faltýnková ym. (2008) havaitsivat, että kahden lähekkäin sijaitsevan tutkimusalueen (etäisyys n. 50–70 m) kotiloiden imumatolajistot olivat hyvin erilaisia. Tähän tutkimukseen valittujen alueiden kotilopopulaatioiden imumatoyhteisöt ovat saattaneet myös olla toisistaan poikkeavia, mikä on voinut vaikuttaa tuloksiin lajikohtaisista määristä. Ahven kuitenkin liikkuu jonkin verran syönnösalueelta toiselle ja saa siten loistartuntoja laajemmaltakin alueelta.

Imumadot käyttävät kotiloita monistumiseen, ja yhdestä loisitusta kotilosta voi päivän aikana vapautua jopa kymmeniätuhansia kerkariatoukkia (Karvonen ym. 2004). Jo muutama loisittu kotilo voi siis tuottaa riittävästi kerkariatoukkia pitämään yllä monistamansa imumadon esiintymistä lähetyvillä oleilevissa kaloissa. Tästä syystä kotiloa

väli-isäntänä käyttäviä loisia esiintyikin tutkimusalueesta riippumatta runsaasti ahvenissa – yksilömääriltään eniten kaikista löydetyistä loisisista.

Monen loisen esiintyminen kalassa noudattaa negatiivista binomijakaumaa (Balling & Pfeiffer 1997). Tämä tarkoittaa sitä, että kaikilla kaloilla ei ole samaa todennäköisyyttä saada loisinfektiota, vaan populaation yksilöistä pääosa on loisimattomia tai vain vähän loisittuja muutaman kantaessa suurta loismäärää (Crofton 1971, Balling & Pfeiffer 1997). Kalat, jotka elävät lähellä loisen pää- tai väli-isäntiä, saavat muita kaloja todennäköisemmin loisinfektion (Balling & Pfeiffer 1997). Vaikka tutkimukseni kahdenkymmenen ahvenen alueellista otoskokoja voidaan pitää riittävänä, on pyydyksiin voinut sattumalta jäädä useita kaloja, joilla on alueen muista kaloista poikkeavat loisyhteisöt. Suurempi otoskoko olisi voinut antaa luotettavimmat tulokset alueen ahventen loisyhteisöistä. Otoskoon kasvattamisesta on etua kuitenkin vain tiettyyn pisteeseen asti, jonka jälkeen saatu hyöty on pieni suhteessa työmäärään. Kalojen loisten tutkiminen on työlästä ja aikaa vievää, joten otoskoon kasvattaminen ei tässä tutkimuksessa olisi ollut mahdollista. Humalakiviltä oli poikkeuksellisesti mukana vain kuusi ahventa eivätkä niistä löydetyt loismäärät välttämättä edusta riittävästi alueen ahventen loispopulaatiota.

Isännän ikä ja koko voivat vaikuttaa joidenkin loisten runsauteen isännässä. Yleisesti infektoitumistodennäköisyys kasvaa isännän koon kasvaessa (Karvonen ym. 2006, Sorensen & Minchella 2001), mikä on havaittu myös joillakin kaloilla (Lo ym. 1998, Poulin 2000). Vaikka näytekaloiksi pyrittiin valitsemaan mahdollisimman samankokoisia yksilöitä, oli joiltakin alueilta mukaan otettava myös poikkeavan kokoisia ahvenia. Kalojen pituutta ei pystytty käytetyissä tilastomenetelmissä huomioimaan. Pituudet eivät kuitenkaan eronneet tilastollisesti merkitsevästi ravullisten ja ravuttomien alueiden välillä.

Kalan ikä ja koko vaikuttavat muun muassa kalan ravinnonkäyttöön ja siten ravinnon kautta saatuihin loisiin (Esch & Fernández 1993, Amundsen ym. 2009). Myös loisen elinikä isännän sisällä vaihtelee loislajien välillä (Kennedy & Burrough 1977). Kalan ikä voi vaikuttaa pitkäikäisten loisten määrään kalassa, sillä jotkut pitkäikäiset loiset kertyvät vanhempaan kalaan (Pulkkinen & Valtonen 1999). Ahvenen silmäloisista esimerkiksi *T. clavata* on yksivuotinen loinen, kun taas *Diplostomum spathaceum* voi elää isännässään useita vuosia (Kennedy & Burrough 1977). Balling & Pfeiffer (1997) eivät kuitenkaan tutkimuksessaan havainneet ahventen eri kokoluokkien välillä eroa *D. spathaceum*, *T. clavata* ja *Ichthyocotylurus variegatus* -imumatojen määrässä. Samalla alueella elävillä kaloilla on koosta riippumatta siis yhtä suuret mahdollisuudet kohdata kotiloista vapautuvia kerkariatoukkia ja saada loisinfektio. Tämän tutkimuksen aineistossa *Diplostomum gasterostei*, *Ichthyocotylurus pileatus* ja *T. clavata* -imumatojen määrät korreloivat kalan pituuden kanssa; isommissa ahvenissa oli enemmän loisia kuin pienemmissä yksilöissä. Myös *Acanthocephalus lucii* ja *Camallanus lacustris* -loisten ja kalan pituuden välillä oli positiivinen korrelaatio. Ahven on näiden kahden loisen pääisäntä ja saa loistartunnan ravinnostaan. Isommilla ahvenilla on suurempi ravinnon tarve kuin pienemmillä, joten niihin kertyy enemmän ravinnon välityksellä leviäviä loisia.

Kalojen sisäloisten tutkimiseen parhaiten soveltuva menetelmä on tutkittavan elimen litistäminen kahden lasilevyn väliin ja näytteen tarkasteleminen alhaaltapäin valaisevalla preparointimikroskoopilla (Bykhovskaya-Pavlovskaya 1985). Vaikka menetelmä on toimiva ja erittäin luotettava, on loisten havainnoinnissa voinut tulla virheitä. Näytettä liikutetaan mikroskoopin alla vapaalla kädellä, jolloin tulee olla tarkka siitä, että kaikki loiset tulevat lasketuksi eikä samaa yksilöä lasketa useampaan kertaan. Joissakin tapauksissa on saattanut jäädä havaitsematta joitakin pienempiä tai muuten vaikeasti

erottuvia loisia. Jos tutkittavan ahvenen suolessa on esimerkiksi ollut runsaasti ulostemassaa, ovat jotkin loisyksilöt voineet jäädä huomaamatta. Muutamia loisia puolestaan esiintyi niin runsaasti (esim. silmäloiset), että tarkan yksilömäärän sijaan määrät piti osittain arvioida. Joidenkin yksittäisten loisten määrityksessä on myös voinut tapahtua virhe. Monen ahvenen maksassa oli useita loiskystia, joiden sisällä olevan loisen määrittäminen oli hankalaa. Nämä loiset jätettiin siksi kokonaan aineiston ulkopuolelle. Kalojen immuunipuolustus oli luultavasti tuhonnut loiset kystien sisältä. Loiset ovat todennäköisesti olleet pääasiassa *Raphidascaris acus* -sukkulamatoa ja *Triaenophorus nodulosus* -heisimatoa. Ne *T. nodulosus* -yksilöt, joita immuunipuolustus ei ollut tuhonnut tunnistuskelvottomaksi, olivat mukana tutkimuksen aineistossa.

Ahven on parvikala, joka oleskelee kesällä rantojen ja selkämatalikkojen läheisyydessä. Sisävesissä ahven pysyttelee melko suppeilla alueilla, mutta vaeltaa kuitenkin lisääntymis- ja syönnösalueiden välillä. Tutkimukseen pyydyt ahvenet ovatkin voineet liikkua oletettua laajemmalla alueella ja oleilla sekä ravullisissa että ravuttomissa rantavesissä. Niukasti liikkuvien pohjakalojen, esimerkiksi kivisimpun (*Cottus gobio*) tai kivenuoliaisen (*Barbatula barbatula*), loisyhteisöissä voi luultavasti ahvenen loisyhteisöä selkeämmin havaita täpläravun mahdolliset vaikutukset loisten esiintymiseen ja runsauteen. Tämä edellyttää kuitenkin, että näistä kaloista löydetään riittävästi erityisesti kotiloiden kautta leviäviä loisia.

## 6. PÄÄTELMÄT

Kaikkiruokaisena tulokaslajina täpläravulla on huomattava vaikutus järven rantavyöhykkeen eliöstön monimuotoisuuteen. Sen lisäksi, että se ravintokäyttäytymisellään merkitsevästi vähentää kotiloiden ja joidenkin muiden pohjaeläinten runsautta, se tämän tutkimuksen perusteella kykenee välillisesti vähentämään myös erityisesti kotiloita väli-isäntinään käyttävien imumatojen määrää ahvenissa. Tutkimus toteutettiin Päijänteellä, mutta samansuuntainen muutos ahventen loisyhteisöissä voidaan todennäköisesti havaita muissakin Päijänteen kaltaisissa suurjärvissä, joissa esiintyy runsaasti täplärapua.

Täplärapu voi vaikuttaa kalojen loisyhteisöihin muullakin tapaa, kuin muuttamalla väli-isäntäpopulaatioiden suuruutta. Muutokset ahventen loisyhteisöissä voivat olla seurausta esimerkiksi ravun ja kalan välisestä ravintokilpailusta. Vaikuttamalla kalojen ravinnonkäyttöön rapu voi samalla muuttaa ahventen populaatiorakennetta. Muutokset kalojen populaatiorakenteessa voivat edelleen vaikuttaa loisten populaatiodynamiikkaan. Oli syy-seuraus-suhde mikä tahansa, havaitut muutokset kalojen loispopulaatioissa ovat todiste siitä, kuinka monimuotoisia vaikutuksia täpläravulla tulokaslajina voi olla muuhun eliöyhteisöön.

## KIITOKSET

Haluan kiittää ohjaajiani Katja Pulkista ja Heikki Hämäläistä tutkielmani aiheesta ja avusta tutkielman toteuttamisessa. Kiitos heille erityisesti kärsivällisyydestä sekä rakentavista neuvoista ja ehdotuksista aineiston analysoinnissa ja tutkielman kirjoittamisessa. Kiitän myös Maj ja Tor Nesslingin Säätiötä sekä RKTL:n raputalousohjelmaa, jotka rahoittivat tätä tutkimusta. Lisäksi haluan kiittää Timo Ruokosta, Pasi Laulumaa, Kimmo Sivosta ja Simo Jallia avusta kalojen pyynnissä. Suurkiitokset myös Tellervo Valtoselle ja Jouni Taskiselle opastuksesta joidenkin loisten oikeassa määrittämisessä. Ja tietenkin haluan kiittää perhettäni ja ystäviäni, joiden kannustus auttoi minua saamaan tämän tutkielman valmiiksi.

## KIRJALLISUUS

- Amundsen P.-A., Lafferty K.D., Knudsen R., Primicerio R., Klemetsen A. & Kuris A.M. 2009. Food web topology and parasites in the pelagic zone of a subarctic lake. *J. Anim. Ecol.* 78: 563–572.
- Aho J.M. & Kennedy C.R. 1987. Circulation pattern and transmission dynamics of the suprapopulation of nematode *Cystidicoloides tenuissima* (Zedar) in the river Swincombe, England. *J. Fish. Biol.* 31: 123–141.
- Balling T.E. & Pfeiffer W. 1997. Frequency distribution of fish parasites in the perch *Perca fluviatilis* L. from Lake Constance. *Parasitol. Res.* 83: 370–373.
- Barber I., Hoare D. & Krause J. 2000. Effects of parasites on fish behavior: a review and evolutionary perspective. *Rev. Fish Biol. Fish.* 10: 131–165.
- Benesh D.P., Hasu T., Seppälä O. & Valtonen E.T. 2009. Seasonal changes in host phenotype manipulation by an acanthocephalan: time to be transmitted? *Parasitology* 136: 219–230.
- Bjurström L. 2009. *Impacts of the non-native crayfish (Pacifastacus leniusculus) on littoral benthic invertebrate communities in Lake Päijänne*. Pro Gradu -tutkielma, Jyväskylän yliopisto, Biologia ympäristötieteiden laitos.
- Brinker A. & Hamers R. 2007. Evidence for negative impact of plerocercoid infection of *Triaenophorus nodulosus* on *Perca fluviatilis* L. stock in Upper Lake Constance, a water body undergoing rapid reoligotrophication. *J. Fish Biol.* 71: 129–147.
- Bykhovskaya-Pavlovskaya I.E. 1985. *Fish parasites: manual for study*. – Nauka, Leningrad.
- Correia A., Bandeira N. & Anastácio P. 2005. Predator-prey interactions of *Procambarus clarkii* with aquatic macroinvertebrates in single and multiple prey systems. *Acta Oecologica* 28: 337–343.
- Cribb T.H., Bray R.A. & Littlewood D.T.J. 2001. The nature and evolution of the association among digeneans, molluscs and fishes. *Int. J. Parasitol.* 31: 997–1011.
- Cribb T.H., Bray R.A., Olson P.D. & Littlewood D.T.J. 2003. Life cycle evolution in the Digenea: a new perspective from phylogeny. *Adv. Parasitol.* 54: 197–254.
- Crofton H.D. 1971. A quantitative approach to parasitism. *Parasitology* 62: 179–193.
- Crompton D.W.T. & Nickol B.B. 1985. *Biology of the Acanthocephala*. Cambridge University Press, New York.
- Erasmus, D. A. 1972. *The biology of trematodes*. Edward Arnold, London.
- Esch G.W. & Fernández J.C. 1993. *A functional biology of parasitism*. Chapman & Hall, London.
- Esch G.W. & Fernández J.C. 1994. Snail-trematode interactions and parasite community dynamics in aquatic Systems: A Review. *Am. Midland Natural.* 131: 209–237.
- Fagerholm H.-P. 1982. Parasites of fish in Finland. IV: Nematodes. *Acta Academiae Aboensis, Ser. B* 40: 1–128.
- Faltýnková A., Valtonen E.T. & Karvonen A. 2008. Spatial and temporal structure of the trematode component community in *Valvata macrostoma* (Gastropoda, Prosobranchia). *Parasitology* 135: 1691–1699.
- Guan R. & Wiles P.R. 1998. Feeding ecology of the signal crayfish *Pacifastacus leniusculus* in British lowland river. *Aquaculture* 169: 177–193.
- Halmetoja A., Valtonen E.T. & Koskenniemi E. 2000. Perch (*Perca fluviatilis* L.) parasites reflect ecosystems conditions: a comparison of natural lake and two acidic reservoirs in Finland. *Int. J. Parasitol.* 30: 1437–1444.

- Holmes J.C. 1979. Parasite populations and host community structure. Teoksessa: Nickol B.B. (toim.), *Host-parasite Interfaces*. Academic Press, London, s. 27–46.
- Janovy J. Jr, Clopton R.E. & Percival T.J. 1992. The roles of ecological and evolutionary influences in providing structure to parasite species assemblages. *J. Parasitol.* 78: 630–640.
- Janovy J. Jr & Kutish G.W. 1988. A model of encounters between host and parasite populations. *J. Theor. Biol.* 134: 391–401.
- Jokela J. & Lively C.M. 1995. Spatial variation in infection by digenetic trematodes in a population of freshwater snails (*Potamopyrgus antipodarum*). *Oecologia* 103: 509–517.
- Karvonen A., Cheng G.-H. & Valtonen E.T. 2005. Within-lake dynamics in the similarity of parasite assemblages of perch (*Perca fluviatilis*). *Parasitology* 131: 817–823.
- Karvonen A., Kirsi S., Hudson P.J. & Valtonen E.T. 2004. Patterns of cercarial production from *Diplostomum spathaceum*: terminal investment or bet hedging? *Parasitology* 129: 87–92.
- Karvonen A., Terho P., Seppälä O., Jokela J. & Valtonen E. T. 2006. Ecological divergence of closely related *Diplostomum* (Trematoda) parasites. *Parasitology* 133: 229–235.
- Kennedy C.R. 1981. Regulation and dynamics of acanthocephalan populations. Teoksessa: Crompton D.W.T. & Nickol B.B. 1985 (toim.), *Biology of the Acanthocephala*. Cambridge University Press, New York, s. 385–417.
- Kennedy C.R. & Burrough R. 1977. The population biology of two species of eyefluke, *Diplostomum gasterostei* and *Tylodelphys clavata*, in perch. *J. Fish. Biol.* 11: 619–633.
- Lo C.M., Morand S. & Galzin R. 1998. Parasite diversity/host age and size relationship in three coral-reef fishes from French Polynesia. *Int. J. Parasitol.* 28: 1695–1708.
- Lodge D.M., Kershner M., Aloï J. & Covich A. 1994. Effects of an omnivorous crayfish (*Orconectes rusticus*) on a freshwater littoral food web. *Ecology* 75(5): 1265–1281.
- Lodge, D.M., Taylor C.A., Holdich D.M. & Skurdal J. 2000. Nonindigenous crayfishes threaten North American freshwater biodiversity: lessons from Europe. *Fisheries* 25: 7–148.
- Mannonen A., Halonen T., Nylund V., Westman K. & Westman P. 2006. *Raputautirekisteri. Raputautien esiintyminen Suomessa vuosina 1893–2000*. Maa- ja metsätalousministeriö, Helsinki. Pdf: <http://www.raputieto.net/Raputautirekisteri.pdf> (luettu 10.2.2010)
- Marcogliese D. J. 2002. Food webs and the transmission of parasites to marine fish. *Parasitology* 124: 83–99.
- Maule A.G. & Marks N.J. 2006. *Parasitic Flatworms: Molecular Biology, Biochemistry, Immunology and Physiology*. CABI Publishing <http://site.ebrary.com/lib/jyvaskyla/Doc?id=10157984&ppg=52> (luettu 10.2.1010)
- McCarthy J.M., Hein C.L., Olden J.D. & Vander Zanden M.J. 2006. Coupling long-term studies with meta-analysis to investigate impacts of non-native crayfish on zoobenthic communities. *Freshw. Biol.* 51: 224–235.
- McCune B. & Mefford M.J. 1999. Multivariate analysis of ecological data, version 4.0. MjM Software Design. Gleneden Beach, Oregon, USA.
- McCune B. & Grace J.B. 2002. Analysis of ecological communities. MjM Software Design, Gleneden Beach, Oregon, USA.
- Mkoji G.M., Hofkin B.V, Kuris A.M., Steward-Oaten A., Mungai B.N., Kihara J.H, Mungai F., Yundu J., Mbui J., Rashid J.R, Kariuki C.H, Ouma J.H., Koech D.K. & Loker E.S. 1999. Impact of the crayfish *Procambarus clarkii* on *Schistosoma haematobium* transmission in Kenya. *Am. J. Trop. Med. Hyg.* 61: 751–759.



- Moody J. & Gatlen E. 1982. The population dynamics of eyeflukes *Diplostomum spathaceum* and *Tylodelphys clavata* (Digenea: Diplostomatidae) in rainbow and brown trout in Rutland Water: 1974-1978. *Hydrobiologia* 88: 207–209.
- Nyström P. 1999. Ecological impact of introduced and native crayfish on freshwater communities: European perspectives. Teoksessa: Gherardi F. & Holdich D. (toim.), *Crayfish in Europe as an alien species - How to make the best of a bad situation?* A.A. Balkema, Rotterdam, s. 63–85.
- Pasternak A.F., Pulkkinen K., Mikheev V.N., Hasu T. & Valtonen E.T. 1999. Factors affecting abundance of *Triaenophorus* infection in *Cyclops strenuus*, and parasite-induced changes in host fitness. *Int. J. Parasitol.* 29: 1793–1801.
- Poulin R. 2000. Variation in the intraspecific relationship between fish length and intensity of parasitic infection: biological and statistical causes. *J. Fish Biol.* 56: 123–137.
- Pulkkinen K. & Valtonen E.T. 1999. Accumulation of plerocercoids of *Triaenophorus crassus* in the second intermediate host *Coregonus lavaretus* and their effect on growth of the host. *J. Fish Biol.* 55: 115–126.
- Puth L. & Allen T.F.H. 2004. Potential corridors for the rusty crayfish, *Orconectes rusticus*, in northern Wisconsin (USA) Lakes: lessons for exotic invasions. *Landscape Ecol.* 20: 567–577.
- Ricciardi A. 2001. Facilitative interactions among aquatic invaders: is an “invasional meltdown” occurring in the Great Lakes? *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 58: 2513–2525.
- Ruokonen T., Pursiainen M. & Louhimo J. 2008. Rapuistutukset 2005–2006. Teoksessa: Pursiainen M. & Ruokonen T. (toim.), *Raputalouskatsaus 2007*. Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitos, Helsinki.
- Sala O.E., Chapin III S., Armesto J., Berlow E., Bloomfield J., Dirzo R., Huber-Sanwald E., Huenneke L., Jackson R., Kinzig A., Leemans R., Lodge D.M., Mooney H., Oesterheld M., Poff N.L., Sykes M., Walker B., Walker M. & Wall D. 2000. Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* 287: 1770–1774.
- Simberloff D. & Von Holle B. 1999. Positive interactions of nonindigenous species: invasional meltdown? *Biol. Invasions* 1: 21–32.
- Snyder W.E. & Evans E.W. 2006. Ecological effects of invasive arthropod generalist predators. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 37: 95–122.
- Sorensen R.E. & Minchella D. J. 2001. Snail-trematode life history interactions: past trends and future directions. *Parasitology* 123: 3–18.
- Söderbäck B. 1995. Replacement of the native crayfish *Astacus astacus* by the introduced species *Pacifastacus leniusculus* in a Swedish lake: possible causes and mechanisms. *Freshwater Biol.* 33: 291–304.
- Thoney D.A. 1991. Population dynamics and community analysis of the parasite fauna of juvenile spot, *Leiostomus xanthurus* (Lacepede), and the Atlantic croaker, *Micropogonias undulatus* (Linnaeus), (Sciaenidae) in two estuaries along the middle Atlantic coast of the United States. *J. Fish Biol.* 39: 515–534.
- Valtonen E.T., Holmes J.C., Aronen J. & Rautalahti I. 2003. Parasite communities as indicators of recovery from pollution: parasites of roach (*Rutilus rutilus*) and perch (*Perca fluviatilis*) in Central Finland. *Parasitology* 126: 43–52.
- Valtonen E.T., Holmes J.C. & Koskivaara M. 1997. Eutrophication, pollution, and fragmentation: effects on parasite communities in roach (*Rutilus rutilus*) and perch (*Perca fluviatilis*) in four lakes in central Finland. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 54: 572–585.

- Valtonen E.T., Rintamäki P. & Lappalainen M. 1989. *Triaenophorus nodulosus* and *T. crassus* in fish from northern Finland. *Folia Parasitol.* 36(4): 351–370.
- Wilson K.A., Magnuson J.J., Lodge D.M., Hill A.M., Kratz T.K., Perry W.L. & Willis T.V. 2004. A long-term rusty crayfish (*Orconectes rusticus*) invasion: dispersal patterns and community change in a north temperate lake. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 61: 2255–2266.

Liite 1. Loisittujen kalojen osuus tutkituista kaloista (%) eri tutkimusalueilla sekä löydettyjen loislajien keskimääräinen yksilömäärä ( $\bar{x}$ ) ja keskiarvon keskivirhe (S.E.). (a) Ravuttomat ja (b) ravulliset alueet.

a. Laji	Kytösaari			Kansaanniemi			Hirvisaari			Lampsalo			Haukkasalo		
	%	$\bar{x}$	S.E.	%	$\bar{x}$	S.E.	%	$\bar{x}$	S.E.	%	$\bar{x}$	S.E.	%	$\bar{x}$	S.E.
<i>Acanthocephalus lucii</i>	55,0	5,8	2,5	50,0	1,6	0,6	65,0	3,8	1,3	55,0	4,0	1,8	60,0	5,0	1,6
<i>Azygia lucii</i>	10,0	0,1	0,1	10,0	0,3	0,2	15,0	0,2	0,1	15,0	0,3	0,2	5,0	0,1	0,1
<i>Bunodera lucioperca</i>	10,0	0,1	0,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	5,0	0,1	0,1
<i>Camallanus lacustris</i>	75,0	7,0	2,1	85,0	6,2	1,3	80,0	6,3	2,1	80,0	9,6	2,9	75,0	8,1	2,0
<i>Diplostomum gasterostei</i>	100	28,9	6,8	100	36,2	7,9	100	22,1	3,2	100	22,2	4,0	100	15,3	2,6
<i>Ichthyocotylurus pileatus</i>	100	44,0	9,6	100	44,1	9,3	100	66,0	16,5	90,0	28,8	7,3	95,0	17,4	4,1
<i>Proteocephalus percae</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	5,0	0,1	0,1	5,0	0,1	0,1	0,0	0,0	0,0
<i>Raphidascaris acus</i>	15,0	0,2	0,1	25,0	0,3	0,1	20,0	0,3	0,1	10,0	0,1	0,1	15,0	0,2	0,1
<i>Rhipidocotyle campanula</i>	40,0	5,0	2,8	45,0	5,9	2,7	5,0	0,1	0,1	20,0	6,2	3,3	25,0	2,5	1,2
<i>Triaenophorus nodulosus</i>	25,0	0,3	0,1	30,0	0,4	0,1	20,0	0,2	0,1	25,0	0,3	0,1	40,0	0,5	0,1
<i>Tylodelphys clavata</i>	100	60,2	22,7	100	62,7	22,8	95,0	28,6	11,3	95,0	43,8	11,1	100	44,1	14,1
<i>T. podicipina</i>	0,5	0,1	0,1	10,0	0,1	0,1	15,0	0,3	0,2	5,0	0,1	0,1	0,0	0,0	0,0

b. Laji	Taipaleenniemi			Ruolahti			Hietasaari			Päijätsalo			Humalakivet		
	%	$\bar{x}$	S.E.	%	$\bar{x}$	S.E.	%	$\bar{x}$	S.E.	%	$\bar{x}$	S.E.	%	$\bar{x}$	S.E.
<i>Acanthocephalus lucii</i>	47,6	1,8	0,7	55,0	3,3	1,8	60,0	2,4	0,6	66,7	2,2	1,2	50,0	0,9	0,2
<i>Azygia lucii</i>	23,8	0,3	0,2	20,0	0,3	0,1	10,0	0,2	0,1	16,7	0,7	0,7	10,0	0,1	0,1
<i>Bunodera lucioperca</i>	9,5	0,4	0,3	10,0	0,2	0,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	5,0	0,1	0,1
<i>Camallanus lacustris</i>	85,7	9,6	2,6	85,0	4,7	1,0	85,0	6,8	1,9	66,7	18,8	7,2	80,0	6,5	2,0
<i>Diplostomum gasterostei</i>	81,0	6,1	1,1	100	20,6	2,2	100	18,0	2,0	100	23,0	8,1	90,0	20,7	5,1
<i>Ichthyocotylurus pileatus</i>	85,7	8,5	2,4	90,0	27,8	5,0	95,0	12,7	2,8	83,3	5,7	2,1	95,0	16,9	4,2
<i>Proteocephalus percae</i>	9,5	0,4	0,4	20,0	0,3	0,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Raphidascaris acus</i>	4,8	0,0	0,0	5,0	0,1	0,1	10,0	0,1	0,1	16,7	0,3	0,3	5,0	0,1	0,1
<i>Rhipidocotyle campanula</i>	66,7	13,3	4,5	20,0	1,0	0,6	0,0	0,0	0,0	16,7	3,8	3,8	55,0	6,7	2,3
<i>Triaenophorus nodulosus</i>	14,3	0,1	0,1	45,0	0,6	0,2	20,0	0,2	0,1	33,3	0,3	0,2	35,0	0,5	0,2
<i>Tylodelphys clavata</i>	76,2	7,0	1,9	100	58,9	17,7	100	18,8	7,1	100	56,2	23,5	95,0	16,3	5,7
<i>T. podicipina</i>	0,0	0,0	0,0	10,0	0,2	0,1	15,0	0,2	0,1	16,7	0,2	0,2	0,0	0,0	0,0

Liite 2. Parittaiset vertailut (Mann-whitney U) niiden loisten osalta, joiden kohdalla esiintyi merkitseviä eroja alueiden välillä: *Ichthyocotylurus pileatus* -loisen keskimääräisten yksilömäärien parittaiset vertailut ravuttomien alueiden kesken ja *Diplostomum gasterostei*, *I. pileatus*, *Rhipidocotyle campanula* ja *Tylodelphys clavata* -loisten keskimääräisten yksilömäärien parittaiset vertailut ravullisten alueiden kesken. TAI = Taipaleenniemi, HIR = Hirvisaari, LAM = Lampsalo, RUO = Ruolahti, HAU = Haukkasalo, HIE = Hietasaari, KYT = Kytösaari, KAN = Kansaanniemi, PÄI = Päijätsalo, HUM = Humalakivet. H = testisuure, df = vapausaste, P = tilastollinen merkitsevyys; \*P < 0,005; \*\*P < 0,0001 (käytetty Bonferroni korjausta).

Laji/suku	Ravuttomat alueet			Ravulliset alueet		
	Verrattavat alueet	Z	P	Verrattavat alueet	Z	P
<i>Diplostomum gasterostei</i>				TAI-RUO	-4.545	< 0,0001**
				TAI-HIE	-4.233	< 0,0001**
				TAI-PÄI	-2.257	0,024
				TAI-HUM	-2.695	0,007
				RUO-HIE	-0.840	0,401
				RUO-PÄI	-0.061	0,951
				RUO-HUM	-1.124	0,261
				HIE-PÄI	-0.274	0,784
				HIE-HUM	-0.582	0,560
				PÄI-HUM	-0.488	0,626
<i>Ichthyocotylurus pileatus</i>	HIR-LAM	-1.949	0,051	TAI-RUO	-3.080	< 0,005*
	HIR-HAU	-2.897	< 0,005*	TAI-HIE	-1.491	0,136
	HIR-KYT	-0.826	0,409	TAI-PÄI	-0.146	0,884
	HIR-KAN	-0.731	0,467	TAI-HUM	-1.569	0,117
	LAM-HAU	-1.043	0,297	RUO-HIE	-2.196	0,028
	LAM-KYT	-1.178	0,239	RUO-PÄI	-2.388	0,017
	LAM-KAN	-1.516	0,129	RUO-HUM	-1.645	0,100
	HAU-KYT	-2.112	0,035	HIE-PÄI	-1.379	0,168
	HAU-KAN	-2.666	0,008	HIE-HUM	-0.312	0,755
	KYT-KAN	-0.298	0,766	PÄI-HUM	-1.282	0,200
<i>Rhipidocotyle campanula</i>				TAI-RUO	-3.119	< 0,005*
				TAI-HIE	-4.320	< 0,0001**
				TAI-PÄI	-1.801	0,072
				TAI-HUM	-0.901	0,367
				RUO-HIE	-2.078	0,038
				RUO-PÄI	0.000	1,000
				RUO-HUM	-2.458	0,014
				HIE-PÄI	-1.826	0,068
				HIE-HUM	-3.782	< 0,005*
				PÄI-HUM	-1.259	0,208
<i>Tylodelphys clavata</i>				TAI-RUO	-4.205	< 0,0001**
				TAI-HIE	-1.557	0,119
				TAI-PÄI	-1.846	0,065
				TAI-HUM	-1.936	0,053
				RUO-HIE	-2.979	< 0,005*
				RUO-PÄI	-0.487	0,626
				RUO-HUM	-2.897	< 0,005*
				HIE-PÄI	-1.256	0,209
				HIE-HUM	-0.366	0,714
			PÄI-HUM	-0.823	0,411	