

Pro Gradu – tutkielma

Jokiravun (*Astacus astacus*) ja täpläravun (*Pacifastacus leniusculus*) sopeutuminen virtavesiin

Laura Salkonen



Jyväskylän yliopisto

Bio- ja ympäristötieteiden laitos

Ekologia ja ympäristöhoito

30.4.2008

JYVÄSKYLÄN YLIOPISTO, Matemaattis-luonnontieteellinen tiedekunta

Bio- ja ympäristötieteiden laitos

Ekologia ja ympäristönhoito

SALKONEN L. : Jokiravun (*Astacus astacus*) ja täpläravun (*Pacifastacus leniusculus*) sopeutuminen virtavesiin

Pro Gradu –tutkielma: 28 s.

Työn ohjaajat: FT Katja Tynkkynen, FM Markku Pursiainen

Tarkastajat: Dos. Anne Lyytinen, FT Katja Tynkkynen

Huhtikuu 2008

Hakusanat: alkuperäislaji, jokirapu, PIT, tulokaslaji, täplärapu,

TIIVISTELMÄ

Tulokaslajit ovat ihmisen toiminnan johdosta alkuperäisen levinneisyysalueensa ulkopuolelle pysyvän kannan muodostaneita lajeja, joilla on useita vaikutuksia paikalliseen alkuperäislajistoon. Tulokaslajit voivat vaikuttaa lajien välisiin suhteisiin, levinneisyyksiin ja runsaussuhteisiin muun muassa kilpailun, saalistuksen, risteytymisen, loisten ja taudinaiheuttajien sekä ympäristömuutosten kautta. Jokirapu (*Astacus astacus*) on Etelä-Suomen vesistöissä alkuperäislaji, jonka rapuruton heikentämää kantaa elvyttämään tuotiin pohjoisamerikkalainen tulokaslaji täplärapu (*Pacifastacus leniusculus*) 1960-luvulla. Täplärapu on viime vuosina vakiinnuttanut paikkansa ja muodostaa merkittävän osan Suomen vuotuisesta rapusaaliista. Lajien eläessä rinnakkain nopeakasvuisempi ja aggressiivisempi täplärapu voi kuitenkin syrjäyttää jokiravun lajien välisen kilpailun kautta ja on näin uhka paikallisille jokirapukannoille. Joki- ja täpläravun elinympäristövaatimukset ovat hyvin samankaltaiset, mutta monet jokiin tehdyt täplärapuistutukset ovat onnistuneet heikosti järvi-istutuksiin verrattuna. Tässä tutkimuksessa tutkittiin kokeellisesti lajien välistä eroa virtavesiin sopeutumisessa ja saatiin selville, että täplärapu liikkuu nopeammin ja tehokkaammin vastavirtaan kuin jokirapu. Täplärapu liikkui vastavirtaan korkeammista virtausnopeuksista sekä suuremmalla onnistumisprosentilla kuin jokirapu. Lajien hakeutumisessa erilaisiin virtausolosuhteisiin ei kuitenkaan ollut eroa. Tutkimus toteutettiin sekä talvi- että kesäolosuhteissa ja todettiin molempien lajien olevan kesällä aktiivisempia kuin talvella. Tutkimus tuo lisätietoa käytettäväksi sekä paikallisten jokirapukantojen hoidossa ja suojelussa että täplärapujen istutuspaikkojen kannattavassa valinnassa.

Sisältö

1. JOHDANTO	5
2. AINEISTO JA MENETELMÄT	7
2.1. Tutkimuslajit	7
2.2. Tutkimuksen toteutus	8
2.2.1. Yleiset järjestelyt ja olosuhteet	8
2.2.2. Joki- ja täplärapujen käsittely	8
2.2.3. Virtausnopeuskoe.....	9
2.2.4. Yökoe	11
2.2.5. Olosuhdeuomakoe.....	11
2.2.6. Morfologiavertailu	13
2.3. Tilastolliset menetelmät.....	14
3. TULOKSET.....	15
3.1. Virtausnopeuskoe	15
3.2. Yökoe.....	17
3.3. Olosuhdeuomakoe	18
3.4. Morfologiavertailu.....	19
4. TULOSTEN TARKASTELU	23
Kiitokset.....	25
Kirjallisuus	26

1. JOHDANTO

Tulokaslaji on ihmisen tarkoituksellisen tai tahattoman toiminnan johdosta uudelle maantieteelliselle levinneisyysalueelle levinnyt laji, joka muodostaa alueelle pysyvän kannan (Primack 2002). Tulokaslajien leviäminen on elinympäristöjen tuhoutumisen jälkeen suurin uhka luonnon monimuotoisuudelle (Wilcove ym. 1998). Tulokaslajit vaikuttavat monella tavalla lajien välisiin suhteisiin, levinneisyyksiin ja runsaussuhteisiin. Nämä vaikutukset voivat olla erittäin merkittäviä ja pahimmillaan aiheuttaa alkuperäislajien ajautumista sukupuuttoon (Mack ym. 2000). Tulokaslaji ei kuitenkaan aina ole vahingollinen paikalliselle lajistolle ja siitä voi olla myös monenlaisia ekologisia ja taloudellisia hyötyjä (Rodriguez 2006).

Tulokaslajien on todettu vahingoittavan alkuperäislajistoa muun muassa kilpailun, saalistuksen, laidunnuksen sekä erilaisten ympäristömuutosten kuten ravinnekiertojen ja hydrologisten muutosten kautta (Mack ym. 2000). Lajien välinen kilpailu on yksi merkittävimmistä tulokaslajien aiheuttamista populaatiotason vaikutuksista. Lajien välistä kilpailua syntyy, kun kaksi tai useampia lajeja pyrkii hyödyntämään samaa rajoitettua resurssia, minkä seurauksena molempien tai ainakin toisen lajin selviytyminen heikkenee (Krebs 2001). Birchin (1957) mukaan kilpailu voidaan jakaa suoraan resurssikilpailuun ja häirintäkilpailuun. Resurssikilpailua tulokkaan ja alkuperäislajin välille syntyy, kun niiden ekolokerot menevät osittain tai kokonaan päällekkäin eli ne käyttävät samaa ravintoa tai suojapaikkaa. Jos taas toinen osapuoli häiritsee tai vahingoittaa toista resurssin hankinnan yhteydessä, puhutaan häirintäkilpailusta.

Tulokaslajien risteytyminen paikallisten sukulaislajien kanssa on vakavasti otettava riski, joka voi lisätä lajien ajautumista sukupuuttoon (Rhymer & Simberloff 1996, Huxel 1999, Allendorf ym. 2001). Tulokaslajien on havaittu myös kantavan loisia ja taudinaiheuttajia, joka eivät ole isäntälajilleen vaarallisia, mutta voivat koitua paikallisille lajeille kohtalokkaiksi (Viljamaa-Dirks ym. 2006). Lisäksi tulokas voi tarjota uuden isännän alueella jo oleville vierasperäisille loisille ja näin edistää niiden leviämistä (Beyer ym. 2005).

Aina tulokaslajien merkitys ei kuitenkaan ole negatiivinen. Tulokaslajit voivat edistää paikallisia populaatioita suorien tai epäsuorien vaikutusten avulla (Crooks 2002, Rodriguez 2006). Rodriguez (2006) luokittelee suoriin mekanismeihin habitaatin muuntelun, ravintoverkon laajentumisen ja pölyttämisen sekä epäsuoriin vaikutuksiin kilpailu- ja predaatiopaineen helpotuksen. Näitä tilanteita syntyy, kun tulokaslaji lisää rajallisen resurssin määrää tai elinympäristön monipuolisuutta, ottaa paikallisen lajin paikan ekosysteemissä tai merkittävästi helpottaa kilpailu- tai saalistustilannetta.

Taloudellisesti merkittäviä tulokkaita ovat monet viljelykasvit ja riistaeläimet, joiden avulla sato- ja saalismäärät pysyvät tuottavina. Esimerkiksi ääriolosuhteissa on istutetuilla viljelykasveilla saatu hyviä tuloksia (Kuniyal ym. 2004). Tulokaslajeista voi olla hyötyä myös erilaisten tuhohyönteisten ja –kasvien hävittämisessä biologisen kontrollin välineenä. Biologisen kontrollin tavoitteena on rajoittaa tuholaiden esiintymistä ja leviämistä luonnollisin keinoin, käyttämällä apuna niiden luontaisia vihollisia; saalistajia, loisia ja taudinaiheuttajia. Etenkin vierasperäisten tuholaiden torjuntaan käytetään niiden alkuperäiseltä levinneisyysalueelta tuotuja lajeja, jotka rajoittavat tuholaispopulaation kasvua tehokkaasti (Pearson & Callaway 2003). Biologisen kontrollin riskeinä ovat vaikutukset lajeihin, jotka eivät ole kontrollin kohteena, minkä vuoksi siihen tulee suhtautua varauksella (Pearson & Callaway 2003).

Täpläräpu on pohjoisamerikkalainen tulokaslaji, joka on monin tavoin vaikuttanut elinympäristöönsä ja suomalaiseseen jokirapuun (Lowery & Holdich 1988, Westman ym. 2002). Se tuotiin Suomeen 1960-luvun lopulla elvyttämään rapuruton hävittämää

jokirapukantaa ja on tällä hetkellä vakiintunut eteläiseen Suomeen (Westman 1973, Souty-Grosset ym. 2006). Jokirapu puolestaan on eteläisessä Suomessa alkuperäislaji, joka on ihmisen toimesta istutettu myös muualle Suomeen aina napapiirin korkeudelle asti (66°N) (Järvi 1910, Westman 1973, Pursiainen ym. 2006, Ruokonen ym. 2008). Täplärappua tavataan alkuperäisellä levinneisyysalueella pohjoisimmillaan 51. leveyspiirin korkeudella Brittiläisessä Kolumbiassa (Bondar ym. 2005). Suomessa pohjoisin täpläravun koeistutus on tehty hieman napapiirin pohjoispuolella, mutta koeravustuksien mukaan tulokset; pohjoisimmat havainnot täplärappupopulaatioista on saatu järvisuomesta (Pursiainen, suullinen tiedonanto).

Joki- ja täplärapu ovat elinympäristö- ja ravintovaatimuksiltaan pääasiassa samankaltaisia, minkä vuoksi täplärapun leviäminen ja siitä seuraava lajien välinen kilpailu voi olla merkittävä uhka kotimaiselle jokirapukannalle. Alkuperäisessä elinympäristössään Pohjois-Amerikassa täplärappua tavataan vaihtelevasti pienistä joista aina suuriin järviin (Souty-Grosset ym. 2006). Sen tiedetään iän myötä suosivan syvempiä ja vähemmän virtaavia vesiä, kun taas nuoret yksilöt elävät myös kovemmissa virtauksissa (Lowery & Holdich 1988). Myös jokiravun habitaatti vaihtelee pienistä puroista järviin (Souty-Grosset ym. 2006). Täpläravun on havaittu viihtyvän huonommin pienissä ja virtaavissa vesissä kuin jokiravun (Erkamo ym. 2008). Täpläravun tiedetään kuitenkin liikkuneen pitkiäkin matkoja myös ylävirran suuntaan, mutta kykyä vastustaa voimakasta virtaa ja siten nousta jopa vaellusesteiden yli ylävesiin ei ole tutkittu (Light 2003).

Suomen raputalous ja etenkin täplärapujen osuus siitä on vahvassa kasvussa. Vuonna 2006 rapusaalis oli 6,8 miljoonaa yksilöä, joista täplärapujen osuus 5,2 miljoonaa (Savolainen ym. 2008), mikä osoittaa lajin merkityksen suomalaiselle raputaloudelle. Rapuistutusten määrä on vakiintunut 2000-luvulla noin sataan tuhanteen yksilöön vuosittain (Ruokonen ym. 2008). Onnistuneet täplärapuistutukset ovat keskittyneet pääasiassa järviin samalla kun jokiin tehdyt istutukset on havaittu kannattamattomiksi (Erkamo ym. 2008). On kuitenkin havaittu yksilöiden viihtyvän melko hyvin suvannoissa (Saura 2005, 2006).

TE-keskusten työryhmän (2000) laatima kalataloushallinnon rapustrategia pyrkii säätelemään täplärapujen leviämistä määrittelemällä eteläiseen Suomeen täplärappualueen, jonka sisälle täplärapukanta pyritään rajoittamaan. Luvattomat istutukset sekä täpläravun luontainen levittäytyminen kuitenkin uhkaavat strategian tavoitteita. Täpläravun luontainen levittäytyminen Suomen järvialueen varsin avoimissa vesistöjärjestelmissä jatkuu, mikäli se on lajin biologisten ominaisuuksien osalta mahdollista. Tämän vuoksi onkin tärkeää kartoittaa niitä tekijöitä, joiden avulla täpläravun levittäytymistä voidaan hillitä ja luonnollisella tavalla turvata jokirapukantojen säilyminen. Vertaamalla lajeja kokeellisissa virtausolosuhteissa saadaan selville mahdollisia lajien välisiä eroja, joita voidaan hyödyntää jokirapukantojen hoidossa ja suojelussa sekä suunniteltaessa täplärapujen istutuspaikkoja.

Tämän tutkimuksen tarkoitus oli selvittää eroaako jokiravun ja täpläravun sopeutuminen virtavesiin. Tutkimuksessa hyödynnettiin ja testattiin PIT-tekniikkaa, jota ei ole aiemmin Suomessa käytetty rapujen tunnistamiseen kokeellisissa olosuhteissa. Se perustuu ulkoisesti kiinnitettäviin mikrosiruihin, jotka mahdollistavat rapujen yksilöllisen tunnistamisen esteidenkin läpi. Rapujen sopeutumista virtavesiin tutkittiin erilaisilla kokeilla, joiden avulla pyrittiin saamaan vastauksia useisiin kysymyksiin. Haluttiin tietää, löytyykö lajien välillä eroa kyvyssä liikkua vastavirtaan ja hakeutumisessa virtausolosuhteiltaan erilaisiin osiin ympäristöä? Lähtökohtaisena oletuksena oli jokiravun parempi virranvastustuskyky, sillä täplärapuistutusten on havaittu epäonnistuneen joissa, mutta kantojen kuitenkin säilyneen suvannoissa (Erkamo ym. 2008, Saura julkaisematon, Saura 2005). Lisäksi selvitettiin joki- ja täpläravun morfologisia eroja, jotka voisivat

selittää mahdollista lajienvälistä eroa virtaaviin vesiin sopeutumisessa. Tutkimus toteutettiin kahdessa osassa, koska haluttiin verrata joki- ja täpläravun sopeutumista virtavesiin sekä talvi- että kesäolosuhteissa.

2. AINEISTO JA MENETELMÄT

2.1. Tutkimuslajit

Jokirapu (*Astacus astacus* Linnaeus, 1758) ja täplärapu (*Pacifastacus leniusculus* Dana, 1852) ovat rapujen heimoon (*Astacea*) kuuluvia äyriäisiä (*Crustacea*). Tulokaslaji täplärapu kasvaa suurikokoisemmaksi ja on aggressiivisempi kuin jokirapu. Sen saksat ovat leveät ja saksen hangassa on sille tyypillinen vaalea tai sinertävä täplä. Täpläravun kuori on myös sileämpi kuin jokiravun. Molempien lajien ekologiset vaatimukset ovat hyvin samankaltaiset, mutta joitain erojakin löytyy (Souty-Grosset ym. 2006). Täplärapu esimerkiksi viihtyy syvemmillä kuin jokirapu (Westman 1985, Rajala 2006). Molemmat lajit ovat hämääksiä eli ne ovat yöaikaan aktiivisempia kuin päivällä (Bojsen ym. 1998, Lozán 2000). On kuitenkin havaittu jokiravun aktiivisuuden keskittyneen enimmäkseen yöaikaan, kun taas täpläravuilla on aktiivisuutta myös päivisin (Lozán 2000). Ravut ovat vaihtolämpöisiä, joten ne ovat aktiivisempia kesällä lämpimän veden aikaan kuin talvella kylmän veden aikaan. Molemmilla lajeilla aktiivisuus on huipussaan lämpötilan ollessa +20 °C, kuitenkin molempien lajien ollessa verrattain aktiivisia vielä +4 °C lämpötilassa (Lozán 2000).

Rapuruttoa aiheuttava leväsiemen kaltainen organismi (*Aphanomyces astaci* Schikora, 1903) on levinnyt Eurooppaan 1860-luvulla ja Suomeen 1800-luvun lopussa pohjoisamerikkalaisten tulokaslajien ja kaupallisen ravustustoiminnan myötä (Westman 1973, Edgerton ym. 2004, Souty-Grosset ym. 2006). *A. astaci* aiheuttaa jokiravuille tuhoisan massakuolemiin johtavan epidemian, mutta täplärapu toimii ruton vastustuskykyisenä kantajana (Edgerton ym. 2004). Suomessa tautia on havaittu kahta eri tyyppiä, joista toinen on vanhempi, jokirapukannan aikoinaan tuhonnut tyyppi ja toinen täpläravun mukana tullut uudempi tyyppi (Viljamaa-Dirks ym. 2006). Pohjoisamerikkalaisilla lajeilla, kuten täpläravulla on hyvä puolustusmekanismi ruttoa vastaan toisin kuin eurooppalaisilla lajeilla, joiden vastustuskyky on heikko (Bangyeekhun 2002, Viljamaa-Dirks ym. 2006). Viimeisimpien tutkimustulosten mukaan myös jokirapu voi joissain olosuhteissa toimia ruton oireettomana kantajana, mikä selittää rapuruton hallinnan ja torjunnan vaikeuksia (Viljamaa-Dirks ym. 2008). Täpläravun istutukset ja yleistymisen ovat osaltaan lisänneet rapuruttoja ja sen aiheuttamia alkuperäisten rapukantojen heikkenemistä useissa Euroopan maissa (Viljamaa-Dirks ym. 2006).

Täplärapu pystyy syrjäyttämään jokiravun ruton lisäksi myös lajien välisen kilpailun kautta niiden eläessä rinnakkain sympatrisessa populaatiossa (Söderbäck 1995, Westman ym. 2002). Täpläravulla on useita kilpailuetuja jokirapuun nähden. Se on aggressiivisempi ja sen lisääntymistehokkuus on suurempi kuin jokiravulla, sillä täplärapu saavuttaa lisääntymiskypsyyden nuorempina ja tuottaa enemmän munia kuin jokirapu (Söderbäck 1991, 1995, Savolainen ym. 1996). Lisäksi täplärapu vaihtaa kuorta tiheämmin kuin jokirapu ja kasvaa siksi nopeammin (Westman ym. 1993). Euroopassa täpläravun on havaittu syrjäyttäneen myös muita paikallisia rapulajeja (Bubb ym. 2006a). Täpläravun dominanssia selittävät myös Vorburgerin & Ribin (1999) havainnot, joiden mukaan täpläravun ja kiviravun (*Austropotamobius torrentium* Shrank 1803) välinen dominanssi riippuu yksilön koosta, suosien suurikokoisempaa täplärapua.

Bubb ym. (2006a) vertasivat täpläravun ja *Austropotamobius pallipes* (Lereboullet 1858) ravun liikkumista ja huomasivat täpläravun liikkuvan pidempiä matkoja kuin

paikallinen alkuperäislaji *A. pallipes*, mikä voi olla huomattava etu täpläravulle esimerkiksi ravinnonhankinnassa. Samansuuntaisia tuloksia täplärapujen liikkumista pitkistä matkoista ovat saaneet myös Light (2003) sekä Bubb ym. (2004). Toisaalta jokiravun on kuitenkin havaittu liikkuvan nopeammin kuin täpläravun sekä liikkuvan keskimäärin aktiivisemmin, mikä taas puoltaa jokiravun parempaa levittäytymiskykyä (Lozán 2000). On myös todettu täplärapujen liikkumisen vähenevän veden virtausnopeuden noustessa yli 1,5 m/s (Bubb ym. 2004).

2.2. Tutkimuksen toteutus

2.2.1. Yleiset järjestelyt ja olosuhteet

Tutkimus on osa Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitoksen Raputalousohjelmaa, jossa tutkitaan joki- ja täpläravun biologiaa, ekologiaa sekä rapujen ja ravustuksen taloudellista, tuotannollista ja sosioekonomista merkitystä osana sisävesien kalataloutta (Pursiainen 2006). Tutkimus liittyy kokonaisuuteen, jossa tutkitaan ja vertaillaan jokiravun ja täpläravun välisiä eroja.

Tutkimuksen ensimmäinen osa toteutettiin Jyväskylän yliopiston Konneveden tutkimusasemalla helmikuussa 2007 ja toinen osa elokuussa 2007. Ajankohdat valittiin rapujen elinkierron vaiheen mukaan. Helmikuussa, kun ravut ovat kylmän veden vuoksi kankeimmillaan, kokeisiin ei otettu mätiä kantavia naaraita, koska niiden liikkumisaktiivisuus tiedettiin erityisen alhaiseksi. Elokuun koejakso taas ajoittuu poikasten kuoriutumisen, kuorenvaihtojen ja parittelun väliseen ajanjaksoon.

Täpläravut pyydettiin kasvatusaltaista Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitoksen Laukaan kalanviljelylaitokselta. Helmikuun kokeisiin jokiravut pyydettiin kahdesta keskisuomalaisesta järvestä ravustuskauden 2006 lopulla. Elokuun kokeita varten jokiravut pyydettiin ravustuskaudella 2007. Ennen koetta ja kokeen aikana rapuja säilytettiin Konneveden tutkimusasemalla pinta-alaltaan noin 4m² kokoisissa säilytysaltaissa, jokiravut omassaan ja täpläravut omassaan. Ennen koetta ja kokeen aikana rapuja ruokittiin raa'alla perunalla. Vesi altaisiin otettiin suoraan Konnevedestä ja siinä oli jatkuva pieni virtaus. Altaissa oli reilusti muovisista taimikunnoista tehtyjä suojapaikkoja sekä tiilirykelmiä, joihin ravut voivat piiloutua. Säilytystapa perustuu koettuihin rapujen viljelyrutiineihin.

Kokeiden aikana tutkimushallin valaistus oli säädetty siten, että kaikki valaistus kytketyi päälle aamuisin kello 7:30 ja pois iltaisin kello 20:15. Virtavesiuomien yllä valaisimien määrää oli vähennetty hallin muuhun valaistukseen verrattuna ja alue oli eristetty pressuin muusta hallista, jotta liiallinen valoisuus ei häiritsisi koetta. Joki- ja täplärapujen säilytysaltaissa valaistus noudatti samaa rytmiä kuin muualla hallissa. Myös säilytysaltaita oli varjostettu levyjen ja pressujen avulla.

2.2.2. Joki- ja täplärapujen käsittely

Kokeissa käytettiin yhteensä 235 rapuyksilöä, 120 täplärapua ja 115 jokirapua. Kokeissa käytetyt yksilöt pyrittiin valitsemaan siten, ettei niillä olisi suuria kokoeroja. Ennen kokeita kaikki yksilöt punnittiin ja niiltä mitattiin selkäkilven pituus. Kokeen jälkeen mitattiin vielä yksilön koko pituus kärkipiikin kärjestä pyrstökarvojen kärkeen (Taulukko 1).

Taulukko 1. Kokeissa käytettyjen joki- ja täplärapuyksilöiden lukumäärä (N), keskimääräinen (Ka) paino, selkakilven pituus sekä yksilön kokonaispituus keskihajontoineen (SD).

Laji	Mitta	N	Talvi		Kesä		
			Ka	SD	N	Ka	SD
Jokirapu	Paino (g)	59	33,2	5,9	56	24,9	3,5
	Sk pituus (mm)	59	50,7	2,9	56	47,0	2,2
	Kok. pituus (mm)	57	97,9	5,2	50	91,4	3,1
Täplärapu	Paino (g)	60	34,6	4,7	60	32,8	5,2
	Sk pituus (mm)	60	47,5	1,9	60	47,1	2,3
	Kok. pituus (mm)	59	95,1	3,9	59	93,8	3,6

Joki ja täpläravut merkattiin PIT (Passive Integrated Trasponder)-merkein. Ne ovat pieniä, lasisylinterin ympäröimiä mikrosiruja, joissa ei ole sisäistä virranlähdettä (Lucas & Baras 2000). Lukijalaitteen vaikutuksesta merkki aktivoituu, jolloin lukija vastaanottaa merkin yksilöllisen koodin ja muuntaa sen luettavaan muotoon. Koodin avulla koe-eläin voidaan tunnistaa esteidenkin läpi. PIT- tekniikkaa on onnistuneesti käytetty kalojen tunnistamiseen sekä myös rapujen yksilölliseen tunnistamiseen luonnossa (Lucas & Baras 2000, Robinson ym. 2000, Roussel ym. 2004, Bubb ym. 2006b).

Joki- ja täplärapujen merkintä toteutettiin liimaamalla PIT-merkki jokaisen yksilön selkakilven päälle. Liimana käytettiin Super Epoxy -kaksikomponenttiliimaa (Henkel Technologies Norden AB). Ennen liimausta selkakilpi ja kyljet kuivattiin mahdollisimman hyvin talouspaperin ja talvella ilmapuhaltimen avulla, jonka jälkeen levitettiin liimaa selkakilvelle. Liiman päälle asetettiin pituudeltaan 23 mm, halkaisijaltaan 4 mm ja painoltaan 0,6 g kokoinen PIT-merkki, joka peitettiin liimalla joka puolelta. Liiman kuivumisen ajan joki- ja täpläravut olivat yksilöittäin muovisangoissa, joiden pohjalla oli kosteaa talouspaperia. Liiman kuivuttua eläimet siirrettiin isompiin säilytysaltaisiin. Samassa yhteydessä jokaisen rapuyksilön molempiin kylkiin merkittiin mustalla vedenkestävällä tussilla yksilöllinen numero sekä mitattiin ja punnittiin eläin. Merkkaukset toteutettiin helmikuun kokeiden osalta tammikuussa 2007 ja elokuun kokeiden osalta muutamia päiviä ennen kokeiden alkua. Täpläravut merkittiin Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitoksen Laukaan yksikössä, josta ne siirrettiin styrox-laatikoissa Konneveden tutkimusasemalle. Jokiravut merkittiin ja mitattiin Konneveden tutkimusasemalla.

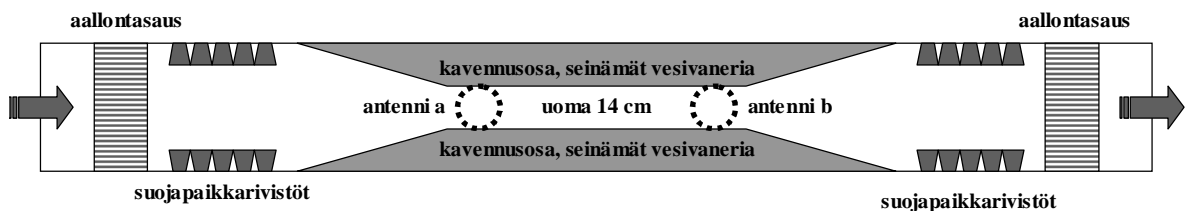
2.2.3. Virtausnopeuskoe

Kokeen tarkoituksena oli löytää sellainen veden minimivirtausnopeus, jota vastaan joki- tai täplärapu ei enää pysty liikkumaan ylävirtaan. Tämä toteutettiin virtavesiuomassa seuraamalla molempien lajien yksilöitä erilaisissa veden virtausnopeuksissa. Kokeessa

seurattiin myös eläimen liikkumisnopeutta sekä verrattiin joki- ja täplärapujen välisiä eroja näissä. Virtausnopeuskokeen kontrollina oli koe, jossa seurattiin joki- ja täplärapujen liikkumista uomassa ilman virtaavan veden vastusta.

Kokeissa käytettiin Konneveden tutkimusaseman virtavesiuomaa, joka on sisämitoiltaan 574 cm pitkä, 46,5 cm leveä ja 70 cm korkea (Kuva 1). Uoman kumpaankin päähän valmistettiin 20 cm pituiset täysleveät aallontasaukasetit muovisesta kennolevystä. Uoman keskiosaa kavennettiin neljän metrin pituudelta tummalla metallirunkoon kiinnitetyllä vesivanerilla siten, että uoman kapeimman kohdan leveydeksi tuli 14 cm. Kapeikon molemmissa reunoissa oli yhden metrin mittainen viisto osa, joka leveni siten, että sekä ylä- että alavirran puolelle jäi myös täysleveää uomaa. Uoman pohjalle asennettiin uritettu kumimatto, joka muodosti ravuille pitävän kävelyalustan. Kapeikon molempiin päihin uoman pohjaan sijoitettiin antennit, jotka tunnistavat ravun selkäkilpeen liimatun PIT-merkin aina eläimen tullessa antennin vaikutusalueelle.

Antennien lukualueet mitattiin ja alavirran puoleisella antennilla a signaalin lukualueen pituus oli noin 10–12 cm. Ylävirran puoleisella antennilla b signaalin lukualueen pituus oli 13–15 cm. Molemmat antennit kytkettiin TirisDataLogger- ohjelman avulla tietokoneeseen, jonne havainnot koe-eläimestä antennin vaikutusalueella tallentui noin kahdeksan kertaa sekunnissa. Laitteisto myös antoi äänimerkin aina eläimen ollessa antennin vaikutusalueella. Uoman molemmissa päädyissä oli ravuille suojapaikkoja, joihin ne pystyivät tarvittaessa hakeutumaan.



Kuva 1. Virtausnopeuskokeen virtavesiuoma ylhäältäpäin kuvattuna. Veden virtaussuunta nuolten mukainen. Kuva: Markku Pursiainen

Aina ennen kunkin kokeen aloitusta uoman virtaama mitattiin kapeikon keskikohdasta, aivan pohjan tuntumasta. Virtaama mitattiin Schiltknecht MiniAir2-siivikolla kuuden sekunnin keskivirtaamana; mittausyksikkönä oli metriä sekunnissa. Myös tuloveden lämpötila mitattiin ennen kokeen aloitusta digitaalisella mittarilla. Talvella tuloveden keskilämpö oli $2,13 \pm 0,05$ °C (ka \pm SD) vaihdellen välillä 2,00 – 2,30 °C, kun mitattuja havaintoja oli 60. Kesällä tuloveden keskilämpö oli $14,80 \pm 0,77$ °C (ka \pm SD) välillä 13,70 – 16,30 °C, kun mitattuja havaintoja oli 80.

Kokeen alkaessa joki- tai täplärapu asetettiin haavilla uoman alavirran puoleiseen pätyyn ja sen sijaintia ja liikkumista altaassa seurattiin tunnin ajan. Esikokeiden perusteella tiedettiin rapujen suuntaavan vastavirtaan kohti kapeikkoa (Pursiainen, suullinen tiedonanto). Seurantalomakkeisiin kirjattiin ylös kokeen aloitusajan lisäksi aika, jolloin kokeessa oleva yksilö ylitti kunkin antennin ensimmäisen kerran sekä aika, jolloin se oli ylittänyt kapeikon ylävirran puoleisen suuaukon, molemmat minuutin tarkkuudella. Yksilön antennin vaikutusalueella viettämä aika kirjautui ohjelman avulla suoraan tietokoneella. Kokeen päätyttyä joki- tai täplärapu poistettiin haavilla altaasta ja siirrettiin säilytysaltaaseen.

Kokeita toistettiin sekä jokiravulla että täpläravulla veden virtausnopeutta muunnellen siten, että virtausnopeutta haarukoitiin, kunnes kummallekin lajille löytyi virtausnopeus, josta läpimenoja ei enää havaittu. Kokeissa mitatut virtaamat luokiteltiin

kokeen toteutuksen jälkeen seitsemään eri virtausluokkaan laitteiston säätöjen ja mittausten perusteella. Näin kokeissa käytetyiksi virtausnopeuksiksi muodostuivat 0,00 m/s (kontrolli), 0,32 m/s, 0,35 m/s, 0,38 m/s, 0,43 m/s, 0,50 m/s ja 0,55 m/s (Taulukko 2).

Talvella kokeita tehtiin yhteensä 63, joista 31 jokiravuilla ja 32 täpläravuilla sekä kesällä yhteensä 80, joista 38 jokiravuilla ja 42 täpläravuilla. Toistojen määrä vaihteli eri virrannopeuksien mukaan, siten että raja-arvon lähestyessä toistoja lisättiin (Taulukko 2). Kukin yksilö oli virtausnopeuskokeessa ainoastaan kerran, riippumatta virrannopeudesta. Samat yksilöt, joita käytettiin tässä kokeessa, eivät myöskään olleet jäljempänä kuvatussa yökokeessa.

Taulukko 2. Virtausnopeuskokeessa tehtyjen toistojen määrä lajeittain talvella ja kesällä.

		Virtausnopeus m/s							
		0,00	0,32	0,35	0,38	0,43	0,50	0,55	Yht.
Talvi	Jokirapu	9	6	8	5	0	3	0	31
	Täplärapu	9	2	4	5	6	6	0	32
Kesä	Jokirapu	15	0	5	6	10	2	0	38
	Täplärapu	15	0	3	3	6	10	5	42

2.2.4. Yökoe

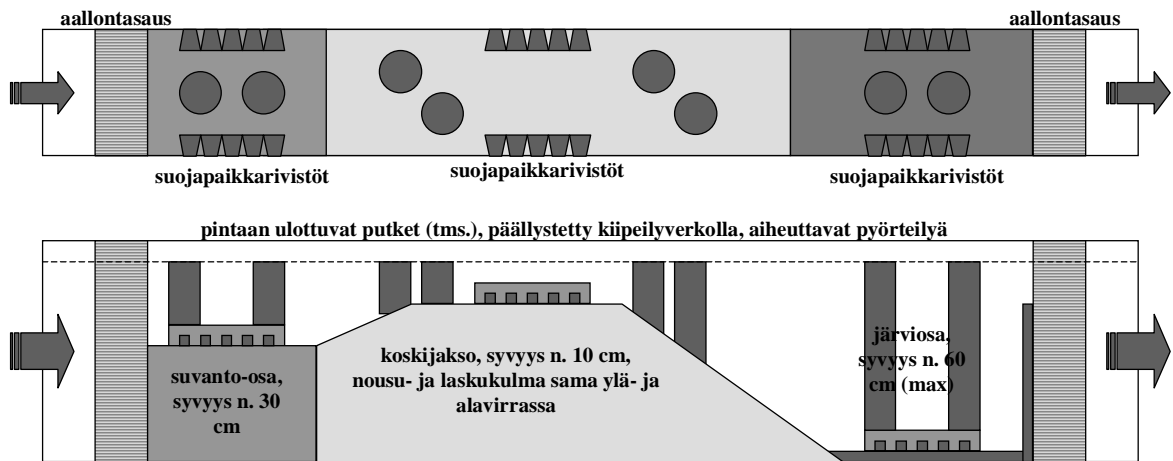
Pääasiallisten kokeiden ohessa tehtiin yökokeita, koska haluttiin tutkia luonnollisen vuorokausirytmien vaikutusta joki- ja täpläravun liikkumiseen sekä lajien välisiä eroja liikkumisaktiivisuudessa. Tässä kokeessa joki- tai täplärapu laitettiin haavin avulla virtausnopeuskokeissa käytettyyn uomaan (Kuva 1), alavirran puolelle kello 17:00 ja sen liikkeitä seurattiin PIT-tekniikan avulla seuraavaan aamuun kello 8:00 saakka. Liikkumisaktiivisuutta mitattiin läpimenojen ja antennien ylitysten määrillä. Molemmat lajit testattiin kahdella eri virrannopeudella, 0,35 m/s ja 0,50 m/s. Koe toistettiin molemmilla lajeilla kolme kertaa kutakin virtausnopeutta kohti sekä kesällä että talvella.

2.2.5. Olosuhdeuomakoe

Olosuhdeuomakokeen tarkoitus oli selvittää joki- ja täplärapujen hakeutumista erilaisiin virtaus- ja syvyysolosuhteisiin sekä siinä ilmeneviä lajien välisiä eroja. Koetta varten sisustettiin metallirunkoon rakennetuilla filmivanerilevyillä kaksi Konneveden tutkimusaseman virtavesiuomaa, jotka olivat sisämitoiltaan 574 cm pitkiä, 46,5 cm leveitä ja 70 cm korkeita (Kuva 2). Kummassakin uomassa oli kolme eri olosuhdevaihtoehtoa, joilla pyrittiin matkimaan suvantoa, koskea ja järveä. Osiot erosivat toisistaan veden virtausnopeuden ja syvyyden suhteen. Suvanto-osuudessa veden syvyys oli noin 30 cm ja virtausnopeus noin 0,05 m/s. Järviosuudessa virtausnopeus oli vastaava kuin suvannossa, noin 0,05 m/s, mutta veden syvyys oli noin 60 cm. Suvanto-osuuden ja järviosuuden väliin sijoittui koskiosuus, jossa veden virtausnopeus oli selvästi korkeampi, noin 0,24 m/s.

Koskiosuudessa veden syvyys oli noin 10 cm. Veden virtausnopeus mitattiin aina uutta koetta valmisteltaessa ennen rapujen altaaseen laittamista jokaisen olosuhdeosuuden keskikohdasta, aivan pohjan tuntumasta (Taulukko 3).

Uomat rakennettiin siten että ne olivat toistensa peilikuvia veden virtaussuunnan suhteen. Uomassa numero kaksi (Kuva 2) oli virtaussuuntana suvannosta kosken kautta järveen ja uomassa kolme järvestä kosken kautta suvantoon. Tällä pyrittiin eliminoimaan veden virtaussuunnan mahdollinen vaikutus eri olosuhdeosuuksiin hakeutumisessa.



Kuva 2. Olosuhdekokeen virtavesiuoma numero kaksi ylhäältä ja sivulta kuvattuna. Veden virtaussuunta nuolten mukainen. Kuva: Markku Pursiainen

Taulukko 3. Veden virtausnopeuden (m/s) keskiarvo (K_a) ja keskihajonta (SD) olosuhdeuomien eri osuuksissa.

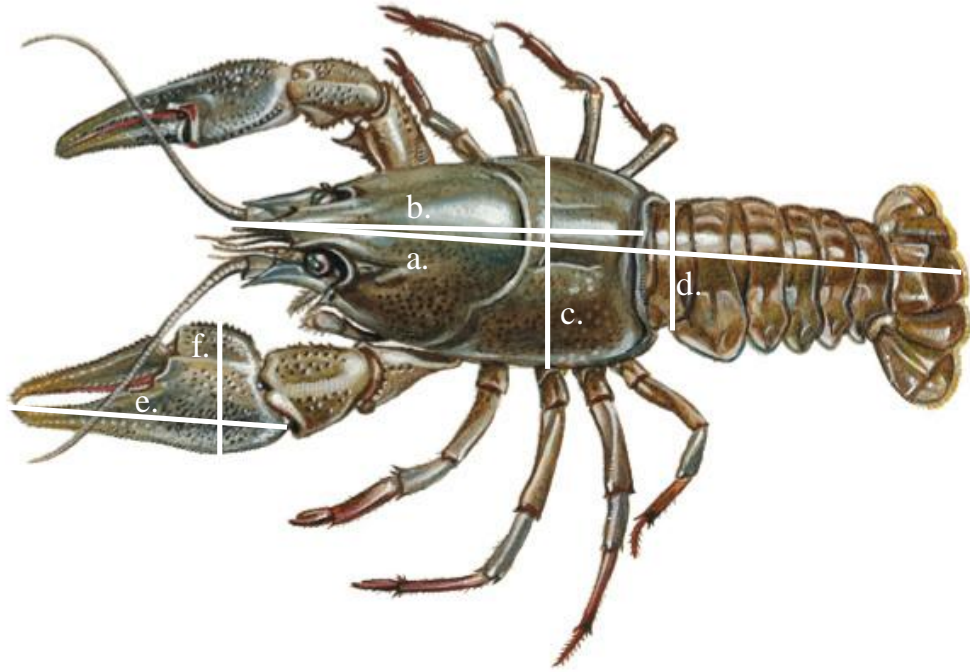
Uoma	Vuodenaika	Olosuhdeosuus	K_a	SD
Uoma 2	Talvi	Suvanto	0,06	0,00
		Koski	0,23	0,02
		Järvi	0,05	0,02
	Kesä	Suvanto	0,03	0,01
		Koski	0,24	0,02
		Järvi	0,05	0,02
Uoma 3	Talvi	Suvanto	0,08	0,01
		Koski	0,25	0,02
		Järvi	0,06	0,01
	Kesä	Suvanto	0,04	0,03
		Koski	0,26	0,03
		Järvi	0,05	0,02

Kokeessa yhteen uomaan laitettiin aina 15 samanlajista, satunnaisesti arvottua rapua, kuhunkin koeosastoon viisi. Jokaiseen koeosastoon laitettiin vähintään 15 suojakoloa, joten kaikki ravut pystyivät halutessaan olemaan samassa osastossa ja valitsemaan ilman erityistä kilpailua oman suojakolonsa. Koe aloitettiin kaksi ja puoli vuorokautta kestäväällä sopeutusjaksolla, jolloin yksilöt saivat totuttautua altaaseen. Sopeutusjakson jälkeen aloitettiin varsinainen seuranta, jossa neljän vuorokauden ajan PIT-merkittyjen rapujen sijaintia seurattiin käsianturilla aamuin illoin. Viidentenä päivänä aamuseurannan jälkeen koeyksilöt poistettiin altaasta ja allas valmisteltiin seuraavaa koetta varten. Aamuseuranta toteutettiin aina kello 8:n ja 9:n välillä sekä iltaseuranta klo 19:sta ja 20:n välillä. Seurannassa käytetty käsianturi muodostui 100 cm pitkstä muovivarresta, jonka toisessa päässä oli rengasantenni, halkaisijaltaan 80 mm. Antenni oli 220 cm pitkän kaapelin avulla yhdistetty lukulaitteeseen, joka sai virtansa akusta. Tallentimena käytettiin pientä kannettavaa dataloggeria. Laitteet oli kasattu selkään laitettavaksi repuksi siten, että niiden liikuttelu seurannan aikana oli mahdollista.

Seurannassa jokainen joki- ja täplärapuyksilö pyrittiin tunnistamaan PIT-merkin avulla ja kirjattiin ylös sen sijainti uomassa osion tarkkuudella. Jokaisen yksilön kohdalta kirjattiin myös ylös oliko se suojakolossa vai ei. Koe toistettiin neljänä seitsemän vuorokauden sarjana molemmilla lajeilla sekä kesällä että talvella, siten että kummassakin uomassa oli aina vuorotellen sekä jokirapuja että täplärapuja.

2.2.6. Morfologiavertailu

Helmikuun tutkimusten yhteydessä kaikki kokeeseen varatut joki- ja täpläravut mitattiin. Mittauksen tarkoituksena oli tarkastella mahdollisia lajien välisiä morfologisia eroja, jotka voisivat selittää lajien erilaista kykyä vastustaa virtausta. Mittauslinjat valittiin aiemmissa tutkimuksissa käytettyjä mittauslinjoja soveltaen (Streissl & Hödl 2002, Maguire ym. 2006). Kaikki yksilöt punnittiin 0,1 gramman tarkkuudella. Rapujen kokonaispituus (a) mitattiin otsapiikin kärjestä pyrstön kärveen millimetrin tarkkuudella (Kuva 3). Lisäksi jokaiselta yksilöltä mitattiin työntömitalla seitsemän eri morfologista mittaa, vastaavasti millimetrin tarkkuudella. Yksilön selkakilvestä mitattiin sen pituus (b), leveys (c) leveimmältä kohdalta ja korkeus korkeimmalta kohdalta (mittauslinjaa ei merkitty Kuva 3:een). Yksilön pyrstön leveys (d) mitattiin pyrstön tyvestä. Lisäksi mitattiin saksen pituus (e) tyvestä kärkeen, leveys (f) leveimmältä kohdalta ja korkeus korkeimmalta kohdalta (mittauslinjaa ei merkitty Kuva 3:een). Jokaiselta yksilöltä mitattiin aina vasen saksi. Vasemman saksen puuttuessa tai ollessa regeneroitunut mitattiin oikea saksi. Mikäli havaittiin molempien saksien olleen selkeästi regeneroituneet, jätettiin kyseinen yksilö mittauksen ulkopuolelle. Jokirapuja mitattiin yhteensä 102 yksilöä, joista 49 oli naaraita ja 53 koiraita. Täplärapuja mitattiin 110 yksilöä, jotka olivat kaikki koiraita.



Kuva 3. Rapujen mittauslinjat morfologiavertailussa. Kuvassa oleva aakkostus viittaa tekstiin. Kuvassa näkyvien mittojen lisäksi mitattiin yksilön paino, selkakilven korkeus, sekä saksen korkeus Kuva: www.svensfisk.se

2.3. Tilastolliset menetelmät

Aineisto analysoitiin SPSS-ohjelman versiolla 12.0. Virtausnopeuskokeissa lajien välistä eroa läpimenoosenteissa testattiin parittaisella t-testillä. Havaintojen pienestä määrästä johtuen kesän ja talven läpimenoosenteja ei testattu erikseen.

Läpimenoajan osalta virtausnopeuskokeet analysoitiin ilman kontrollina käytettyä nollavirtausta kovarianssianalyysillä, käyttäen ravun läpimenoon kulunutta aikaa riippuvana muuttujana, rapulajia ja vuodenaikaa kiinteinä faktoreina ja yksilön kokoa kuvaavaa pääkomponenttia kovariaattina. Pääkomponentti muodostettiin yksilön painosta, pituudesta ja selkakilven pituudesta kaikille kokeissa olleille yksilöille, erikseen kesälle ja talvelle. Kovarianssianalyysiin sisällytettiin vain kokeessa läpimenneet yksilöt. Kovarianssianalyysissä ei-merkitseviä yhdysvaikutuksia tiputettiin yksitellen pois mallista siten, että jäljelle jäivät lopulta vain merkitsevät yhdysvaikutukset tai jos niitä ei ollut, kaikki päävaikutukset. Mikäli yhdysvaikutus faktorin ja kovariaatin välillä on merkitsevä, tulee kovariaatti standardoida siten, että keskiarvoksi tulee nolla ja keskihajonnaksi yksi (Hendrix ym. 1982). Tässä kovariaattina käytetty yksilön koko on kuitenkin pääkomponentin ominaisuudessaan valmiiksi standardoitu, minkä vuoksi standardointia ei enää erikseen tarvittu. Kontrolli analysoitiin vastaavasti kuten virtausnopeuskoe, mutta läpimenoaikamuuttujalle tehtiin neliöjuurimuunnos varianssien homogenisoimiseksi.

Yökoe analysoitiin χ^2 -testillä siten, että verrattiin läpimenneiden yksilöiden osuutta eri vuorokaudenaikoina. Samaan analyysiin otettiin sekä molemmat rapulajit että molempina vuodenaikoina tehdyt kokeet, sillä muutoin havaintojen määrä olisi jäänyt hyvin pieneksi.

Joki- ja täplärapujen jakaantuminen olosuhdeuoman eri osioissa analysoitiin χ^2 -testillä. Analysoinnista jätettiin koskiosuus kokonaan pois, koska siitä oli ainoastaan yksi havainto koko kokeen aikana.

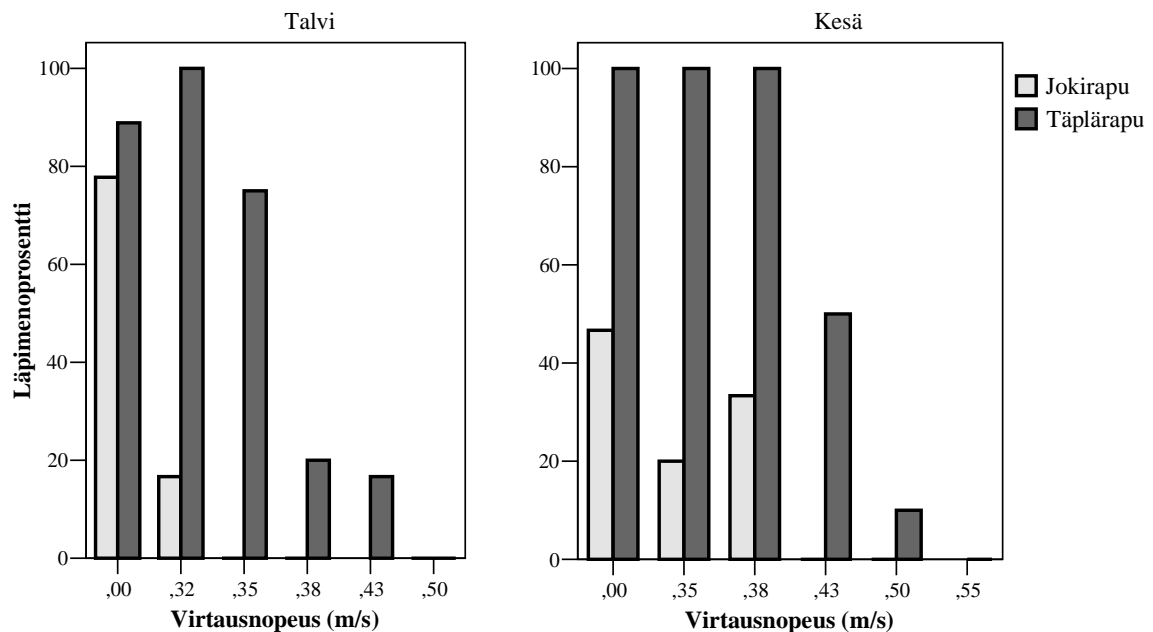
Jokiravun ja täpläravun välisiä morfologisia eroja analysoitiin pääkomponenttianalyysillä ja kovarianssianalyysillä. Pääkomponenttianalyysissä muodostettiin kaksi pääkomponenttia, PC1 ja PC2, joista toinen kuvasi yksilön kokoa (PC1) ja toinen yksilön saksen kokoa (PC2). Kovarianssianalyysillä tutkittiin sekä sukupuolten välistä eroa jokiravuilla että lajien välistä eroa. Lajien väliseen vertailuun otettiin mukaan ainoastaan koiraat, sillä jokiravuilla havaittiin selkäkilven pituuden vaikuttavan saksen mittoihin eri lailla eri sukupuolilla (ks. tulokset). Lajien välisessä vertailussa riippuvana muuttujana käytettiin saksen kokoa (PC2), kiinteänä faktorina rapulajia ja kovariaattina yksilön kokoa (PC1).

3. TULOKSET

3.1. Virtausnopeuskoe

Kokeen alkaessa useimmat yksilöt suuntasivat vastavirtaan kohti kapeikon suuta, mutta jotkut ravuista hakeutuivat suoraan suojakoloihin. Mikäli kapeikon ylitys ei heti onnistunut, saattoi kokeessa oleva rapu yrittää sitä useamman kerran. Ne yksilöt, jotka hakeutuivat kokeen alkaessa suojaan, pysyivät siellä yleensä koko tunnin mittaisen seurannan ajan. Seurannan loppuun mennessä rapu oli usein asettunut joko uoman alku- tai loppupäähän.

Talvella alhaisin virtausnopeus, josta kapeikon ylitystä ei enää tapahtunut oli jokiravulle 0,35 m/s ja täpläravulle 0,50 m/s. Kesällä vastaavasti jokiravulle alhaisin virtausnopeus oli 0,43 m/s ja täpläravulle 0,55 m/s. Kaikki virtausnopeudet huomioiden täpläravulla oli korkeampi läpimenoprosentti kuin jokiravulla (Parittainen t-testi: $t=-4,450$, $df=9$, $p=0,002$) (Kuva 4).



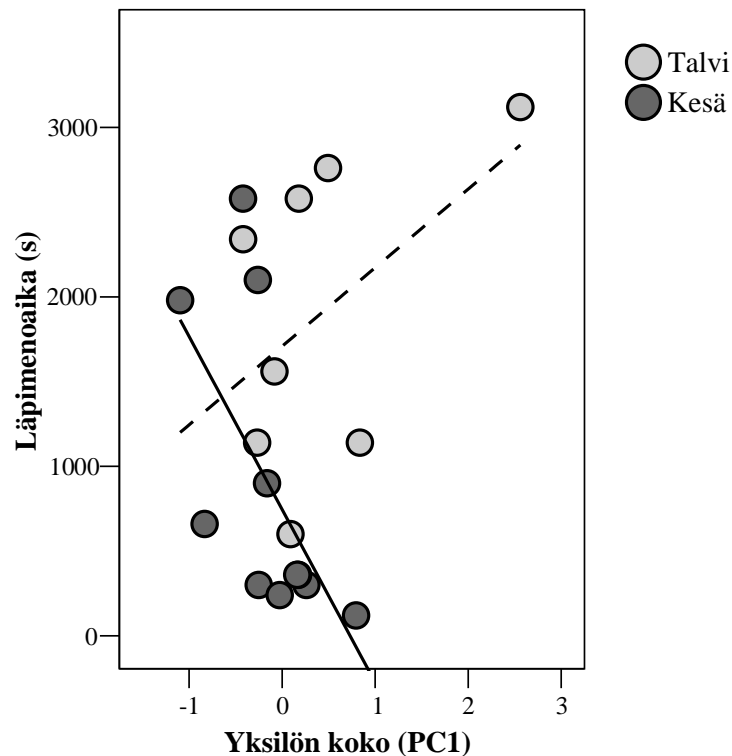
Kuva 4. Jokiravun ja täpläravun läpimenoprosentit eri virtausnopeuksista talvella ja kesällä.

Virtausnopeuskokeen läpimenoajan osalta analyysiin otettiin mukaan ainoastaan kapeikosta läpimenneet yksilöt. Yksilön koko vaikutti virtausnopeuskokeen läpimenoaikaan erilalla kesällä kuin talvella, eli yksilön koon ja vuodenajan välillä oli merkitsevä yhdysvaikutus (Taulukko 4). Talvella yksilön koon ja läpimenoajan välillä ei havaittu merkitsevää korrelaatiota (Pearsonin korrelaatio: $r=0,482$, $N=8$, $p=0,225$), mutta kesällä läpimenoaika ja yksilön koko korreloivat negatiivisesti (Pearsonin korrelaatio: $r=-0,603$, $N=11$, $p=0,050$); mitä suurempi yksilö, sitä lyhyempi läpimenoaika (Kuva 5). Talvella läpimenoaika oli pidempi kuin kesällä, mutta lajien välistä eroa läpimenoajassa ei havaittu (Taulukko 4, Kuva 6a). Yksilön koko ei eronnut läpimenneiden ja ei-läpimenneiden yksilöiden välillä talvella (t-testi: $t=-1,333$, $df=43$, $p=0,190$) eikä kesällä ($t=0,809$, $df=36,833$, $p=0,424$).

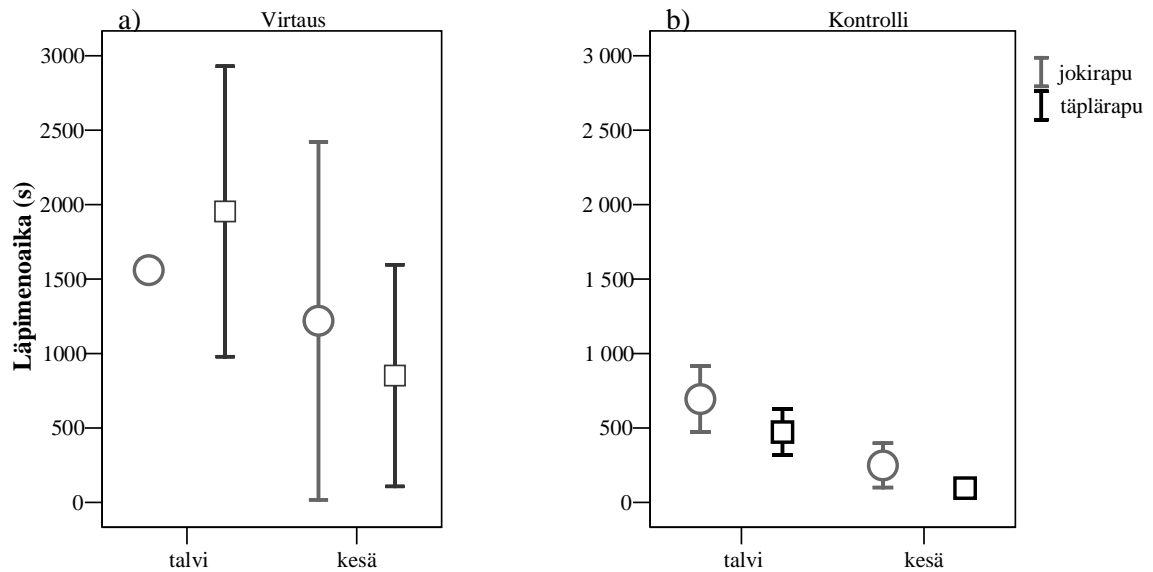
Taulukko 4. Kovarianssianalyysi läpimenoaikaan vaikuttavista tekijöistä virtausnopeuskokeessa.

Vaihtelun lähde	SS	df	MS	F	p
Vuodenaika	3678261,458	1	3678261,458	5,527	0,034
Laji	144874,078	1	144874,078	0,218	0,648
Koko (PC1)	469361,850	1	469361,850	0,705	0,415
Vuodenaika * Koko (PC1)	4127215,906	1	4127215,906	6,202	0,026
Virhe	9316412,693	14	665458,050		

Selitysaste $R^2=0,492$



Kuva 5. Yksilön koko suhteessa läpimenoaikaan. Kuvassa yhtenäisellä viivalla merkittynä kesän havaintojen regressiosuora sekä katkoviivoilla merkittynä talven havaintojen regressiosuora.



Kuva 6. Läpimenoajan keskiarvo ja keskihajonta a) virtausnopeuskokeessa ja b) kontrollikokeessa.

Nollavirtauksella tehdyssä kontrollikokeessa läpimenoaika oli jokiravulla pidempi kuin täpläravulla samoin kuin talvella pidempi kuin kesällä (Taulukko 5, Kuva 6b). Yksilön koko ei kuitenkaan vaikuttanut läpimenoaikaan (Taulukko 5). Yhdysvaikutuksia näiden välillä ei havaittu.

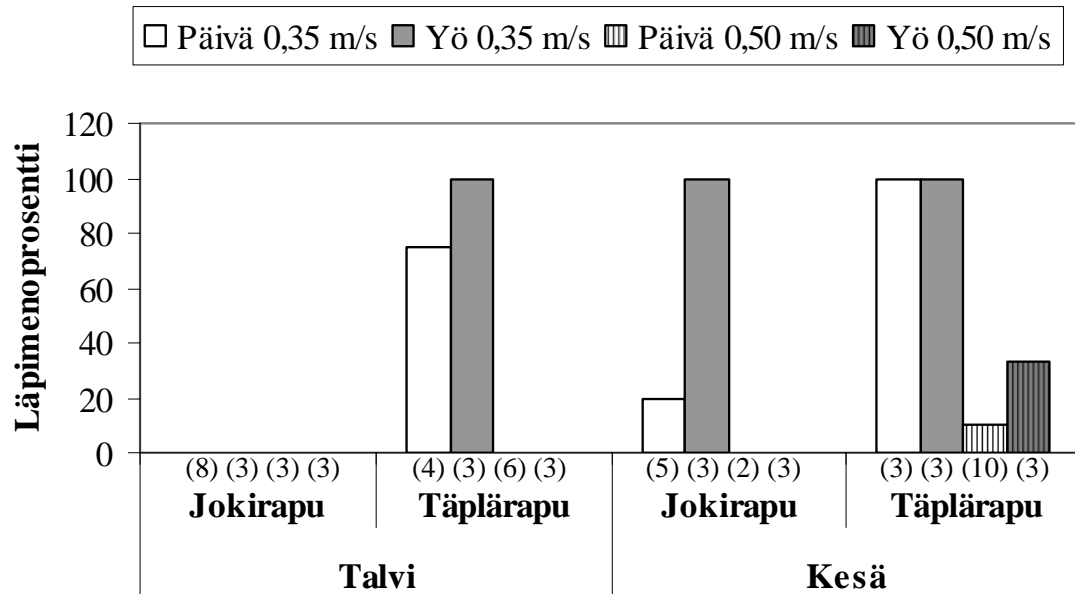
Taulukko 5. Kovarianssianalyysi kontrollikokeen läpimenoajalle.

Vaihtelun lähde	SS	df	MS	F	P
Vuodenaika	1129,078	1	1129,078	103,832	<0,001
Laji	222,625	1	222,625	20,473	<0,001
Koko (PC1)	0,031	1	0,031	0,003	0,957
Virhe	358,843	33	10,874		

Selitysaste $R^2=0,811$

3.2. Yökoe

Yökokeita verrattiin vastaavissa virtausnopeuksissa päivällä tehtyihin kokeisiin. Kaikista päivällä tehdyistä kokeista läpimenneiden osuus oli 19,5 % ja vastaavasti kaikista yöllä tehdyistä kokeista läpimenneiden osuus oli 41,6 %. Läpimenneiden osuus oli lähes merkittävästi suurempi yöllä kuin päivällä (χ^2 -testi: $\chi^2=3,711$, $df=1$, $p=0,054$) (Kuva 7). Kaikista läpimenneistä ravuista päivällä läpimenneiden osuus oli 44,4 % ja yöllä läpimenneiden osuus 55,6 %. Jokiravuilla yöllä tehdyissä kokeissa läpimenoja oli 25,0 %, kun täpläravulla vastaava osuus oli 58,3 %.

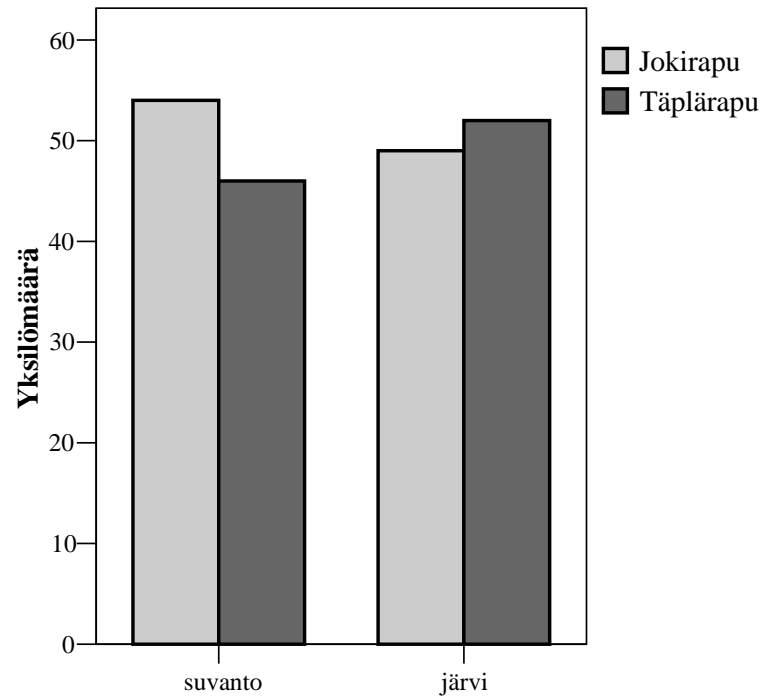


Kuva 7. Läpimeno prosentit eri vuorokaudenaikoina. Pylväiden alla sulkeissa on tehtyjen toistojen määrä.

3.3. Olosuhdeuomakoe

Olosuhdeuomakokeessa verrattiin joki- ja täplärapujen jakautumista suvanto- ja järviosion välillä, sillä koskiosuudelle ei asettunut kuin yksi jokirapu. Suvanto- ja järviosuuden virtausnopeudet eivät eronneet toisistaan (t-testi: $t=-0,296$, $df=31,696$, $p=0,769$), joten niiden välinen ero oli veden syvyydessä. Joki- ja täplärapujen jakaantuminen olosuhdeuoman suvanto- ja järviosuuksien välillä ei lajien välillä eronnut talvella (χ^2 -testi, $\chi^2=0,222$, $df=1$, $p=0,637$) eikä kesällä ($\chi^2=0,623$, $df=1$, $p=0,430$) (Kuva 8). Kun kumpaakin lajia tarkasteltiin erikseen, jokiravuilla ei ollut eroa suvantoon tai järveen mieltymisessä talvella ($\chi^2=2,746$, $df=1$, $p=0,098$) eikä kesällä ($\chi^2=0,727$, $df=1$, $p=0,394$). Täplärapuilla ei havaittu myöskään eroa talvella ($\chi^2=0,533$, $df=1$, $p=0,465$), mutta kesällä ne suosivat järviosiota ($\chi^2=5,263$, $df=1$, $p=0,022$).

Rapujen havaittiin suosivan eri osiota virtaussuunniltaan eri uomissa ($\chi^2=12,975$, $df=1$, $p<0,001$) siten, että uomassa kaksi (virtaussuunta: suvanto-koski-järvi) 62,0 % yksilöistä hakeutui järviosioon, kun taas uomassa kolme (virtaussuunta: järvi-koski-suvanto) 63,3 % yksilöistä hakeutui suvanto-osioon. Nämä osiot olivat uomissaan alavirran puolella. Tarkemmin testattaessa virran suunta vaikutti jokirapujen jakautumiseen uomassa talvella ($\chi^2=31,867$, $df=1$, $p<0,0001$) mutta ei kesällä ($\chi^2=2,381$, $df=1$, $p=0,123$). Täplärapujen jakautumiseen eri osioiden suhteen virran suunta ei vaikuttanut talvella ($\chi^2=1,071$, $df=1$, $p=0,301$) eikä kesällä ($\chi^2=1,305$, $df=1$, $p=0,253$).



Kuva 8. Jokirapujen ja täpläräpujen jakautuminen suvanto- ja järviosuuden välillä.

3.4. Morfologiavertailu

Morfologiavertailua varten mitattiin 49 jokirapunaarasta, 53 jokirapukoirasta sekä 110 täpläräpukoirasta. Jokaiselta yksilöltä mitattiin paino, kokonaispituus, pyrstön leveys, saksen pituus, leveys ja korkeus sekä selkakilven pituus, leveys ja korkeus, kaikki gramman tai millimetrin tarkkuudella (Taulukko 6).

Taulukko 6. Jokirapunaarailta- ja koirailta sekä täplärapukoirailta mitatut morfologiset mitat, niiden otoskoot (N), keskiarvot (Ka) ja keskihajonnat (SD).

	Jokirapu ♀			Jokirapu ♂			Täplärapu ♂		
	N	Ka	SD	N	Ka	SD	N	Ka	SD
Paino (g)	49	27,5	6,4	53	34,3	7,9	110	32,8	4,9
Kokonaispituus (mm)	49	94,7	6,6	53	98,6	6,2	110	93,4	4,0
Pyrstön leveys (mm)	49	17,9	1,6	53	18,7	1,6	110	17,5	1,3
Saksen korkeus (mm)	49	7,6	0,9	53	9,7	1,4	110	10,7	1,4
Saksen leveys (mm)	49	14,3	1,7	53	17,5	2,3	110	19,2	2,3
Saksen pituus (mm)	49	33,8	3,8	53	42,7	5,7	110	43,4	3,8
Sk korkeus (mm)	49	20,4	1,9	53	21,5	1,7	110	20,2	1,2
Sk leveys (mm)	49	24,1	2,2	53	26,5	2,3	110	23,6	1,3
Sk pituus (mm)	49	47,9	3,8	53	51,3	3,4	110	46,5	2,0

Lajien väliseen morfologiavertailuun otettiin mukaan jokiravuista ainoastaan koiraat, sillä saksen leveys, korkeus ja pituus erosivat sukupuolten välillä (Taulukko 7). Kovarianssianalyyssissä havaittiin sukupuolen ja selkakilven pituuden yhdysvaikutus kaikkiin saksen kokoa kuvaaviin mittoihin jokiravulla (Taulukko 7) eli koirailta saksen mitat suhteessa selkakilven pituuteen ovat suuremmat kuin naarailta. Tässä kovariaattina käytetty selkakilven pituus standardoitiin, sillä yhdysvaikutus kovariaatin ja faktorin välillä oli merkitsevä. Saksen mittoja käytettiin, koska jokiravulle ei muodostunut saksen kokoa kuvaavaa pääkomponenttia. Saksen pituuden osalta varianssien yhtäsuuruusoletus rikkoutui (Levenen testi $F=9,611$, $df=1$, $p=0,003$), mutta tulokset saksen leveydestä ja korkeudesta tukevat havaintoa (Taulukko 7).

Taulukko 7. Kovarianssianalyysi jokiravun sukupuolen ja selkäkilven pituuden (Sk pituus) vaikutuksesta saksen leveyteen, korkeuteen ja pituuteen.

Riippuva muuttuja	Vaihtelun lähde	SS	df	MS	F	p
Saksen leveys ¹	Sukupuoli	50,556	1	50,556	45,112	<0,001
	Sk pituus	299,212	1	299,212	266,994	<0,001
	Sukupuoli × Sk pituus	11,942	1	11,942	10,656	0,002
	Virhe	109,825	98	1,121		
Saksen korkeus ²	Sukupuoli	31,049	1	31,049	56,160	<0,001
	Sk pituus	90,307	1	90,307	163,343	<0,001
	Sukupuoli × Sk pituus	8,906	1	8,906	16,109	<0,001
	Virhe	54,180854	98	0,5528659		
Saksen pituus ³	Sukupuoli	526,536	1	526,536	91,809	<0,001
	Sk pituus	1726,974	1	1726,974	301,122	<0,001
	Sukupuoli × Sk pituus	106,292	1	106,292	18,534	<0,001
	Virhe	562,043	98	5,735		

1. Selitysaste $R^2=0,837$

2. Selitysaste $R^2=0,794$

3. Selitysaste $R^2=0,871$

Joki- ja täplärapujen morfologiaa verrattiin pääkomponenttianalyysillä, jossa muodostettiin kaksi pääkomponenttia, PC1 ja PC2 (Taulukko 8). Pääkomponentti PC1 muodostui yksilön pituudesta, pyrstön leveydestä sekä selkäkilven pituudesta, korkeudesta ja leveydestä kuvaamaan yksilön kokoa. Pääkomponentti PC2 muodostui saksen leveydestä, pituudesta ja korkeudesta kuvaamaan yksilön saksen kokoa. Yksilön painoa ei huomioitu pääkomponenttianalyysissä, koska rapujen vesipitoisuus mittausten aikana vaihteli.

Taulukko 8. Morfologiavertailun pääkomponenttimatriisit sekä pääkomponenttien ominaisarvot ja selityssasteet.

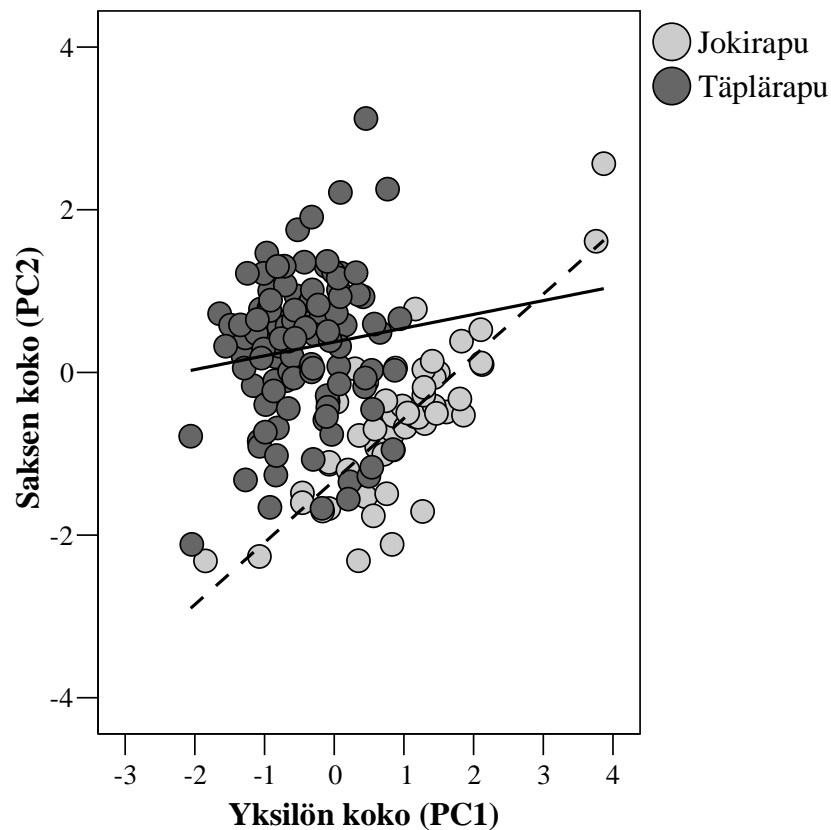
	Rotatoimaton pääkomponentti		Rotatoitu pääkomponentti	
	PC1	PC2	PC1	PC2
Pituus	0,926	-0,267	0,940	0,214
Sk pituus	0,865	-0,357	0,930	0,106
Sk korkeus	0,862	-0,239	0,871	0,207
Sk leveys	0,877	-0,357	0,941	0,112
Pyrstö	0,820	-0,208	0,818	0,214
Saksi leveys	0,564	0,784	0,115	0,959
Saksi pituus	0,788	0,476	0,459	0,798
Saksi korkeus	0,536	0,799	0,083	0,959
Ominaisarvo	5,018	1,908	4,291	2,635
Selityssaste %	62,725	23,847	53,623	32,940
Kumulatiivinen selityssaste %	62,725	86,571	53,623	86,571

Lajin ja yksilön koon (PC1) välillä on yhdysvaikutus yksilön saksen kokoon (PC2) (Taulukko 9). Täpläravuilla sakset ovat suuremmat yksilön kokoon nähden kuin jokiravuilla (Taulukko 9, Kuva 9). Ero korostuu pienikokoisilla yksilöillä, mutta yksilöiden kasvaessa se näyttäisi tasaantuvan. Täpläravuilla saksen koko on ylipäättänsä suurempi kuin jokiravulla (Taulukko 9). Ongelmana on kuitenkin jokirapujen pienempi havaintomäärä sekä suurempi vaihtelu yksilöiden välillä, mistä johtuen varianssien yhtäsuuruusoletus rikkoutuu (Levenen testi: $F=13,500$, $df=1$, $p<0,001$).

Taulukko 9. Kovarianssianalyysi jokiravun ja täpläravun saksen koosta ja siihen vaikuttavista tekijöistä.

Riippuva muuttuja	Vaihtelun lähde	SS	df	MS	F	p
Saksen koko	Laji	57,889	1	57,889	90,208	<0,001
	Yksilön koko (PC1)	20,392	1	20,392	31,777	<0,001
	Laji × Yksilön koko (PC1)	8,258	1	8,258	12,868	<0,001
	Virhe	102,036	159	0,642		

Selityssaste $R^2=0,370$



Kuva 9. Saksen koko suhteessa yksilön kokoon. Kuvassa yhtenäisellä viivalla kuvattuna täplärapuhavaintojen regressiosuora sekä katkoviivoilla kuvattuna jokirapuhavaintojen regressiosuora.

4. TULOSTEN TARKASTELU

Täpläravulla havaittiin enemmän läpimenoja ja korkeammista virtausnopeuksista kuin jokiravulla. Alhaisin virtausnopeus, josta kapeikon ylitystä ei enää tapahtunut oli täpläravulle 0,50 m/s talvella ja 0,55 m/s kesällä. Jokiravulle vastaavat luvut olivat 0,35 m/s talvella ja 0,43 m/s kesällä. Nollavirtauksella tehdyssä kontrollikokeessa havaittiin täpläravun läpimenoajan olevan lyhyempi kuin jokiravulla, minkä mukaan täplärapu siis liikkuu nopeammin kuin jokirapu. Näiden tulosten nojalla voitaisiin olettaa täpläravun vastustavan veden virtausta tehokkaammin kuin jokiravun. Aiemmassa tutkimuksessa on osoitettu jokiravun liikkuvan nopeammin kuin täpläravun (Lozán 2000). Samassa tutkimuksessa havaittiin kuitenkin täpläravun olevan aktiivinen myös päiväsaikaan, kun taas jokiravulla aktiivisuus keskittyi lähinnä yöaikaan. Tämä saattaa osaltaan selittää täpläravun parempaa virranvastustuskykyä tässä kokeessa, sillä kokeet toteutettiin pääasiallisesti päiväsaikaan. Vuorokaudenaikojen välisessä vertailussa läpimenojen osuuden havaittiin olevan lähes tilastollisesti merkitsevästi ($p=0,054$) suurempi yöllä kuin päivällä, mikä tukee aiempia tuloksia rapujen hämääaktiivisuudesta (Bojsen ym. 1998, Lozán 2000). Yöllä tehdyissä kokeissa ei pystytty tilastollisesti testaamaan lajien välistä eroa havaintojen pienen määrän vuoksi, mutta täplärapu vaikuttaisi olevan vahvempi

liikkumaan vastavirtaan myös yöllä. Kaiken kaikkiaan vaikuttaa siis siltä, että täpläräpu pystyy liikkumaan tehokkaasti virtausta vastaan, mikä tulee huomioida istutuksia tehtäessä.

Nollavirtauksella tehdyssä kontrollikokeessa läpimenoaika oli molemmilla lajeilla kesällä lyhyempi kuin talvella eli yksilöt liikkuvat lämpimämmässä vedessä nopeammin. Tulos tukee aiempaa tutkimusta, jossa todettiin aktiivisuuden lisääntyvän lämpötilan noustessa (Lozán 2000). On siis selvää, että lämpötilan noustessa joki- ja täpläräpujen liikkumisnopeus kasvaa, samoin kuin yleinen aktiivisuus. Talvella veden lämpötilan ollessa noin +2 °C ravut edelleen liikkuvat, mikä myös vahvistaa aiempia havaintoja rapujen aktiivisuudesta matalissakin lämpötiloissa (Lozán 2000).

Olosuhdeuomakokeessa molemmat lajit hakeutuivat sekä suvanto- että järviosuuteen, mutta kumpikaan laji ei viihtynyt koskiosuudessa. Joki- ja täpläräpujen jakautumisessa olosuhdeuoman järvi- ja suvanto-osuuden välillä ei ollut eroa. Lajikohtaisessa vertailussa jokiravun ei huomattu suosivan erityisesti järvi- tai suvanto-osiota. Täplärävun havaittiin kesällä suosivan järviosioon, mutta talvella vastaavaa mieltymystä ei voitu osoittaa. Näin ollen suurta lajien välistä eroa erilaisiin virtaus- ja syvyysolosuhteisiin hakeutumisessa ei havaittu, vaikkakin täplärävun mieltymistä syvempään osioon oli kesällä nähtävissä. Aiempien tutkimusten (Westman 1985, Rajala 2006) nojalla tiedettiin täplärävun viihtyvän syvemmässä vedessä kuin jokiravun, joten oletettiin eron lajien välillä olevan selkeämpi, kuin nyt saaduissa tuloksissa. Toisaalta myöskään Söderbäck (1995) ei havainnut luonnossa lajien välistä eroa veden syvyyden suhteen.

Veden virtausnopeudessa osioiden välillä ei ollut eroa. Talvella havaittiin kuitenkin jokiräpujen hakeutuvan uomassa alavirran puolelle. Kokeen aikana ravut kuitenkin liikkivat uoman eri osioiden välillä, joten virtauksen voimakkuus tuskin on ollut ylävirtaan liikkumisen esteenä. Kokeen aikana kumpikaan laji ei aktiivisesti hakeutunut olosuhdeuoman koskiosuuteen, toisin kuin oletettiin jokirävun tekevän. Luonnossa sekä joki- että täpläräpuut viihtyvät selvästi syvemmässä vedessä kuin kokeen koskiosuuden veden syvyys, mikä selittänee tulosta. Lisäksi koejärjestelyiden heikkoutena saattoivat olla olosuhdeosioiden väliset liian pienet syvyyserot, sillä luonnollisessa ympäristössä lajien väliset syvyyserot ovat suuremmat (Westman 1985). Yhtenä ongelmakohtana oli mahdollisesti myös seuranta-ajan lyhyt kesto. Jatkossa seuranta-aikaa pidentämällä ja uoman rakennetta muokkaamalla voitaisiin mahdollisesti saada paremmin selville eri olosuhteisiin hakeutumisen suuntausta ja lajien välisiä käyttäytymiseroja olinpaikan valinnassa.

Lajien välinen morfologiavertailu tehtiin, koska pyrittiin selvittämään onko lajien välillä rakenteellista eroa, joka voisi selittää niiden erilaisen sopeutumisen virtaaviin vesiin. Morfologiavertailussa havaittiin, että täpläräpukeirilla on suuremmat saksen yksilön kokoon nähden kuin jokiräpukeirilla. Vaikuttaa siltä, että pienemmillä rävillä ero korostuu, kun taas suurempikokoisilla rävillä se tasoittuu. Havaittiin myös jokiräpukeirilla saksen koon olevan suurempi suhteessa yksilön kokoon kuin naarilla. Jokiräpukeiraiden tiedetään olevan suhteessa suurempikokoisia kuin naaraiden, mutta saksen koosta suhteessa yksilön kokoon ei tietoa (Maguire ym. 2006). Vastaava sukupuolten välinen ero saksen koossa on myös *Austropotamobius torrentium*- rävillä (Streissl & Hödl 2002).

Saksen koon vaikutuksesta vastavirtaan liikkumisessa ei ole aiempaa tietoa, mutta yksilön selkakilven pituuden ja liikutun matkan välillä on havaittu positiivinen korrelaatio (Robinson ym. 2000, Light 2003). *Austropotamobius pallipes*- rävillä yhteys löytyi kuitenkin ainoastaan alavirtaan liikuttaessa (Robinson ym. 2000). Koska täpläräpujen liikkuminen vastavirtaan oli tehokkaampaan kuin jokirävillä, herää kysymys voisiko suuremmista saksista olla hyötyä vastavirtaan liikuttaessa. Saako rapu mahdollisesti paremmin tukea alustastaan ja näin liikkuu paremmin virtausta vastaan? Vai onko suuret

sakset omaavilla täplärapuilla kenties myös muut raajat vahvempia ja pystyykö se näin paremmin tukeutumaan alustaansa? Kokeen aikana havaittiin sekä joki- että täplärapujen liikkuvan vastavirtaan sakset edellä, pohjaa vasten painautuneena, mikä saattaa osaltaan tehdä suurisaksisesta ravusta virtaviivaisemmat ja paremmin virtausta vastustavan. Tämän tutkimuksen perusteella saksen koon vaikutuksesta virranvastustuskykyyn ei kuitenkaan voida tehdä päätelmiä kumpaankaan suuntaan, sillä saksen kokoon vaikutusta läpimenoaikaan ei tutkittu. Jatkotutkimukset tämän aiheen osalta ovat tarpeen.

Tutkimuksessa käytetty PIT-tekniikka soveltui hyvin joki- ja täplärapuilla käytettäväksi. Merkkien kiinnittäminen liimaamalla onnistui, mutta liiman riittävään kuivumisaikaan tulee jatkossa kiinnittää huomiota. Virtausnopeusomassa pohjan alle sijoitetut antennit toimivat hyvin, jopa paremmin kuin olosuhdekokeen seurannassa käytetty käsianturi. Käsianturilla tunnistamisen ongelmana oli lähinnä rapujen häiriintyminen anturin läheisyydessä, sillä mikäli rapu ei ollut seurannan tapahtuessa suojakolossa, se saattoi reagoida anturin lähestymiseen kohottamalla saksensa tai pakenemalla. Jatkotutkimuksissa suosittelen pohjan alle piilotettujen antennien käyttöä, mikäli mahdollista. Virtausnopeusomassa jopa useamman kuin kahden antennin käyttö olisi ollut järkevää, sillä havainnot jo ennen kapeikon suuta olisivat kertoneet rapujen yrityksestä lähestyä kapeikkoa.

Tämän tutkimuksen nojalla kriittinen raja-arvo veden virtausnopeudelle on löydettävissä siten, että täpläravut eivät enää pysty liikkumaan virtausta vastaan. Tässä kokeessa tuo raja-arvo oli 0,55 m/s, mutta jatkotutkimuksia tarvitaan tarkan arvon löytämiseksi. Lisäksi tulisi tutkia mahdollisen motivaatiotekijän, esimerkiksi ravinnon, vaikutusta virranvastustuskykyyn ja selvittää muuttuuko raja-arvo, mikäli rapu on motivoituneempi liikkumaan vastavirtaan. Tuo virtausnopeus on tärkeää löytää, jotta paikallisten jokirapukantojen säilyminen voidaan turvata täplärapujen asuttamien järvien läheisyydessä. Suojelun onnistumiseksi myös ihmisten tekemät luvattomat täplärapujen siirrot tulisi estää. Jatkossa mahdollisesti tehtävien täplärapuistutusten keskittäminen järviin lienee taloudellisinta, koska kannat eivät näytä menestyvän joissa. Lähitulevaisuudessa uusia istutuksia tuskin kuitenkaan tarvitaan, sillä täplärapukanta on jo nyt voimakkaassa kasvussa. Tärkeämpää onkin kaikin keinoin rajoittaa täpläravun levittäytymistä täplärapualueen ulkopuolelle, jotta jokirapukantojen säilyminen Suomessa saadaan turvattua.

KIITOKSET

Suurin kiitos kuuluu työni ohjaajille Katja Tynkkyselle ja Markku Pursiaiselle asiantuntemuksesta, kannustuksesta ja kärsivällisyydestä. Iso kiitos kuuluu myös tutkimuksissa ja käytännön töissä avustaneille Leena Kytömaalle, Konneveden tutkimusaseman henkilökunnalle sekä Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitoksen henkilökunnalla. Aineiston analysoinnissa on auttanut Heikki Hämäläinen. Tutkimukseni rahoitukseen ovat osallistuneet Societas pro Fauna et Flora Fennica, Suomen Biologian Seura Vanamo ry, Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitos sekä Jyväskylän Yliopisto.

KIRJALLISUUS

- Allendorf, F.W., Leary R.F., Spruell P. & Wenburg J.K. 2001. The problems with hybrids: setting conservation guidelines. *Trends Ecol. Evol.* 16: 613-622.
- Bangyeekhun, E. 2002. Parasite on crayfish. Characterisation oh Their Pathogenesis, Host Interactions and Diversity. *Uppsala Diss.* Faculty of Science and Technology 737.
- Beyer, K., Kochanowska, D., Longshaw, M., Feist, S.W. & Gozlan, R.E. 2005. A potential role for invasive sunbleak in the further dissemination of a non-native parasite. *J. Fish Biol.* 67: 1730–1733.
- Birch, L.C. 1957. The meanings of competition. *Am. Nat.* 91: 5-18.
- Bondar, C.A., Zhang, Y., Richardson, J.S. & Jesson, D. 2005. The conservation status of the freshwater crayfish, *Pacifastacus leniusculus*, in British Columbia. Ministry of Water, Land and Air Protection, Province of British Columbia. Fisheries Management Report No. 117.
- Bubb, D.H., Thom, T.J. & Lucas, M.C. 2004. Movement and dispersal of the signal crayfish *Pacifastacus leniusculus* in upland rivers. *Freshw. Biol.* 49: 357-368
- Bubb, D.H., Thom, T.J. & Lucas, M.C. 2006a. Movement, dispersal and refuge use of co-occurring introduced and native crayfish. *Freshw. Biol.* 51: 1359-1368.
- Bubb, D.H., Thom, T.J. & Lucas, M.C. 2006b. Movement Patterns of the invasive signal crayfish determined by PIT telemetry. *Can. J. Zool.* 84: 1202-1209
- Bojsen, B.H., Witthøfft, H., Styrihave, B. & Andersen, O. 1998 *In situ* studies on heart rate and locomotor activity in the freshwater crayfish, *Astacus astacus* (L.) in relation to natural fluctuations in temperature and light intensity. *Freshw. Biol.* 39: 455-465.
- Crooks, J.A. 2002. Characterizing ecosystem-level consequences of biological invasions: the role of ecosystem engineers. *Oikos* 97: 153-166.
- Edgerton, B.F., Henttonen, P., Jussila, J., Mannonen, A., Paasonen, P., Taugbøl, T., Edsman, L. & Souty-Grosset, C. 2004. Understanding the Causes of Disease in European Freshwater Crayfish. *Conserv. Biol.* 18: 1466-1474.
- Erkamo, E., Ruokonen, T., Alapassi, T., Ruokolaainen, J., Järvenpää, T., Tulonen, J. & Pursiainen, M. 2008. Rapuistutusten tuloksellisuus. Teoksessa Pursiainen M. & Ruokonen T. (toim.) 2008. *Raputaloukatsaus 2007*. Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitos, Helsinki, 23-37.
- Hendrix, L.J., Carter, M.W. & Scott, D.T. 1982: Covariance analyses with heterogeneity of slopes in fixed models. *Biometrics* 38: 641-650.
- Huxel, G.R. 1999. Rapid displacement of native species by invasive species: effects of hybridization. *Biol. Conserv.* 89: 143-152.
- Järvi, T.H. 1910. Über den Krebs (*Astacus fluviatilis* rond.) und die Krebspepidemieen in Finland. *Acta Soc. p. Faun. et Flor. fenn.* 33, N:o 3.
- Krebs, C.J. 2001. *Ecology*. Benjamin Cummings. San Francisco, California. 608 s.
- Kuniyal, J.C., Vishvakarma, S.C.R. & Singh, G.S. 2004. Changing crop biodiversity and resource use efficiency of traditional versus introduced crops in the cold desert of the northwestern Indian Himalaya: a case of the Lahaul valley. *Biodivers. Conserv.* 13: 1271-1304.
- Light, T. 2003. Success and failure in a lotic crayfish invasion: the roles of hydrologic variability and habitat alteration. *Freshw. Biol.* 48: 1886-1897.
- Lowery, R.S. & Holdich, D.M. 1988. *Pacifastacus Leniusculus* in North America and Europe, with details of the distribution of introduced and native crayfish species in Europe. Teoksessa Holdich, D.M & Lowery, R.S. (toim.) *Freshwater crayfish, biology, management and exploitation*. Croom Helm, London, 283-308
- Lozán, J.L. 2000. On the Threat to the European Crayfish: A Contribution with the Study of the Activity Behaviour of the Four Crayfish Species (*Decapoda: Astacidae*) *Limnologica* 30: 156-161.
- Lucas, M.C. & Baras, E. 2000. Methods for studying spatial behaviour of freshwater fishes in the natural environment. *Fish and Fisheries* 1: 283-316.

- Mack, R.N., Simberloff, D., Lonsdale, W.M., Evan, H., Clout, M. & Bazzaz, F.A. 2000. Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecol. Appl.* 10: 689-710.
- Maguire, I., Hudina, S., Faller, M., Lucic, A. & Erben, R. 2006. Morphometric Characteristics of Noble Crayfish (*Astacus astacus*) in Croatia. *Freshwater Crayfish* 15: 324:331.
- TE-keskusten työryhmä, Mannonen, A., Halonen, T. 2000. *Kalataloushallinnon rapustrategia*. Kala- ja riistahallinnon julkaisuja 47:1-44.
- Pearson, D.E. & Callaway, R.M. 2003. Indirect effects of host-specific biological control agents. *Trends Ecol. Evol.* 18: 456-461.
- Primack, R.B. 2002. *Essentials of Conservation Biology*. Sinauer Associates, Inc. Publishers. Sunderland, Massachusetts U.S.A. 698 s.
- Pursiainen, M. 2006. Raputalouskatsaus. Raputalouden kehittyminen kansissa. *Raputalouskatsaus 2006*, Kala- ja riistaraportteja nro 395. Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitos, Helsinki. 1.
- Pursiainen, M., Louhimo, J. & Ruokonen, T. 2006. Joki- ja täplärapuistutukset 1989-2004. Teoksessa Pursiainen, M. & Ruokonen, T. (toim.) *Raputalouskatsaus 2006*, Kala- ja riistaraportteja nro 395. Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitos, Helsinki, 3-28.
- Rajala, J. 2006. *Täpläravun (Pacifastacus leniusculus) ja jokiravun (Actacus astacus) syvyysuuntainen esiintyminen Lammin Ormajärvellä ja Laukaan Pyhtääjärvellä vuosina 2003 ja 2004*. Pro Gradu-tutkielma. Jyväskylän yliopisto. 34 s.
- Rhymer, J.M. & Simberloff, D. 1996. Extinction by hybridization and introgression. *Annu. Rev. Ecol., Evol. Syst.* 27: 83-109
- Robinson, C.A., Thom, T.J. & Lucas, M.C. 2000. Ranging behaviour of a large freshwater invertebrate, the white-clawed crayfish *Austropotamobius pallipes*. *Freshw. Biol.* 44: 509-521.
- Rodriguez, L.F. 2006. Can invasive species facilitate native species? Evidence of how, when, and why these impacts occur. *Biol. Invasions*, 8:927-939.
- Roussel, J-M., Cunjak, R.A., Newbury, R., Caissie, D. & Haro, A.2004. Movements and habitat use by PIT-tagged Atlantic salmon parr in early winter: the influence of anchor ice *Freshw. Biol.* 49:1026-1035.
- Ruokonen, T., Pursiainen, M. & Louhimo, J. 2008. Rapuistutukset 2005-2006. Teoksessa Pursiainen, M. & Ruokonen, T. (toim.) 2008. *Raputalouskatsaus 2007*. Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitos, Helsinki, 16-22.
- Saura, A. 2005. *Vantaanjoen latvaosan kalasto- ja ravustoselvitys 2004*. Kala- ja riistaraportteja nro 350. Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitos, Helsinki. 12 s.
- Saura, A. 2006. *Vantaanjoen latvaosan kalasto- ja ravustoselvitys vuonna 2006*, Kala- ja riistaraportteja. Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitos, Helsinki, 14 s. [käsikirjoitus].
- Savolainen, R., Moilanen, P. & Erkamo, E. 2008. Rapujen tuotanto Suomessa vuonna 2006. Teoksessa Pursiainen, M. & Ruokonen, T. (toim.) 2008. *Raputalouskatsaus 2007*. Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitos, Helsinki, 44-49.
- Savolainen, R., Westman, K. & Pursiainen, M. 1996. Fecundity of Finnish noble crayfish, *Astacus astacus* L., and signal crayfish, *Pacifastacus leniusculus*, in various natural habitats and culture. *Freshwater Crayfish* 11: 319-338.
- Souty-Grosset, C., Holdich, D.M., Noël, P.Y., Reynolds, J.D. & Haffner, P. (toim.) 2006. *Atlas of Crayfish in Europe*. Muséum national d'Histoire naturelle, Pariisi.
- Streissl, F. & Hödl, W. 2002. Growth, morphometrics, size at maturity, sexual dimorphism and condition index of *Austropotamobius torrentium* Schrank. *Hydrobiologia* 477: 201-208.
- Söderbäck, B. 1991. Interspecific dominance relationship and aggressive interactions in the freshwater crayfishes *Astacus astacus* (L.) and *Pacifastacus leniusculus* (Dana). *Can. J. Zool.* 69: 1321-1325.
- Söderbäck, B. 1995. Replacement of the native crayfish *Astacus astacus* by the introduced species *Pacifastacus leniusculus* in a Swedish lake: possible causes and mechanisms. *Freshw. Biol.* 33: 291-304.
- Viljamaa-Dirks, S., Pursiainen, M. & Ruokonen, T. 2006. Rapuruton esiintyminen 1990-2006. Teoksessa Pursiainen, M. & Ruokonen, T. (toim.) 2006. *Raputalouskatsaus 2006*, Kala- ja riistaraportteja nro 395. Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitos, Helsinki, 29-42.

- Viljamaa-Dirks, S., Ruokonen, T. & Pursiainen, M. 2008. Rapuruton esiintyminen 2007. Teoksessa Pursiainen, M. & Ruokonen, T. (toim.) 2008. *Raputalouuskatsaus 2007*. Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitos, Helsinki, 38-43.
- Westman, K. 1973. The population of the crayfish, *Astacus astacus* L. in Finland and the introduction of the American crayfish *Pacifastacus leniusculus* Dana. *Freshwater Crayfish* 1: 41-55.
- Westman, K. 1985. Effects of habitat modification on freshwater crayfish. Teoksessa Alabaster, J.S. (toim.) 1985. *Habitat modification and freshwater fisheries, Proceedings of the European inland fisheries advisory commission*. FAO, Lontoo, 245-255.
- Westman, K., Savolainen, R. & Pursiainen, M. 1993. A comparative study on the growth and moulting of the noble crayfish, *Astacus astacus* (L), and the signal crayfish, *Pacifastacus leniusculus* (Dana), in a small forest lake in southern Finland. *Freshwater Crayfish* 9:451-465.
- Westman, K., Savolainen, R. & Julkunen, M. 2002. Replacement of native crayfish *Astacus astacus* by the introduced species *Pacifastacus leniusculus* in small, enclosed Finnish lake: a 30-year study. *Ecography* 25: 53-73
- Wilcove, D.S., Rothstein, D., Dubow, J., Phillips, A. & Losos, E. 1998. Quantifying threats to imperiled species in the United States. *Bioscience* 48: 607-615.
- Vorburger, C. & Ribi, G. 1999. Aggression and competition for shelter between a native and an introduced crayfish in Europe. *Freshw. Biol.* 42: 111-119.