

Pro gradu –tutkielma

**Täpläravun (*Pacifastacus leniusculus*) vaikutus särjen
(*Rutilus rutilus*) loisiin Päijänteellä**

Sari Aaltonen



Jyväskylän yliopisto

Bio- ja ympäristötieteiden laitos

Akvaattiset tieteet

24.3.2013

JYVÄSKYLÄN YLIOPISTO, Matemaattis-luonnontieteellinen tiedekunta

Bio- ja ympäristötieteiden laitos

Akvaattiset tieteet

AALTONEN SARI, A.: Täpläravun (*Pacifastacus leniusculus*) vaikutus särjen (*Rutilus rutilus*) loisiin Päijänteellä

Pro gradu: 30 s.

Työn ohjaajat: FT Katja Pulkkinen, FT Heikki Hämäläinen

Tarkastajat: Prof. Jouni Taskinen, FT Heikki Hämäläinen

Maaliskuu 2013

Hakusanat: *Acanthocephalus lucii*, *Asellus aquaticus*, *Astacidae*, rapuistutukset, *Rhipidocotyle fennica*, vieraslaji, väli-isäntä

TIIVISTELMÄ

Täplärapu (*Pacifastacus leniusculus*) on Suomen vesistöissä verrattain uusi vieraslaji, joka leviää sekä suunnitelluin istutuksin että suunnittelematta uusille alueille. Täplärapu on alun perin tuotu Suomeen korvaamaan rapuruton turmelemia jokirapukantoja, mutta sitä on istutettu myös alueille, joissa ei alkuperäistä rapukantaa ole aiemmin ollut. Kotoperäiseen jokirapuun verrattuna täplärapu on paitsi vastustuskykyisempi rapurutolle, myös nopeampi kasvamaan ja lisääntymään. Täplärapu kasvaa jokirapua suuremmaksi ja on luonteeltaan aggressiivisempi. Vieraslajina täplärapu voi muuttaa uuden elinympäristön rakennetta ja toimintaa. Täplärapu käyttää ravintonaan muun muassa selkärangattomia pohjaeläimiä, jotka toimivat myös kalojen loisten väli-isäntinä. Vaikuttaessaan pohjaeläinyhteisöihin täpläravut voivat siten vaikuttaa myös loisten runsauteen ja yleisyyteen alueella. Tässä tutkimuksessa pyrittiin selvittämään, miten täpläravun läsnäolo alueella voi vaikuttaa saman alueen särkien (*Rutilus rutilus*) loisyhteisöihin. Tutkimuksessa määritettiin Päijänteellä olevilta havaintoalueilta (n = 10) verkoin pyydystetyistä särjistä (n = 188) niiden loiset ja verrattiin loisyhteisöjä ravuttomien (n = 5) ja ravullisten alueiden (n = 5) välillä, perustuen havaintoalueiden keskiarvoihin. Vertailut tehtiin sekä loislajeittain että väli-isäntäkohtaisesti. Tutkimuksessa havaittiin vesisiiraa (*Asellus aquaticus*) väli-isäntänä käyttävän *Acanthocephalus lucii* –väkäkärsämatoja merkitsevästi vähemmän ravullisten alueiden särjillä. Toinen tilastollisesti merkitsevä ero havaittiin simpukkavälitteisten *Rhipidocotyle fennica* –imumatojen esiintyvyydessä. *R. fennica* oli yleisempi ravullisilla alueilla. Kun loiset jaettiin ryhmiin väli-isäntiensä perusteella, ei simpukkavälitteisillä, kotilovälitteisillä tai hankajalkaisten loisilla havaittu eroja ravullisten ja ravuttomien alueiden välillä. Tämä tutkimuksen tulokset vahvistavat osittain aiempia tutkimustuloksia täpläravun mahdollisista seurannaisvaikutuksista kalojen loisyhteisöihin, mutta toisaalta osoittavat, että vaikutusten esiintyminen ja voimakkuus riippuvat myös kalaisäntien ekologiasta ja habitaatin käytöstä.

UNIVERSITY OF JYVÄSKYLÄ, Faculty of Science
Department of Biological and Environmental Science
Aquatic sciences

AALTONEN SARI, A.: The effect of signal crayfish (*Pacifastacus leniusculus*) on the parasites of roach (*Rutilus rutilus*)

Master of Science Thesis: 30 p.

Supervisors: PhD Katja Pulkkinen, PhD Heikki Hämäläinen

Inspectors: Prof. Jouni Taskinen, PhD Heikki Hämäläinen

March 2013

Key Words: *Acanthocephalus lucii*, alien species, *Asellus aquaticus*, *Astacidae*, crayfish introductions, intermediate host, *Rhipidocotyle fennica*

ABSTRACT

Signal crayfish (*Pacifastacus leniusculus*) is an alien species spreading planned and unplanned in Finnish freshwaters. Signal crayfish has been introduced to compensate for the reduction of endemic noble crayfish stocks (*Astacus astacus*) due to crayfish plague. Signal crayfish has been introduced also into areas with no previous crayfish population. Compared to the endemic species, signal crayfish is more resistant to the plague and has faster growth and reproduction rate. Adult signal crayfish is larger in size than the endemic species and more aggressive in its behavior. As an alien species, it can change the structure and function of the ecosystem. Crayfish feeds partly on freshwater invertebrates. These same invertebrates can act as hosts for fish parasites. By eating invertebrates, signal crayfish might affect the abundance and prevalence of fish parasites. In this study, the aim was to investigate if the signal crayfish can affect the parasites of roach (*Rutilus rutilus*) in a large lake ecosystem, previously naive to crayfish. The study was conducted at lake Päijänne, the parasites were determined from roaches (n = 188) caught in the study sites (n = 10) by gillnets. The average abundances and prevalences of parasite species found from roach in each study area were compared between areas with (n = 5) and without (n = 5) signal crayfish. Comparisons were made also by grouping the species according to their invertebrate hosts. The study revealed less *Acanthocephalus lucii* –infections on roaches caught from study sites with signal crayfish. The intermediate host of *A. lucii* is waterlouse (*Asellus aquaticus*). *Rhipidocotyle fennica*, a trematode parasitizing bivalves, was more prevalent on roaches caught in areas with crayfish. There were no significant differences when comparing parasites as groups infecting bivalves, gastropods or copepods. This study brings out new information about the effects of signal crayfish, an introduced alien species, on fish parasite communities. On the other hand, it has been demonstrated that the occurrence and strength of effects depend also on the ecology and habitat of fish hosts.

Sisältö

| | |
|---|-----------|
| 1. JOHDANTO | 5 |
| 2. TUTKIMUKSEN TAUSTA | 6 |
| 2.1. Täplärapu vieraslajina | 6 |
| 2.2. Rapujen vaikutukset selkärangattomiin ja niiden elinympäristöön..... | 7 |
| 2.3. Rapujen vaikutukset kaloihin | 7 |
| 2.4. Rapujen vaikutukset loisyhteisöihin..... | 8 |
| 2.5. Täpläravun vaikutukset ahvenen ja särjen loisyhteisöihin | 9 |
| 3. AINEISTO JA MENETELMÄT | 11 |
| 3.1. Tutkimusalueiden valinta ja näytekalojen pyynti..... | 11 |
| 3.2. Loisten tutkiminen..... | 12 |
| 3.3. Tilastolliset menetelmät | 13 |
| 4. TULOKSET | 14 |
| 4.1. Tutkitut kalat ja löydetyt loiset..... | 14 |
| 4.2. Loisten keskimääräinen lukumäärä isännissä..... | 17 |
| 4.3. Loistujen isäntien osuus | 18 |
| 4.4. Loisten jaottelu väli-isäntiin..... | 20 |
| 4.5. Loisyhteisön ordinaatioavaruus..... | 21 |
| 5. TULOSTEN TARKASTELU | 22 |
| 5.1. Virhelähteitä | 24 |
| 5.2. Yhteenveto..... | 25 |
| Kiitokset | 25 |
| Kirjallisuus | 26 |

1. JOHDANTO

Täplärapu (*Pacifastacus leniusculus*) on Suomeen alun perin 1960-luvun lopulla Pohjois-Amerikasta tuotu vieraslaji (Westman & Nylund 1985). Täplärapua on 1980-luvulta alkaen kalataloushallinnon rapustrategian rajaaman alueen lisäksi luvatta ja luvallisesti istutettu muillekin alueille (Ruokonen ym. 2008). Täplärapuistutuksin on saatu elvytettyä rapukantoja alueilla, joilla rapurutto on tuhonnut kokonaan tai suurilta osin luontaisen rapukannan. Toisaalta tartunnan saaneiden yksilöiden välityksellä on levitetty rapuruttoa vastustuskyvyltään heikompiin rapukantoihin (Bangyeekhun 2002). Täplärapu vaikuttaa ekosysteemissä ravinnonkäyttönsä ja kasvunsa vuoksi monella trofiatasolla (Guan & Wiles 1998, Nyström ym. 1999). Täpläravulla on havaittu olevan vaikutusta muun muassa pohjaeläinyhteisöihin (Guan & Wiles 1998, Bjurström ym. 2010).

Kalat saavat loisia altistumalla vedessä oleville loisten toukille, esimerkiksi imumatojen kerkarioille, tai syömällä loisittuja väli-isäntiä, esimerkiksi väkäkärämatojen loisimia siroja. Loisille nämä selkärangattomat väli-isännät ovat välttämättömiä elämänkierron jatkumisen kannalta (Valtonen ym. 1997, Halmetoja ym. 2000, Valtonen ym. 2003a, Karvonen ym. 2005). Täplärapu saattaa ravinnossaan suosia esimerkiksi tiettyjä kotiloita ja muuttaa siten pohjaeläinyhteisöä esiintymisalueellaan. Pohjaeläinyhteisöjen muutokset voivat seurannaisvaikutuksena vaikuttaa loisyhteisöihin, kun loisten elämänkierrossa tärkeiden väli-isäntien tiheydet ja siten elämänkierron jatkumisen todennäköisyys muuttuvat. Loisyhteisöjen muutokset taas voivat vaikuttaa niiden isäntien, esimerkiksi kalojen, kasvuun, lisääntymiseen, ravintokäyttäytymiseen tai lajien väliseen kilpailuun. Tätä kautta uudella lajilla, täpläravulla, voi olla merkitystä koko eliöyhteisössä.

Bjurströmin ym. (2010) tutkimuksen ja Pro gradu –tutkielman (2009) mukaan sekä kotiloiden että vesisiirtojen (*Asellus aquaticus*) runsaus pienenee täpläravun elinalueella. Mykrä (2010) havaitsi Pro gradu –tutkielmassaan, että erityisesti kotiloita väli-isäntinään käyttäviä loisia oli vähemmän ahvenilla (*Perca fluviatilis*), jotka oli pyydystetty Päijänteeltä ravullisilta alueilta, kuin ahvenilla alueilta, joista täplärapu puuttuu. Mykrä myös löysi tutkielmassaan vähemmän vesisiirroissa loisivia *Acanthocephalus lucii* – väkäkärämatoja sellaisten alueiden ahvenilta, missä täplärapua esiintyy. Lisäksi Mykrä (2010) havaitsi ahventen välillä suurempaa vaihtelua loisyhteisöissä alueilla, joilla raputiheys oli korkea.

Tässä tutkimuksessa on tarkoituksena selvittää näkykö täpläravun vaikutus särkien loisyhteisössä. Tutkimuksessa verrataan särkien loisyhteisöä täpläravullisilla ja täpläravuttomilla alueilla Päijänteellä. Tähän tutkimukseen valittiin ahvenesta jonkin verran elintavoiltaan poikkeava kalalaji, särki (*Rutilus rutilus*). Särki on Suomen sisävesistöissä yleinen kalalaji aivan pohjoista lukuun ottamatta eikä kovinkaan vaativa elinympäristön suhteen (Koli 1990). Särjen ja täplärapujen elinympäristöt ja ravinnonkäyttö kohtaavat ainakin osittain rantavyöhykkeellä. Tutkittaessa täpläravun vaikutuksia eliöyhteisön toimintaan, on tärkeää tutkia useampia kalalajeja, koska täpläravun vaikutukset voivat erota kala- ja loislajeittain. Esimerkiksi ahvenen ja särjen ravintokäyttäytyminen eroavat toisistaan. Täpläravun vaikutukset erilaisiin ravintokohteisiin ja niiden välityksellä leviäviin loisiin voivat näkyä eri tavoin eri kalalajeilla.

Hypoteesini on, että erityisesti täpläravun kotiloita vähentävä vaikutus (Bjurström ym. 2010) näkyy särjissä kotilovälitteisten loisten pienempänä määränä niillä

havaintoalueilla, joissa täplärapu esiintyy. Mykrä (2010) sai vastaavan tuloksen ahvenilla. Lisäksi täplärapu vähentää vesisiirapopulaatioiden tiheyttä (Bjurström ym. 2010). Täpläravun esiintymisalueelta pyydystetyillä särjillä olisi vähemmän vesisiirassa loisivaa väkäkärämatoja.

2. TUTKIMUKSEN TAUSTA

2.1. Täplärapu vieraslajina

Siirrettäessä uusia lajeja ekosysteemiin on käytettävä harkintaa, sillä historiasta löytyy useita esimerkkejä, joissa vieraslaji on vaikuttanut ekosysteemiin yksilö-, populaatio- tai ravintoverkkotasolla tai muuttanut koko ekosysteemiä abiottisesti tai biottisesti. Tällaiset muutokset voivat johtaa monimuotoisuuden vähenemiseen ja alkuperäislajien sukupuuttoon ja näiden kautta aiheuttaa merkittäviä häiriöitä ekosysteemipalveluihin ja edelleen taloudellisia, terveydellisiä tai sosiaalisia haittoja yhteiskunnassa (Davis 2009). Täplärapu on yksi esimerkki Suomeen siirretyistä vieraslajeista. Täplärapuja on Suomessa istutettu myös jokiravun luontaisen esiintymisalueen pohjoispuolelle.

Rapu on kaikkiruokainen eläin, omnivori, joten se vaikuttaa ekosysteemissä jo pelkästään ravinnonkäyttönsä vuoksi monella trofiatasolla (Momot 1995, Guan ja Wiles 1998). Se voi vaikuttaa ekosysteemin rakenteeseen suoraan kilpailun tai saalistuksen kautta. Rapu voi myös välillisesti muuttaa ravinteiden kiertoa tai elinympäristönsä fysikaalisia ominaisuuksia, kuten valo-olosuhteita ja veden liikettä tai muiden eliöiden piilo- ja pesäpaikkojen määriä. Rapujen verrattain nopea kasvu edellyttää tehokasta ravinnonkäyttöä (Nyström ym. 1999), mutta vaihtelee sekä yksilökoon että vuodenaikojen mukaan (Guan ja Wiles 1998).

Ravut voivat elää jopa 20-vuotiaiksi (Edsman ym. 2012), joten jo yhden rapusukupolven ajallinen vaikutus ekosysteemissä voi olla verrattain pitkä. Vieraiden rapulajien muita vaikutuksia ekosysteemiin on tutkittu, kun alkuperäisiä, ruton koettelemia kantoja on korvattu vastustuskykyisemmällä vieraslajeilla ympäri Eurooppaa.

Jokirapu (*Astacus astacus*) on Suomessa endeeminen, kotoperäinen, makean veden rapulaji (Edsman ym. 2012). Se on uhanalaisuusluokittelultaan vaarantunut (Edsman ym. 2012). Täplärapu (*Pacifastacus leniusculus*) on Suomeen alun perin 1960-luvun lopulla Pohjois-Amerikasta tuotu vieraslaji (Westman ja Nylund 1985). Riista- ja kalatalouden tutkimuskeskus (RKTL) aloitti täpläravun istutuksen jokirapukantojen romahdettua *Aphanomyces astaci* –munasienen aiheuttaman rapuruton seurauksena (Westman 1973). Täplärapu leviää edelleen uusille alueille, suunnitellusti sekä suunnittelematta ja siksi vaikutusten arviointi on tärkeää. Täpläravun ja jokiravun ekologiset lokerot ovat päällekkäin; aggressiivisempi ja kooltaan suurempi täplärapu syrjäyttää ajan myötä jokiravun lajin välisessä kilpailussa (Westman ja Savolainen 2002, Westman ym. 2002, Souty-Grosset ym. 2006). Täpläravun etuja kilpailussa verrattuna jokirapuun ovat muun muassa aikaisempi sukukypsyys, nopeampi kasvu isommaksi ja tehokkaampi lisääntyminen (Abrahamsson 1971, Söderbäck 1985).

Guan ja Wilesin (1998) mukaan täpläravut ovat ruokailijoina yöaktiivisiä ja syövät eniten kesällä, jolloin täplärapujen kasvu on suurinta kuorenvaihtojen vuoksi. Kesällä ravut suosivat eläinperäistä ravintoa kaikissa ikäryhmissä, mutta nuorimmat yksilöt myös talvella. Syksyllä ja talvella ravinnossa korostuu kasvien osuus. Täpläravuilla niiden suuri

koko ja suuret tiheydet voimistavat vaikutuksia ekosysteemissä verrattuna kotoperäiseen jokirapuun (Nyström ym. 1996).

2.2. Rapujen vaikutukset selkärangattomiin ja niiden elinympäristöön

Rapujen on havaittu vähentävän makrofyyttien biomassaa, peittävyyttä ja lajimäärää (Nyström ym. 1996 ja 1999). Myös selkärangattomien lajisuhteissa ja monimuotoisuudessa on havaittu muutoksia rapujen vaikutuksesta (Crawford ym. 2006). Tutkimustulosten perusteella (Momot 1995, Nyström ym. 1996, Guan ja Wiles 1998, Nyström ym. 1999) ravut voivat vähentää helposti havaittavia ja syötäviä, hitaasti liikkuvia selkärangattomia, kun taas vaikutus suhteellisesti isokokoisiin, rakenteensa vuoksi vaikeasti syötäviin, aktiivisiin, saalistaviin tai sedimenttiin piiloutuviin selkärangattomiin voi olla vähäisempi. Rapu muuttaa selkärangattomien elinympäristöä ja yhteisön rakennetta sekä suoraan saalistamalla tiettyjä lajeja että välillisesti vähentämällä resurssikilpailua selkärangattomien kesken.

Bjurström ym. (2010) ovat tutkineet Päijänteeseen istutettujen täplärapujen vaikutusta rantavyöhykkeen selkärangattomiin vertaamalla keskenään rantoja, joille täplärapuja on istutettu ja saman järven vastaavanlaisia rantoja, joissa täplärapu ei esiinny. Sekä selkärangattomien kokonaistiheys että lajirikkaus olivat ravullisilla rannoilla merkittävästi kontrollirantoja pienempiä. Täpläravut vähensivät erityisesti kotiloiden tiheyttä ja toisaalta lisäsivät tutkimusalueilla yleisten surviaissääskien (Chironomidae) suhteellista runsautta.

Tutkimustieto rapujen ravinnonkäytöstä pohjaeläinten osalta on hieman ristiriitaista (Nyström ym. 1996, Guan ja Wiles 1998, Nyström ym. 1999, Crawford ym. 2006, Bjurström ym. 2010). Tehdyissä tutkimuksissa rapujen vaikutus näkyi osittain eri pohjaeläinryhmissä, tai vaikutukset tiettyyn ryhmään poikkesivat toisistaan. Ravut voivat käyttää ravintonaan vain sellaisia eläimiä, joita on tarjolla kunakin vuodenaikana. Ravinnonkäytön erot eri vuodenaikoina sekä eri paikkojen välillä selittyvät siten ainakin osittain rapujen energiantarpeen lisäksi ravintokohteiden esiintyvyydellä ja runsaudella. Erot selkärangatonlajien yksilökoossa tai käyttäytymisessä erilaisessa ympäristössä voivat vaikuttaa niiden soveltuvuuteen rapujen ravinnoksi (Crawford ym. 2006). Toisaalta ravintokohteet voivat muuttaa käyttäytymistään rapujen ilmaantuessa. Crowl ja Covich (1990) havaitsivat kotiloiden kasvavan nopeammin ja tulevan myöhemmin sukukypsiksi rapujen vaikutuksesta. Tämän fenotyypin avulla yksilöt saattavat kasvaa nopeammin niin isoiksi, että ovat ravuille sopimatonta ravintoa. Kustannuksena on kuitenkin kotiloiden hitaampi lisääntyminen.

Ravuilla on siis merkittävä vaikutus virtavesien ja järvien rantavyöhykkeen ekosysteemeihin. Ravun läsnäolo suosii tiettyjä lajiryhmiä toisten kustannuksella ja vähentää lajirikkuutta. Näin sen läsnäolo voi estää täysin joidenkin tyypillisten lajien esiintymisen.

2.3. Rapujen vaikutukset kaloihin

Ravut voivat vaikuttaa kaloihin paitsi ravintokilpailun kautta, myös kilpailemalla suojapaikoista ja vähentämällä kalojen suojapaikkoja saalistajilta tai saalistajien piilopaikkoja rantakasvillisuuden seassa. Wilson ym. (2004) havaitsivat pitkän aikajakson tutkimuksessaan, että *Orconectes rusticus* –ravun leviäminen Trout-järveen Wisconsinissa pienensi aurinkoahvenen (*Lepomis gibbosus*) ja isoaurinkohavenen (*Lepomis macrochirus*) kantoja. Omnivoreina ravut myös syövät kaloja ja niiden mätiä. Carpenter (2005) havaitsi

allaskokeissaan *Orconectes virilis* –ravun vaikuttavan *Catostomus latipinnis* –kalalajin kasvuun hidastavasti. Kenttäkokeessa Coloradojoella vaikutus ei tullut esille.

Ruokonen ym. (2012) tutkivat täpläravun vaikutusta rantavyöhykkeen kivisimppuihin (*Cottus gobio*) ja kivennuoliaisiin (*Barbatula barbatula*) Päijänteellä ja Saimaalla. Täplärapu ei näyttänyt vaikuttavan kalojen esiintymiseen tai runsauteen, vaikka tutkittujen kalalajien ravinnonkäyttö oli isotooppianalyysin perusteella samankaltaista täpläravun kanssa.

Täplärapu voi siis vaikuttaa kalojen runsauteen ja lajikoostumukseen järvi-ekosysteemeissä. Vaikutusten suuruuteen vaikuttavat kuitenkin olennaisesti muun muassa rapukannan tiheys ja ekosysteemin ominaisuudet.

2.4. Rapujen vaikutukset loisyhteisöihin

Loisten elämänkiertoon kuuluu vapaiden siirtymävaiheiden lisäksi niiden eri muotojen kehittyminen eri isännissä. Isäntiä voi olla yksi tai useampia. Isäntäyksilöiden tiheyden tulee olla riittävä, jotta siirtyminen isäntään tulee todennäköiseksi. Lisäksi isännän tulee kasvaa riittävän kokoiseksi, jotta loisen lisääntyminen isännässä onnistuu ennen elämänkierron seuraavaa vaihetta (Valtonen ym. 2012b).

Kalojen loisista useilla alkueläimillä (Protozoa), kidusmadoilla (Monogea), niveljalkaisilla (Arthropoda), juotikkailla (Hirudinea) ja nilviäisillä (Mollusca) on suora elämänkierto, jossa isäntiä on vain yksi (Taulukko 1) (Valtonen ym. 2012b).

Osalla kalojen loisista on epäsuora elämänkierto, jossa yhtenä tai useampana väli-isäntänä toimii esimerkiksi jokin vesistön selkärangaton eläin tai toinen kalalaji. Loinen lisääntyy pääisännässään suvullisesti. Väli-isännissä loinen käy läpi kehitysvaiheen, joka on välttämätön seuraavaan vaiheeseen siirtymiseksi. Väli-isännässään loinen voi lisääntyä suvuttomasti. Loisen siirtyminen isäntien välillä voi tapahtua esimerkiksi niin, että vedessä vapaana oleva loinen tunkeutuu isännän ihon läpi tai niin, että seuraava isäntä syö loisen edellisen isännän. Imumatojen (Trematoda) elämänkierrossa väli-isäntä on yleisimmin kotilo tai simpukka (Karvonen ym. 2012). Heisimatojen (Cestoda) väli-isäntiä ovat yleensä hankajalkaiset (Pulkkinen ja Valtonen 2012). Sukkulamatojen (Nematoda) väli-isännät voivat kuulua useaan eri selkärangatonryhmään (Fagerholm ja Valtonen 2012) kun taas väkärämadoilla (Acanthocephala) väli-isäntä on äyriäinen (Valtonen 2012).

Johnsonin ym. (2010) mukaan uusi vieraslaji, joka toimii petona ravintoverkossa saalistaen esimerkiksi loisten isäntälajeja tai isännästä toiseen siirtymässä olevia vapaita loisia, voi merkittävästi vaikuttaa loisten esiintymiseen ekosysteemeissä. Johnsonin ym. (2010) esittämässä rinnakkaissaalistuksen mekanismissa tartunnan saanut isäntä saalistetaan ja loisen elämänkierto häiriintyy. Istutettu täplärapu voisi häiritä loisten elämänkiertoa rinnakkaissaalistuksen mekanismilla syödessään pohjaeläimiä. Thieltges ym. (2008) toteavat, että loisten vapaiden elämänvaiheiden leviämistä vaikeuttavia tekijöitä ovat muun muassa fyysiset esteet, muiden eliöiden erittämät myrkyt, hyperloiset (loisten loiset), sopimattomat isännät, saalistus ja muutokset elinympäristön monimuotoisuudessa. Ravut voivat vaikuttaa näihin tekijöihin muun muassa muuttamalla kasvillisuuden peittävyyttä tai pohjaeläinyhteisön koostumusta. Ilmiö on havaittu tutkittaessa *Schistosoma*-halkiomatoa, joka aiheuttaa ihmisille vaikeita maksaoireita. *Schistosoma*-halkiomadot elävät Afrikan, Lähi-idän sekä Etelä- ja Keski-Amerikan makeissa vesissä ja loisivat kotiloissa. Loisten kerkariatoukat tunkeutuvat vedestä ihmisen ihon läpi ja elävät aikuisina virtsateiden tai paksusuolen laskimoissa. Etsiessään keinoja halkiomatojen vähentämiseen Mkoji ym. (1999) havaitsivat *Procambus clarkii* –rapujen

vähentävän sekä isäntinä toimivia *Bulinus africanus* –kotiloita vesistöissä että kyseisten halkiomatojen aiheuttamia loistartuntoja alueella elävissä lapsissa.

2.5. Täplärapun vaikutukset ahvenen ja särjen loisyhteisöihin

Mykrä (2010) selvitti Pro gradu –tutkielmassaan täplärapun vaikutusta ahvenen loisyhteisöihin Päijänteellä. Mykrä löysi yhteyden erityisesti kotiloita väli-isäntinään käyttävien imumatojen (Trematoda) sekä vesisiirassa loisivan *A. lucii* –väkäkärsämädon määriin ahvenissa. Sekä kotilovälitteisiä loisia että vesisiirassa loisivaa väkäkärsämatoa oli vähemmän ravullisten kuin ravuttomien alueiden ahvenilla.

Särki, kuten ahven, on Suomen sisävesistöissä yleinen kalalaji, eikä kovinkaan vaativa elinympäristön suhteen. Särjet liikkuvat sekä ranta- että ulappavyöhykkeellä, parvina ja yksittäin (Koli 1990). Runsasravinteisissäkin olosuhteissa viihtyvä särki pystyy hyödyntämään tehokkaasti ravintona sekä eläin- että kasviplanktonia, pohjaeläimiä ja vesikasveja (Lammens ja Hoogenboezem 1991). Sopivissa olosuhteissa särkikanta kasvaa tiheäksi (Koli 1990).

Särjen yleisyys, liikkuvuus, parvikäyttäytyminen ja kyky hyödyntää ravintoresursseja monipuolisesti tekevät lajista otollisen isännän monille loisille (Taulukko 1). Särjen ja täplärapujen elinympäristöt ja ravinnonkäyttö kohtaavat ainakin osittain rantavyöhykkeellä.

Ahven ja särki eroavat osittain ravintokäyttäytymiseltään. Perssonin (1987) mukaan särki on generalisti eli ravinnonkäytöltään laaja-alainen. Särki viihtyy ahventa paremmin myös vesistöjen ulappavyöhykkeellä. Särjen ruokavaliassa verrattuna ahvenen on havaittu enemmän kasvimateriaalia (Mattila ja Bonsdorff 1998). Särki pystyy, ravinnon saatavuudesta, kasvuvaiheestaan, veden näkyvyydestä tai petojen uhkasta riippuen vaihtamaan ruokailualueitaan rantavyöhykkeen ja ulapan välillä (Lammens ja Hoogenboezem 1991). Ahvenesta tulee kasvaessaan peto ja se pystyy käyttämään särkeä paremmin ravintonaan muun muassa surviaissääsken toukkia. Ahven ei kuitenkaan petona pysty saalistamaan näkyvyyden heikentyessä (Mattila ja Bonsdorff 1988). Erot ravintokäyttäytymisessä ja näin myös elinympäristössä voivat johtaa eroihin loisyhteisöissä kalalajien välillä. Ahven, särkeä paikkauskollisempaan kalana, saattaa edustaa myös loisyhteisöltään selkeämmin tiettyä aluetta.

Ahvenilla oli Mykrän (2010) tutkimuksen mukaan tilastollisesti merkittävästi vähemmän kotilovälitteisiä *Ichtyocotylurus pileatus* –imumatoja alueilla, joilla täplärapu esiintyy. Rapu näytti vaikuttavan samansuuntaisesti myös *Tyloデルphus clavata* ja *Diplostomum gasterostei* –imumatoihin, mutta tilastollista eroa ravullisten ja ravuttomien alueiden välillä ei löytynyt. Aikaisemmat tutkimukset (Nyström ym. 1999, Bjurström ym. 2010), joissa täplärapun on erityisesti osoitettu vaikuttavan kotiloiden määrään, tukevat tulosta. Mykrä (2010) havaitsi Pro gradu –työssään myös vesisiirassa loisivan *A. lucii* –väkäkärsämädon vähentyneen ahvenissa ravullisilla alueilla. Nyström (1996, 1999) ja Bjurström (2010) havaitsivat rapujen pienentävän vesisiirtojen tiheyttä. Heidän tuloksensa siis tukevat Mykrän tulosta. Koska kotilovälitteiset *T. clavata* ja *D. gasterostei* –imumadot sekä vesisiirasta siirtyvä *A. lucii* ovat myös särjen loisia (Taulukko 1), rapun vaikutukset vesisiirtoihin ja kotiloihin voisivat näkyä myös särjen loisissa.

Taulukko 1. Särjellä esiintyviä loisia ja loisten väli-isäntiä (muokattu Valtonen ym. 1997, Valtonen ym. 2003b). K kidukset; E evät; I iho; L lihaskudos; R ruumiinontelo; S suoli; M maksa; Mu munuainen; La lasiainen; SR sappirakko; V virtsanjohdin; Li linssi. **Lihavoinnilla** on esitetty loiset, joiden jokin elämänvaihe esiintyy myös ahvenella. *Diplostomum*-imumatoja on useita eri lajeja (Rellstab ym. 2011). Lasiaisessa ja linssissä esiintyvät *Diplostomum*-imumadot ovat kuitenkin aina eri lajeja (Karvonen ym. 2006). *Toukkavaihe

| Taksoni | Loinen (sijainti) | Isännät, väli-isännät |
|---------------|---|--|
| Protozoa | <i>Capriniana piscium</i> (K) | kala, ei väli-isäntiä |
| | <i>Zschokkella</i> sp. (SR) | harvasukasmato, kala |
| | <i>Chloromyxum</i> sp. (SR) | harvasukasmato, kala |
| | <i>Apiosoma</i> sp. (K) | kala, ei väli-isäntiä |
| | <i>Epistylis</i> sp. (E, I) | kala, ei väli-isäntiä |
| | <i>Ichthyophthirius multifiliis</i> (K, E, I) | kala, ei väli-isäntiä |
| | <i>Myxobolus pseudodispar</i> (L) | harvasukasmato, kala |
| | <i>Myxobolus muelleri</i> (Mu) | harvasukasmato, kala |
| | <i>Myxidium rhodei</i> (Mu) | harvasukasmato, kala |
| | <i>Myxobolus</i> spp. (K) | harvasukasmato, kala |
| Rotifera | <i>Encentrum kozminkii</i> (E) | ei väli-isäntiä |
| Monogea | <i>Dactylogyrus</i> spp. (K) | kala, ei väli-isäntiä |
| | <i>Gyrodactylus</i> spp. (E, I, K) | kala, ei väli-isäntiä |
| | <i>Paradiplozoon homoion</i> (K) | kala, ei väli-isäntiä |
| Trematoda | <i>Rhipidocotyle fennica</i> * (E) | petokala, särkikala, simpukka (pikkujärvisimpukka) |
| | <i>Rhipidocotyle campanula</i> * (K) | petokala, särkikala, simpukka (pikkujärvisimpukka) |
| | <i>Tylodelphus clavata</i> * (La) | lintu, kala, kotilo |
| | <i>Tylodelphus podicipina</i> * (La) | lintu (silkkuiikku), kala, kotilo |
| | <i>Diplostomum</i> spp. (VB)* (La) | lintu, kala, kotilo |
| | <i>Diplostomum</i> spp. (E)* (Li) | lintu, kala, kotilo |
| | <i>Allocreadium isosporum</i> (S) | kala, simpukka, vesihyönteisen toukka |
| | <i>Sphaerostomum glogiporum</i> (S) | kala, kotilo |
| | <i>Phyllodistomum folium</i> (V) | kala, simpukka |
| Cestoda | <i>Ligula intestinalis</i> (R) | lokki, hankajalkainen, kala |
| | <i>Proteocephalus</i> sp. (S) | kala, hankajalkainen |
| | <i>Caryophyllaeus laticeps</i> (S) | kala, harvasukasmato |
| Nematoda | <i>Raphidascaris acus</i> (M, R, S) | petokala, saaliskala, hankajalkainen/kotilo/vesihyönteinen |
| | <i>Pseudocapillaria</i> sp. (S) | kala, harvasukasmato |
| | <i>Philometra</i> sp. (K, E) | kala, hankajalkainen |
| Acantocephala | <i>Neoechinorhyncus rutili</i> (S) | kala, raakkuäyriäinen |
| | <i>Acanthocephalus lucii</i> (S) | kala, vesisiira |
| | <i>Acanthocephalus anguillae</i> (S) | kala, vesisiira |
| Arthropoda | <i>Ergasilus briani</i> (K) | kala, ei väli-isäntiä |
| | <i>Neoergasilus japonicus</i> (E) | kala, ei väli-isäntiä |
| | <i>Argulus foliaceus</i> (E, I, K) | kala, ei väli-isäntiä |
| Mollusca | <i>Clochidia</i> * (K, E) | kala, ei väli-isäntiä |
| Hirudinea | <i>Piscicola geometra</i> (E, I) | kala, ei väli-isäntiä |

Aiemmissä tutkimuksissa (Nyström ym. 1996, Nyström ym 1999, Bjurström ym. 2010) täplärapujen on havaittu vähentävän kotiloita ja simpukoita, erityisesti *Lymnea* sp. ja *Pisidium* sp. –lajien runsautta pohjaeläinyhteisössä. Särjen kotilovälitteisiä loisia ovat (Taulukko 3) silmässä esiintyvät *T. clavata* ja *T. podicipina* –imumatojen toukkavaiheet ja

Diplostomum spp. (VB) sekä *Diplostomum spp.* (E) toukkavaiheet. Väli-isäntien vähentyminen pohjaeläinyhteisössä täplärapun vaikutuksesta voisi vähentää näiden loisten selviytymistä ja siten niiden määrää särjissä, jotka elävät täplärapujen kanssa samalla alueella.

Bjurström (2009) ei havainnut täplärapulla olevan vaikutusta simpukoiden runsauksiin. Mykrän (2010) Pro gradu –työssä löytyi kuitenkin viitteitä siitä, että simpukoita väli-isäntään käyttäviä loisia olisi ahvenilla enemmän niillä alueilla, joissa täplärapua esiintyy. Särjellä simpukkavälitteisiä loisia ovat muun muassa *R. fennica* ja *R. campanula* –imumatojen toukkavaihe sekä *A. isosporum* ja *P. folium*. *Rhipidocotyle*-imumadot esiintyvät särjillä ja ahvenilla eri elämänvaiheessa; ne aikuistuvat petokalojen suolistossa, jonne ne ovat päässeet ravinnon mukana. Särkiin nämä imumadot siirtyvät vapaina kerkariatoukkina (Karvonen ym. 2012). Elämänkierron eri vaiheista johtuen rapujen vaikutukset *Rhipidocotyle*-imumatoihin voivat näkyä ahvenen ja särjen loisinnassa eri tavalla. *Rhipidocotyle*-imumatojen toukat loisivat erityisesti pikkujärvisimpukassa. Simpukan kuoren kovuus ja yksilön suuri koko voivat kuitenkin tehdä siitä ravulle huomattavasti sopivan ravintokohteen (Nyström 1999, Hylander 2004).

3. AINEISTO JA MENETELMÄT

3.1. Tutkimusalueiden valinta ja näytekalojen pyynti

Päijänne on Kymijoen vesistöön kuuluva, suuri, vähähumuksinen järvi, jonka pinta-ala on 1116 km² (Hakkari ja Saukkonen 1998, OIVA). Päijänne sijaitsee noin 78 m meren yläpuolella, sen keskisyvyys on 16,2 m ja syvin kohta 95 m. Päijänne on etelä-pohjoissuunnassa 119 km pitkä, oligotrofinen (vähäravinteinen) järvi. Vedenkorkeus vaihtelee säännötellyllä Päijänteellä vuoden mittaan keskimäärin 60 cm ja sen vesi vaihtuu noin 2,5 vuodessa. Päijänteen vedenlaatu on viime vuosikymmeninä parantunut huomattavasti ja järvi on ekologiselta tilaltaan luokiteltu hyväksi (OIVA). Päijänne sijaitsee jokiravun historiallisesta levinneisyysalueesta pohjoiseen (Pursiainen ja Heinimaa 2009), mutta kuuluu kokonaisuudessaan kalataloushallinnon rapustrategian (2000) täplärapualueeseen. Täplärapua esiintyy Päijänteessä vesialueiden omistajien erilaisista istutuspäätöksistä johtuen laikuittaisesti (Ruokonen 2012), joten samasta järvestä löytyy myös ravuttomia alueita.

Tutkimusalueita oli Päijänteellä yhteensä 10. Näytekalat pyydettiin viideltä alueelta, joissa täplärapua tiedettiin esiintyvän ja viideltä alueelta, joilla ei ollut täplärapuja. Koeravustukseen valittiin keskenään mahdollisimman samankaltaisia rantoja. Heinä-elokuussa 2008 tehtyjen koeravustusten yksikkösaalis (CPUE, catch per unit effort) vaihteli kivikkorannoilla välillä 1,5-8,6 yksilöä/mertayö (Mykrä 2010). Tulosen ym. (1998) mukaisella jaottelulla ravullisista havaintoalueista vain Taipaleenniemi oli tiheä rapukanta, muilla ravullisilla alueilla kohtalainen. Ravullisia alueita olivat Padasjoen Taipaleenniemi, Kuhmoisen Ruolahti sekä Hietasaari, Päijätsalo ja Humalakivet Sysmässä (Kuva 1). Suurin raputiheys oli Taipaleenniemessä ja pienimmät Ruolahdessa ja Päijätsalossa (Mykrä 2010). Ravuttomia kontrollialueita taas olivat Kuhmoisissa Lampsalo ja Haukkasalo, Sysmässä Hirvisaari ja Kansaanniemi sekä Luhangan Kytösaari. Koeravustusten tulokset varmistettiin sukelluksin havaintoalueilla (Ruokonen, 2012).



Kuva 1. Havaintoalueet, josta näytesärjet pyydettiin Päijänteellä. o Ravuton alue x Ravullinen alue. (OIVA –ympäristö- ja paikkatietopalvelu)

Kalat pyydettiin tutkimusta varten elokuussa 2008. Kalojen pyynnissä käytettiin NORDIC-yleiskalastusverkkoja, jotka oli asetettu pyyntiin rantaan nähden poikittain yön yli noin 12 tunniksi (Mykrä 2010, Ruokonen 2012). NORDIC-verkkoja käytetään sisävesissä verkkokoekalastuksiin, joissa pyritään samaan pyydystystehokkuuteen erikokoisilla kaloilla (Kirjavainen ym. 2008). Jokaisella tutkimusalueella oli pyynnissä 4 verkkoa, joista kaksi sijaitsi kivikkorannalla ja kaksi kasvillisuusrannalla. Saaliista valittiin silmämääräisesti keskimääräisen kokoisia kaloja noin 20 yksilöä. Kaikilla näytealoilla ei päästy tähän tavoitteeseen, joten verkoista otettiin kaikki saatavissa olevat kalat. Valinta perustui olettamukseen, että samankokoiset kalat ovat ikäluokaltaan vastaavia eri alueilla. Valikoimalla samankokoisia kaloja haluttiin välttää tilannetta, jossa erilainen näytekalojen kokojakauma eri alueilla voisi vaikuttaa havaittuun loisyhteisöön. Näin valittuina näytekaloina ei kuitenkaan voida tehdä päätelmiä alueiden kalaston rakenteesta.

3.2. Loisten tutkiminen

Pyynnin jälkeen valitut särjet pakastettiin yksittäin satunnaisesti koodattuihin pusseihin. Koodauksen avulla särkien loiset voitiin tutkia sokkona tietämättä kalan

alkuperää tutkimusvaiheessa. Pakastetuista särjistä tutkittiin loiset vuosien 2011 ja 2012 aikana. Kalat sulatettiin, niiden paino punnittiin 0,1 g tarkkuudella ja kokonaispituus mitattiin 1 mm tarkkuudella viivaimen avulla. Kunkin kalayksilön loiset tutkittiin oikean silmän linssistä ja lasiaisesta, oikean puolen kiduksista, pyrstöevästä, sisäelimestä ja erikseen virtsanjohtimesta. Tutkittavat elimet preparoitiin yksittäin lasilevyille. Pyrstön osalta eväruodot irrotettiin toisistaan ja halkaistiin, jotta ruotojen sisällä mahdollisesti olleet loiset saatiin näkyviin pakastetusta särjestä. Silmän ja suolen sisältö jaettiin tarvittaessa useampaan osaan. Linssi tutkittiin silmästä erikseen. Loiset määritettiin ja laskettiin mahdollisimman tarkasti lajilleen tarkastelemalla alhaaltapäin valaistua kahden lasilevyn väliin litistettyä näytettä preparointimikroskoopilla. Kaikkia taulukossa 1 esitettyjä särjen loisia ei ollut mahdollista havaita preparointimikroskoopilla niiden pienen koon vuoksi.

3.3. Tilastolliset menetelmät

Saaduista tuloksista laskettiin lajikohtainen loisen keskimääräinen lukumäärä isännissä, eli abundanssi, ja tämän keskiarvo kullekin alueelle. Samoin laskettiin lajikohtainen loisittujen isäntien osuus, prevalenssi, jakamalla loisittujen kalojen lukumäärä kaikkien tutkittujen kalojen lukumäärällä. Näitä keskiarvoja käytettiin havaintoyksikköinä tilastollisessa analysoinnissa, sillä tutkimusalueiden voidaan olettaa olevan keskenään riippumattomia, toisin kuin kalayksilöiden alueiden sisällä.

Loisten keskimääräinen lukumäärä isännissä ei ollut normaalijakautunut muunnostenkaan avulla, joten vertailtaessa eroja ravullisten ja ravuttomien havaintoalueiden välillä analyysiksi valittiin ei-parametrinen Mann-Whitneyn U-testi. Loisittujen isäntien osuutta verrattiin ravuttomien ja ravullisten alueiden välillä t-testillä loislajien jakauman ollessa normaali, muutoin ei-parametrisella Mann-Whitneyn U-testillä. Kalojen vastaavuutta ravullisten ja ravuttomien alueiden välillä tutkittiin painon ja pituuden keskiarvoista ei-parametrisellä Mann-Whitneyn U-testillä, sillä aineisto ei noudattanut normaalijakaumaa. Kruskal-Wallis testillä tutkittiin alueiden välistä eroa.

Spearmanin korrelaatiolla tutkittiin loisten ja kalojen koon välistä yhteyttä ja lineaarisen regression avulla naaraiden osuuden ja särkien koon välistä riippuvuutta. Mikäli loislajin keskimääräinen lukumäärä isännissä korreloi voimakkaasti kalan koon kanssa ja kalojen koossa on eroja esimerkiksi ravullisten ja ravuttomien alueiden välillä, voivat kalojen kokoerot vaikuttaa loistuloksiin. Taylorin menetelmällä (Valtonen ym. 2012a) tutkittiin loisten aggregoitumista. Menetelmä perustuu logaritmoitujen keskiarvojen ja varianssien väliseen lineaariseen malliin, jossa logaritmoidun keskiarvon kulmakerroin kuvaa aggregoitumista. Käytännössä loiset jakautuvat aina epätasaisesti isäntäyksilöiden välillä. Aggregoitumisindeksin avulla voidaan tarkastella, jakautuvatko tutkimusaineistossa jotkin loislajit voimakkaammin muutamiin isäntäyksilöihin. Mikäli aggregoitumista ei loisaineistossa näy tai aggregoitumisindeksi ei ole kirjallisuuden perusteella loislajille tyypillinen, voidaan pohtia, onko näytemäärä ollut riittävä kuvaamaan loisten todellista jakautumista isäntien välillä.

NMS-monimuuttujamenetelmällä (Non-metric Multidimensional Scaling) luotiin aineistosta ordinaatioavaruus. NMS-ordinaatio ratkaistiin PC-ORD -sovelluksella tutkittujen kalayksilöiden loisyhteisöjen perusteella. NMS-monimuuttujamenetelmän avulla voidaan selvittää, jakautuuko tutkimusaineisto jonkin muuttujan suhteen toisistaan erottuviin ryhmiin. Alkuperäiselle aineistolle tehtiin log+1 -logaritmuunnos, jonka jälkeen tarkasteluun voitiin ottaa mukaan yhteensä 185 kalayksilöä. NMS-menetelmässä käytettiin Sorensenin etäisyysmittaa ja 2-uloitteista avaruutta.

4. TULOKSET

4.1. Tutkitut kalat ja löydetyt loiset

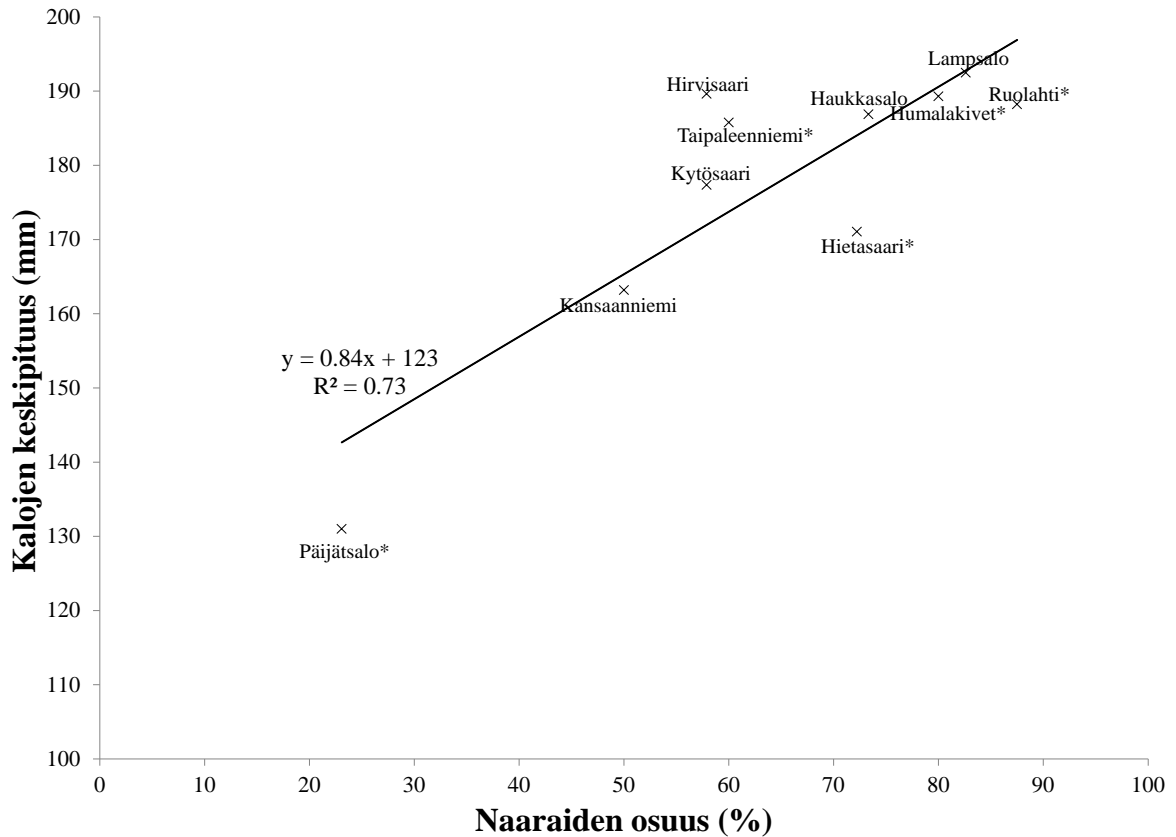
Loiset määritettiin yhteensä 188 särjestä. Särjen kiduksilla toukkavaiheessa loisivan *Rhipidocotyle campanula* -imumadon osalta määrittäminen onnistui luotettavasti vain 117 särjen osalta. Kultakin havaintoalueelta tutkittiin 16-23 kalayksilöä, joiden pituus oli 85-240 mm ja massa 8-154 g. Havaintoalueiden näytekalojen keskimääräinen koko (Taulukko 2.) oli normaalijakautunut.

Särkien kokonaispituudesta löytyi tilastollisesti merkitseviä eroja eri havaintoalueiden välillä (ANOVA: $F = 6,855$, $df = 9$, $p < 0,001$). Pienimmät särjet oli pyydetty Päijätsalosta. Päijätsalon särjet olivat keskipituudeltaan pienempiä kuin muiden havaintoalueiden kalat (Tukey HSD: $p < 0,05$). Myös Kansaanniemen kalat erosivat Lampsalon särjistä, joiden pituuden keskiarvo oli suurin eri havaintoalueiden näytekalosta (Tukey HSD: $p < 0,05$). Näytekalat eivät kuitenkaan eronneet pituudeltaan tilastollisesti merkitsevästi ravullisten ja ravuttomien havaintoalueiden välillä. (T-testi: $t = -0,722$, $df = 8$, $p = 0,491$).

Ainoastaan Päijätsalon särjissä oli enemmän uroksia kuin naaraita. Särkikaloiilla urokset ovat yleisesti pienempiä kuin naaraita. Naaraiden pieni osuus selittää edellä esitettyä Päijätsalon särkien pienempää kokoa (Kuva 2). Ilman ikämäärittäystä ei voida sanoa, että Päijätsalosta olisi valikoitunut nuorempia näytekaloja, jotka olisivat ikäeronsa vuoksi altistuneet loisille poikkeavasti.

Taulukko 2. Näytesärkien määrä (n), sukupuolijakauma ja keskipituuksien keskiarvot havaintoalueilla, sekä näistä lasketut keskiarvot ravullisille ja ravuttomille alueille.

| Havaintoalue | n (kpl) | Naaraita (%) | Keskipituus ± keskivirhe (mm) | Keskimassa ± keskivirhe (g) |
|-------------------|------------|-----------------|----------------------------------|--------------------------------|
| RAVULLISET | | 59 | 173 ± 3 | 65,4 ± 1,0 |
| Hietasaari | 18 | 72 | 171 ± 5 | 63,2 ± 6,1 |
| Ruolahti | 18 | 88 | 188 ± 6 | 78,5 ± 6,1 |
| Humalakivet | 20 | 80 | 189 ± 5 | 77,6 ± 5,7 |
| Päijätsalo | 16 | 23 | 131 ± 10 | 32,4 ± 7,8 |
| Taipaleenniemi | 17 | 60 | 186 ± 6 | 75,6 ± 6,9 |
| RAVUTTOMAT | | 64 | 185 ± 3 | 74,9 ± 3,1 |
| Haukkasalo | 17 | 73 | 187 ± 6 | 81,4 ± 6,1 |
| Kytösaari | 20 | 58 | 177 ± 6 | 66,3 ± 4,9 |
| Kansaanniemi | 20 | 50 | 163 ± 7 | 52,7 ± 7,0 |
| Lampsalo | 23 | 83 | 192 ± 8 | 93,6 ± 8,3 |
| Hirvisaari | 19 | 58 | 190 ± 5 | 80,6 ± 6,1 |



Kuva 2. Näytesärkien pituuden ja naaraiden prosenttiosuuden välinen lineaarinen regressio havaintoalueiden keskiarvoihin perustuen. Sovitettu yhtälö on tilastollisesti merkitsevää (ANOVA: $F = 21,175$; $df = 1$; $p = 0,002$).

Näytesärjistä löydettiin yhteensä 19 eri loislaajaa (Taulukko 3). Loisista *R. fennica* ja *R. campanula* –imumatojen keskimääräinen lukumäärä isännissä oli merkitsevästi suurempi pienemmillä kaloilla (Taulukko 4). Yleisimmistä loisista *T. clavata*, *Diplostomum* spp. (E) ja *A. lucii* olivat keskimääräiseltä lukumäärältään isännissä merkitsevästi runsaampia isompikokoisilla kaloilla. Korrelaatiokertoimet eivät ole lähellä ääriarvoja -1 ja 1, joten korrelaatio ei tilastollisesti merkitsevälläkään tuloksilla ole voimakasta.

Taulukko 3. Näytesärjistä havaitut loiset jaoteltuna väli-isäntien perusteella. Yleisimmät loiset on merkitty **lihavoiden**.

| Simpukka | Kotilo | Hankajal- kainen | Vesisiira | Harvasukas- mato | Useita väli- isäntiä |
|--------------------------------|-------------------------------------|----------------------------|----------------------------------|--------------------------------|---------------------------|
| <i>Rhipidocotyle fennica</i> | <i>Tylodelphus clavata</i> | <i>Ligula intestinalis</i> | <i>Acanthocephalus lucii</i> | <i>Careophyllaides fennica</i> | <i>Rhapidascaris acus</i> |
| <i>Rhipidocotyle campanula</i> | <i>Tylodelphus podicipina</i> | <i>Philometra</i> sp. | <i>Acanthocephalus anguillae</i> | <i>Pseudocapillaria</i> sp. | |
| <i>Allocreadium isoporum</i> | <i>Diplostomum</i> spp. (VB) | | | | |
| <i>Phyllodistomum folium</i> | <i>Diplostomum</i> spp. (E) | | | | |
| | <i>Sphaerostoma glogiporum</i> | | | | |

Taulukko 4. Korrelaatio näytesärkien pituuden ja loisten keskimääräisen lukumäärän välillä isännissä Spearmanin kaksisuuntaisella korrelaatiolla.

| Loinen | n (kpl) | Spearmanin korrelaatiokerroin r_s | Tilastollinen merkitsevyys P |
|------------------------------|---------|-------------------------------------|------------------------------|
| <i>P. homoion</i> | 188 | 0,21 | 0,003 |
| <i>R. fennica</i> | 188 | -0,33 | 0,000 |
| <i>R. campanula</i> | 117 | -0,38 | 0,000 |
| <i>T. clavata</i> | 188 | 0,18 | 0,014 |
| <i>T. podicipina</i> | 188 | -0,08 | 0,262 |
| <i>Diplostomum spp. (VB)</i> | 188 | 0,10 | 0,180 |
| <i>Diplostomum spp. (E)</i> | 188 | 0,16 | 0,028 |
| <i>A. isoporum</i> | 188 | 0,17 | 0,017 |
| <i>S. glogiporum</i> | 188 | 0,16 | 0,031 |
| <i>P. folium</i> | 188 | 0,07 | 0,373 |
| <i>L. intestinalis</i> | 188 | -0,05 | 0,460 |
| <i>C. fennica</i> | 188 | 0,01 | 0,913 |
| <i>R. acus</i> | 188 | 0,06 | 0,437 |
| <i>Pseudocapillaria sp.</i> | 188 | 0,12 | 0,111 |
| <i>Philometra sp.</i> | 188 | 0,16 | 0,034 |
| <i>N. rutili</i> | 188 | -0,04 | 0,575 |
| <i>A. lucii</i> | 188 | 0,32 | 0,000 |
| <i>A. anguillae</i> | 188 | 0,15 | 0,044 |
| <i>E. briani</i> | 188 | 0,07 | 0,321 |

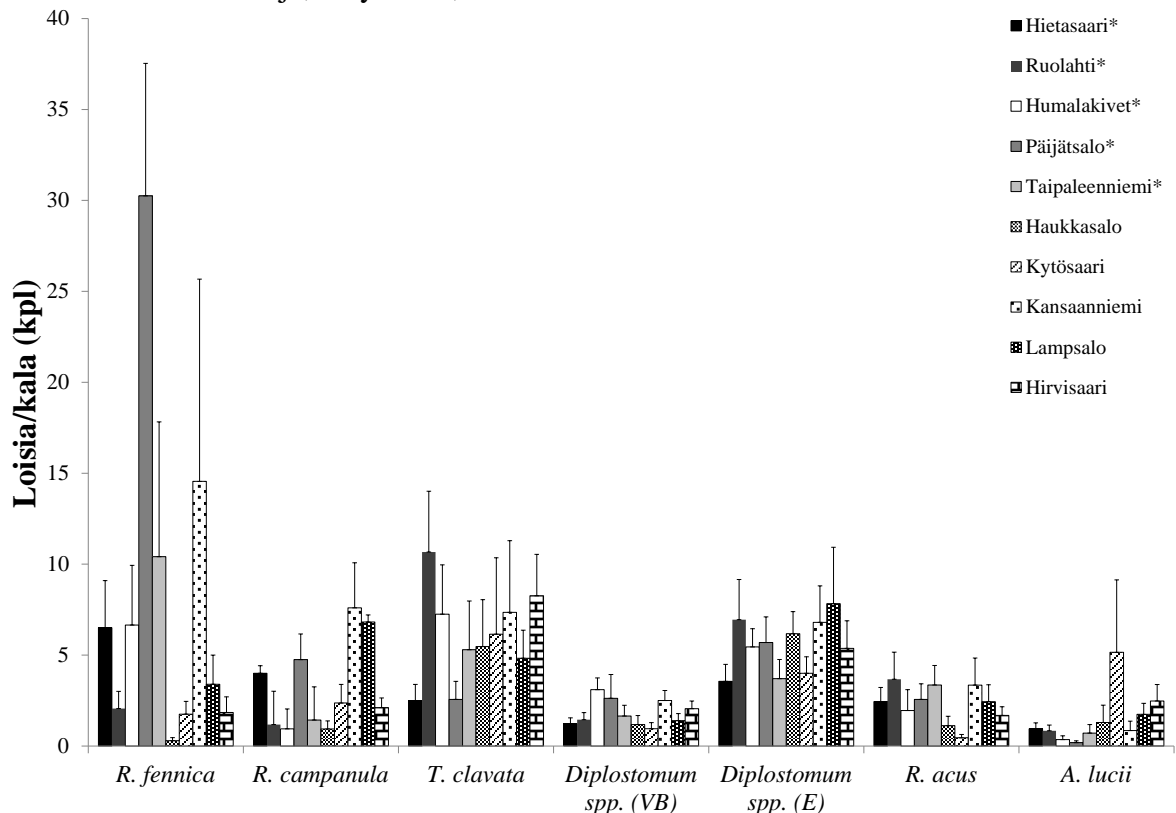
Seitsemän yleisimmän loisen osalta Taylorin menetelmällä määritetyn aggregoitumisen indeksin perusteella kaikilla loisilla esiintyi aggregoitumista, mutta eri loislajien välillä indeksi oli lähes samansuuruinen (Taulukko 5).

Taulukko 5. Särjistä löydettyjen yleisimpien loisten aggregoituminen näytekaloihin. Aggregoitumisindeksi on määritetty loisten abundanssin logaritmuunnettujen keskiarvojen ja varianssien välisestä kulmakertoimesta. Mitä enemmän indeksin arvo poikkeaa luvusta 1, sitä enemmän aggregoitumista esiintyy.

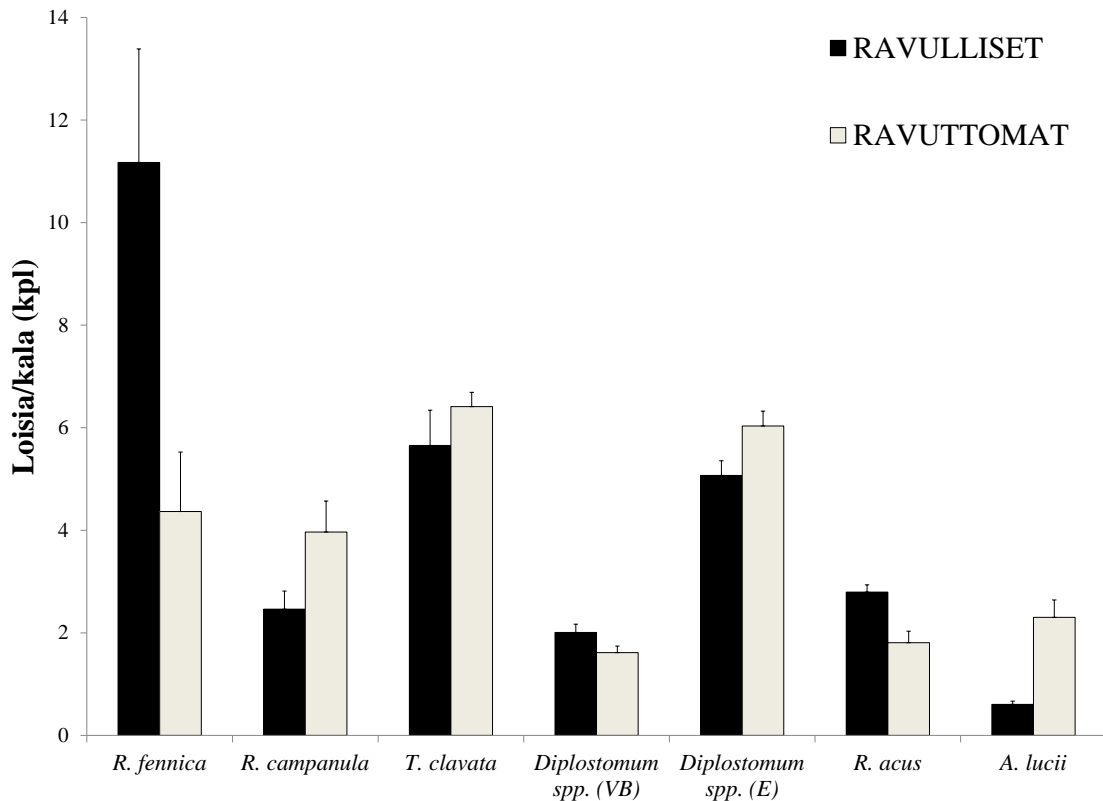
| Loinen | Aggregoitumisindeksi |
|------------------------------|----------------------|
| <i>R. fennica</i> | 2,00 |
| <i>R. campanula</i> | 1,97 |
| <i>T. clavata</i> | 2,06 |
| <i>Diplostomum spp. (VB)</i> | 1,89 |
| <i>Diplostomum spp. (E)</i> | 2,07 |
| <i>R. acus</i> | 2,01 |
| <i>A. lucii</i> | 2,04 |

4.2. Loisten keskimääräinen lukumäärä isännissä

T. clavata, *Diplostomum* spp. (VB), *Diplostomum* spp. (E) ja *R. acus* olivat keksimääräisiltä lukumääriltään isännissä normaalijakautuneita (Shapiro-Wilk: $p > 0,2$), joten näiden loisten eroja havaintoalueiden välillä tutkittiin ANOValla ja eroa ravullisten ja ravuttomien alueiden välillä t-testillä. *R. fennica* -imumadon keskimääräisessä lukumäärässä isännissä oli tilastollisesti merkitsevä ero havaintoalueiden välillä (ANOVA $F = 2,989$; $p = 0,002$). *R. fennica* oli ravullisessa Päijätsalossa tilastollisesti merkitsevästi runsaampi keskimääräiseltä lukumäärältään isännissä kuin ravullisissa Ruolahdessa ja Humalakivillä sekä ravuttomissa Hirvisaaressa, Lampsalossa, Haukkasalossa ja Kytösaaressa (Tukey HSD: $p < 0,05$). Ravullisten ja ravuttomien ryhmien vertailussa ei kuitenkaan löytynyt näiden loisten osalta tilastollisesti merkitsevää eroa. Muiden loisten keskimääräinen määrä isännissä ei ollut normaalijakautunut, joten loisten eroja vertailtiin havaintoalueiden välillä Kruskal-Wallis testillä sekä ravullisen ja ravuttoman havaintoalueryhmän välillä Mann-Whitney U-testillä. Havaintoalueiden välillä ei näytekalojen loisten keskimääräisessä lukumäärässä isännissä havaittu eroja (Kruskal-Wallis: $df = 9$, $p = 0,473$), vaikka *R. fennica* -imumadon keskimääräinen lukumäärä isännissä olikin Päijätsalossa huomattavan runsas (Kuva 3). Ravullisten ja ravuttomien havaintoalueryhmien välillä tilastollinen ero löytyi vain *Acanthocephalus lucii* -väkäkärämädöllä (Kuva 4, Mann-Whitney U: $Z = -2,402$ $p = 0,016$). Vesisiiraa (*Asellus aquaticus*) väli-isäntäänään käyttävä *A. lucii* oli keskimääräiseltä lukumäärältään isännissä runsaampi ravuttomilla alueilla. Väkäkärämatojen keskimääräinen lukumäärä isännissä oli suurin Kytösaaren näytekaloiissa. Kytösaaresta löytyi myös yksittäinen näytekala, jolla oli eniten väkäkärämatoja, 80 yksilöä, sisäelimissään.



Kuva 3. Särjistä löydettyjen seitsemän yleisimmän loisen keskimääräiset lukumäärät isännissä keskivirheineen. Tähdellä merkityillä havaintoalueilla esiintyy rapuja. Harvinaisempia, kuvasta puuttuvia loisia oli havaintoalueilla yhtä näytekalaa kohden keskimäärin yksi yksilö tai vähemmän.



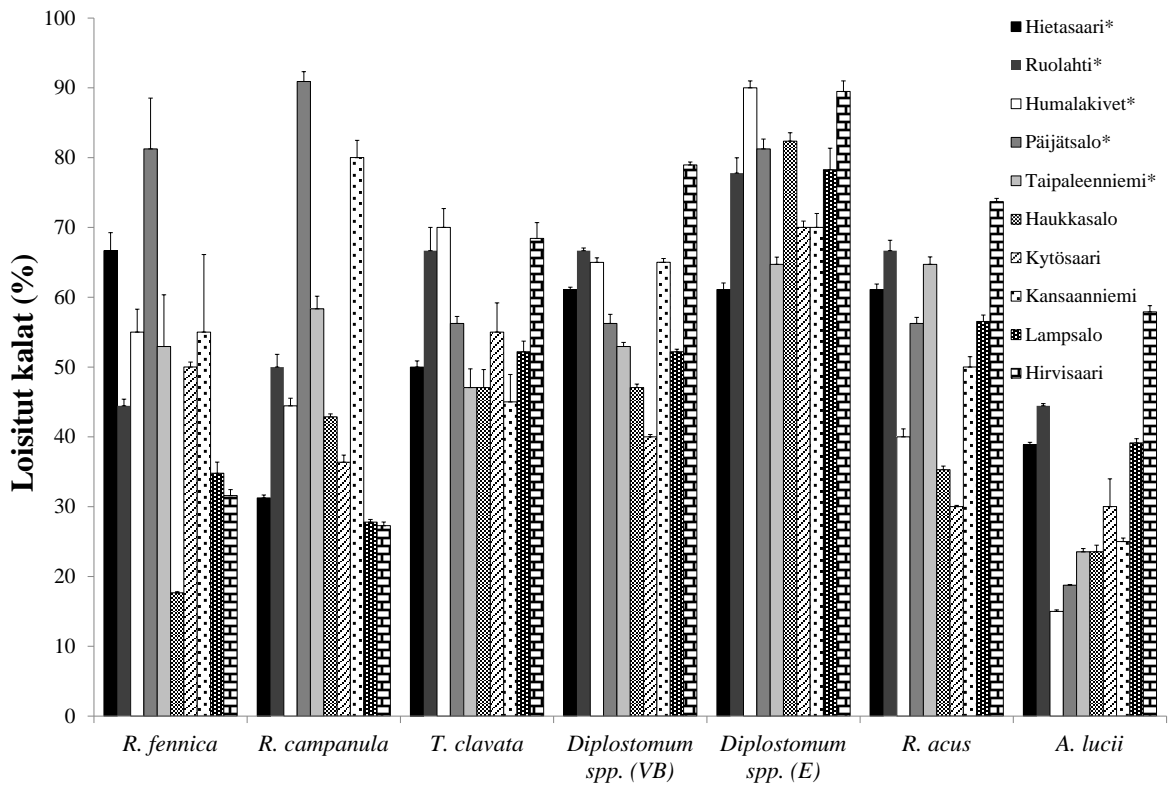
Kuva 4. Särjistä löydettyjen seitsemän yleisimmän loisen keskimääräiset lukumäärät isännissä keskivirheineen havaintoalueilla, joissa rapu esiintyy tai ei esiinny. Harvinaisempia, kuvasta puuttuvia loisia oli käsittelyryhmässä yhtä näytekalaa kohden keskimäärin vähemmän kuin yksi yksilö.

4.3. Loisittujen isäntien osuus

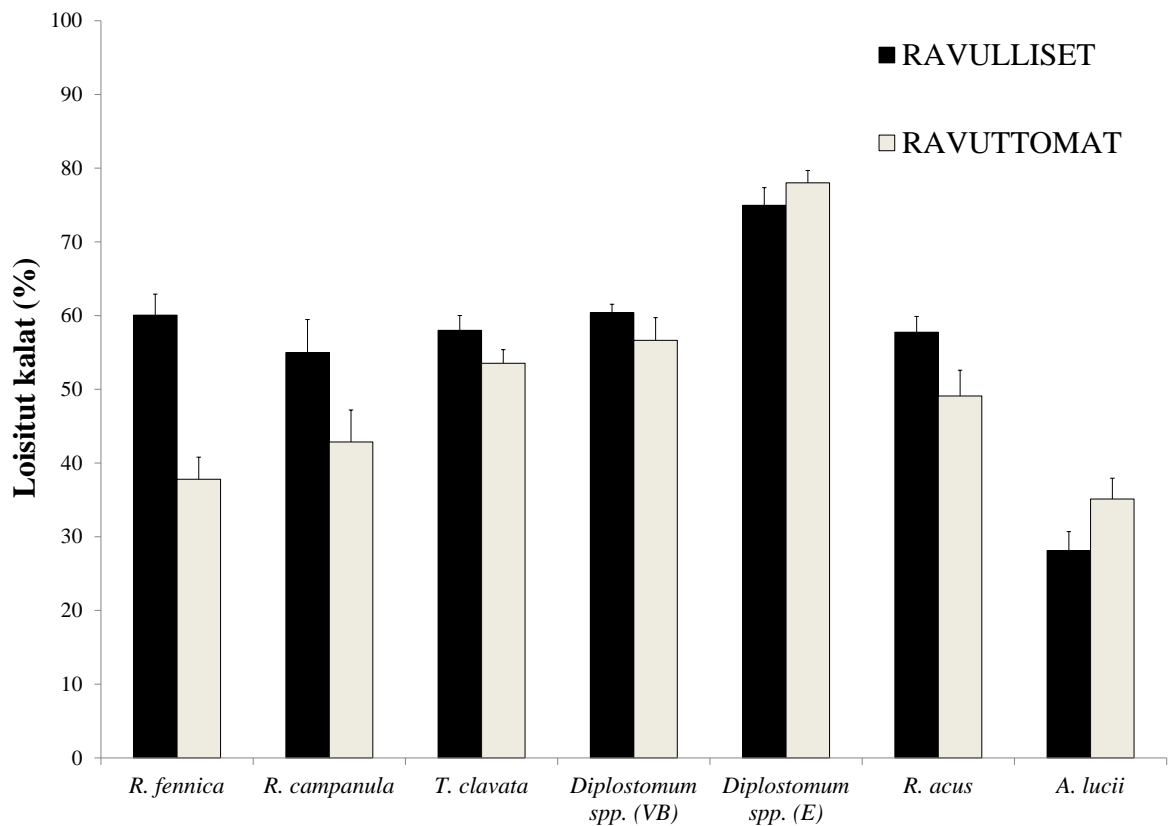
Loisittujen isäntien osuus erosi tilastollisesti merkitsevästi eri havaintoalueiden välillä *R. fennica* –imumadolla (ANOVA: $F = 2,432$; $p = 0,012$) ja *R. campanula* –imumadolla (ANOVA: $F = 2,466$, $p = 0,014$). *R. fennica* –imumadoilla loisittujen isäntien osuus oli suurempi ravullisessa Päijätsalossa kuin ravuttomassa Haukkasalossa (Tukey HSD: $p = 0,008$). *R. campanula* –imumadon loisittujen isäntien osuudessa oli vastaava tilastollinen ero Päijätsalon ja ravuttoman Lampsalon välillä (Tukey HSD: $p = 0,025$). Tilastollisia eroja loisittujen isäntien osuuksissa ei siis löytynyt alueissa käsittelyiden (ravulliset ja ravuttomat) sisällä.

R. fennica, *R. campanula*, *T. clavata*, *Diplostomum spp. (VB)*, *Diplostomum spp. (E)*, *R. acus* ja *A. lucii* esiintyivät näytekalojen perusteella kaikilla havaintoalueilla. Loisista *S. glogiporum*, *Pseudocapillaria sp.* ja *P. folium* löydettiin vain joko ravuttomien tai ravullisten havaintoalueiden näytekaloista, mutta kutakin loislajia esiintyi vain kahdessa tai kolmessa näytekalassa. Särjen silmän lasiaisessa esiintyvät *Diplostomum spp. (E)* –imumadot olivat keskimääräisesti yleisimpiä loisia sekä ravuttomien että ravullisten havaintoalueiden kaloilla (Kuva 5). Niitä löydettiin keskimääräisesti eniten Humalakivien havaintoalueelta, jossa *Diplostomum spp. (E)* esiintyi 90 %:lla kaloista.

Särjen evillä metakerkariavaiheena loisiva *R. fennica* –imumato oli loisittujen isäntien osuudeltaan tilastollisesti merkitsevästi yleisempi ravullisilla alueilla (Kuva 6, T-testi: $t = -2,388$; $df = 8$; $p = 0,044$). Muiden löydettyjen loisten prevalenssi ei eronnut tilastollisesti merkitsevästi ravullisten ja ravuttomien alueiden välillä.



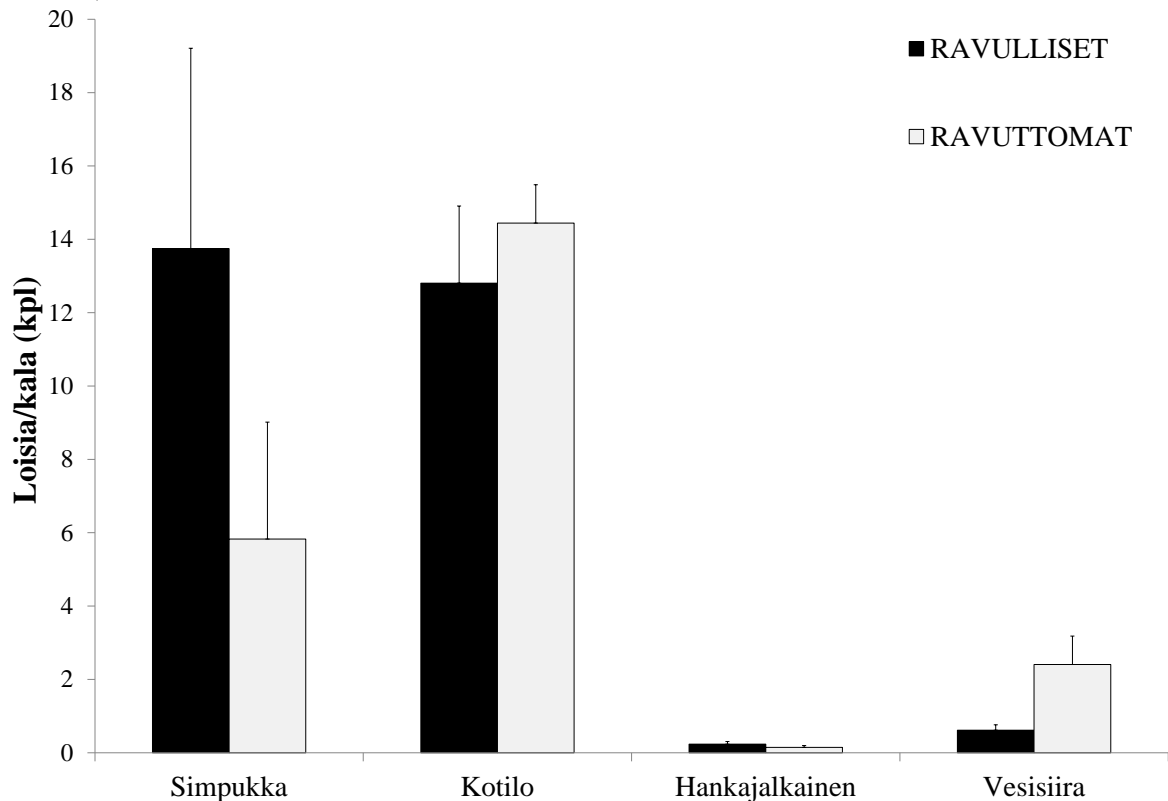
Kuva 5. Särjistä löydettyjen seitsemän yleisimmän loisen keskimääräiset osuudet isännissä keskivirheineen. Tähdellä merkityillä havaintoalueilla esiintyy rapuja. Harvinaisempia, kuvasta puuttuvia loisia oli havaintoalueilla yhtä näytekalaa kohden keskimäärin yksi yksilö tai vähemmän.



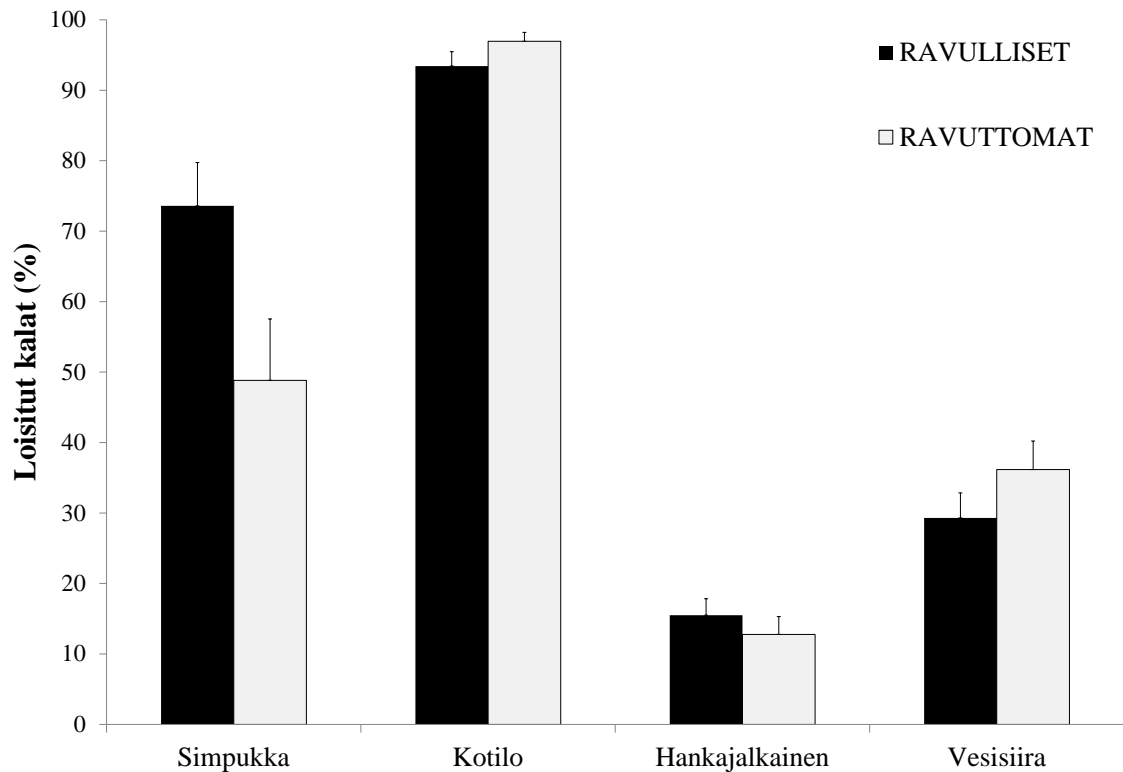
Kuva 6. Särjistä löydettyjen seitsemän yleisimmän loisen keskimääräiset osuudet isännissä keskivirheineen ravullisilla ja ravuttomilla alueilla. Harvinaisempia, kuvasta puuttuvia loisia oli käsittelyryhmässä yhtä näytekalaa kohden keskimäärin vähemmän kuin yksi yksilö.

4.4. Loisten jaottelu väli-isäntiin

Eroja loisten keskimääräisessä lukumäärässä isännissä ja loisittujen isäntien osuudessa tutkittiin isäntäkohtaisesti jakamalla loiset ryhmiin väli-isäntänsä mukaan (Taulukko 3, Kuvat 7 ja 8). Harvasukasmatoja väli-isäntään käyttävät loiset jätettiin pois tarkastelusta, sillä niitä esiintyi vain kymmenessä näytekalassa. *R. acus* –sukkulamadolla taas on useita eri vaihtoehtoja väli-isänniksi, joten tätä varsin yleistä loista ei myöskään tarkasteltu tässä yhteydessä. Tilastollisesti merkitsevä ero ravullisten ja ravuttomien havaintoalueiden välillä näkyi tällä jaottelulla vain loisten keskimääräisessä lukumäärässä isännissä (Mann-Whitney U: $Z = 2,402$; $p = 0,016$) vesisiiran loisissa, eli käytännössä jo aiemmissa tarkasteluissa havaituissa eroissa *A. lucii* –väkäkärämädon osalta. *A. anguillae* on tarkastelussa mukana vesisiiran loisena, mutta sen vaikutus on ollut pieni johtuen *A. anguillae* –väkäkärämädon suhteellisesta harvinaisuudesta näytekalloissa. Ero simpukkavälitteisten loisten loisittujen isäntien osuudessa ravullisten ja ravuttomien alueiden välillä oli lähellä tilastollista merkitsevyyttä (Kuva 9, T-testi: $t = 2,261$; $df = 8$; $p = 0,054$).



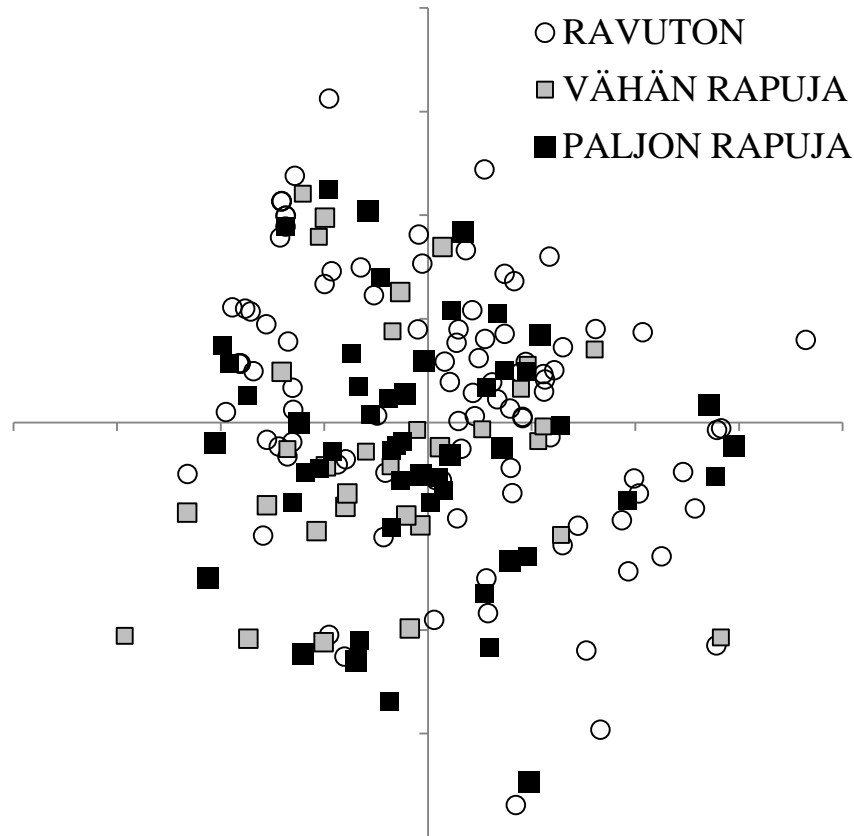
Kuva 7. Särkien loisten keskimääräiset lukumäärät isännissä keskivirheineen ravullisilla ja ravuttomilla alueilla. Loiset on jaettu ryhmiin väli-isäntiensä mukaan.



Kuva 8. Särkien keskimääräiset loisittujen isäntien osuudet keskivirheineen ravullisilla ja ravuttomilla alueilla. Loiset on jaettu ryhmiin väli-isäntiensä mukaan.

4.5. Loisyhteisön ordinaatioavaruus

Loisyhteisöihin (infrayhteisö) perustuvassa 2-ulotteisessa NMS -ordinaatioavaruudessa ei havaittu kalayksilöiden ryhmittymistä elinympäristönsä rapumäärän mukaan (Kuva 9). Ravuttomien alueiden kalat jakautuivat tasaisesti vähärapuisiksi (Ruolahti ja Pääjäsalo) sekä runsasrapuisiksi (Taipaleenniemi, Hietasaari ja Humalakivet) määriteltyjen alueiden kalayksilöiden joukkoon.



Kuva 9. Särkiyksilöiden jakautuminen NMS-ordinaatioavaruuteen yksilöllisen loisyhteisönsä perusteella. Loisyhteisöön on otettu mukaan runsaimmat loiset: *R. fennica*, *T. clavata*, *Diplostomum spp.* (VB), *Diplostomum spp.* (E), *R. acus* ja *A. lucii*. *R.campanula* jätettiin määrittämisestä pois, koska sitä ei saatu määritettyä luotettavasti kaikista näytekalloista. Rapujen tiheysluokittelu on vastaava Mykrän (2010) kanssa. Lopullinen stressi on 24,917, epäpysyvyys 0,00178 ja iterointeja 100.

5. TULOSTEN TARKASTELU

Tutkimuksessa havaittiin *Acanthocephalus lucii* –väkäkärämatoja keskimääräiseltä lukumäärältään isännissä runsaammin ravuttomien kuin ravullisten alueiden särjillä ja *Rhipodictyle fennica* –imumatojen loisittujen isäntien osuuden olevan suurempi ravullisten alueiden särjillä. Mykrän (2010) tulos oli vastaava ahvenella *Acanthocephalus lucii* –väkäkärämatojen osalta. Ahvenilla oli kotilovälitteisiä loisia vähemmän ravullisilla alueilla. Särjellä ei tullut esille vastaavaa kotilovälitteisten loisten eroa kuin Mykrän (2010) tutkimuksessa ahvenilla.

Acanthocephalus lucii –väkäkärämatoja oli tilastollisesti merkitsevästi vähemmän sellaisien alueiden särjillä, jotka oli pyydetty täpläravun esiintymisalueilta. Saatua tulosta tukee Mykrän (2010) vastaavanlainen löydös ahventen (*Perca fluviatilis*) osalta Päijänteellä sekä Bjurströmin ym. (2010) havainnot siitä, että vesisiirtojen tiheydet olivat merkitsevästi vertailualueita alhaisempia Päijänteellä niillä alueilla, joilla täplärapu esiintyy. Vesisiira (*Asellus aquaticus*) on *A. lucii* –väkäkärämatojen väli-isäntä, josta loinen siirtyy pääisäntäänsä kalaan tämän syötyä vesisiiran. Vesisiirat saavat tartunnan kaloista veteen vapautuvista toukista. *A. aquaticus* on erityisesti ahvenelle, mutta myös särjelle tärkeä ravintokohde (Rask ja Hiisivuori 1985, Jamet 1994, Estlander ym. 2010). Loisituilla

vesisiirroilla on todettu muun muassa värimuutoksia ulkoasussa ja vähentynyt taipumus piiloutua (Benesh ym. 2008, 2009), joten loisitut yksilöt voivat olla helpommin havaittava saalis paitsi väkäkärämädön pääisännälle myös täplärapulle. On mahdollista, että saadut tulokset ovat seurausta täplärapun saapumisesta havaintoalueille: täplärapu voi käyttää ravintonaan vesisiirroja ja erityisesti helpommin havaittavia loisittuja siiroja. Tällöin ero erityisesti loisittujen siirojen tiheyksissä särjen tai ahvenen elinympäristössä voi näkyä kalalajien loisyhteisön muutoksena. *A. lucii* –väkäkärämädön elämänkierto on suhteellisen suoraviivainen kahden isännän systeemi, jossa siirtyminen isännästä toiseen tapahtuu ravinnon mukana. Yksinkertaisemmassa elämänkierrossa on mahdollisesti vähemmän mahdollisia ulkopuolisia muuttujia, jolloin muutokset systeemissä voivat olla havaittavissa helpommin kuin monimutkaisemmassa elämänkierrossa. *A. lucii* –väkäkärämädön elämänkierto voi siis toisin sanoen olla herkkä muutoksille isäntien tiheyksissä tai muissa ominaisuuksissa.

Rhipidocotyle fennica –imumadoilla loisittujen isäntien osuus oli tilastollisesti merkittävästi suurempi särjillä sellaisilla alueilla, joilla täplärapua esiintyi. Eri havaintoalueita keskenään verrattaessa *R. fennica* –imumadon keskimääräinen lukumäärä isännissä ja loisittujen isäntien osuus olivat huomattavan suuria Päijätsalossa, joka on ravullinen alue. Päijätsalon näytekalat olivat muiden havaintoalueiden kaloja pienempiä ja kalojen naaraiden osuus oli pienempi kuin muilla havaintoalueilla. *R. fennica* –imumadon elämänkierrossa väli-isäntinä ovat pikkujärvisimpukka (*Anadonta anatina*) ja särki (Karvonen ym. 2012). Pääisäntäänsä haukeen (*Esox lucius*) loinen pääsee, kun särki joutuu hauen ravinnoksi. Simpukoihin *R. fennica* siirtyy, kun hauen suolesta vapautuvat munat joutuvat simpukan hengitysveteen. Simpukasta runsain määrin vapautuvat kerkariatoukat siirtyvät särkiin tarttumalla rihmamaisilla ulokkeillaan ohi uiviin yksilöihin (Taskinen ym. 1997). Taskinen (1998b) havaitsi tutkimuksessaan, että *R. fennica* imumadon kerkariatuotanto on suurta erityisesti isoissa simpukkaisännissä. *R. fennica* tarvitsee suuren kerkariatuotannon vuoksi vain muutaman väli-isäntäyksilön tehokkaaseen leviämiseen. Mikäli täplärapu käyttää ravintonaan simpukoita, ovat pienemmät yksilöt sille helpommin käsiteltävää ravintoa, eikä täplärapun vaikutus näy kerkariatuotannossa. Toisaalta Taskinen (1998a) ei myöskään löytänyt viitteitä siitä, että *R. fennica* voisi aiheuttaa infektoimisensa isännissä liikakasvua isommissa simpukkayksilöissä. Isännälle aiheutettu liikakasvu voisi teoriassa olla imumadon selviytymisstrategia silloin, jos isäntien määrän vähentyminen, esimerkiksi saalistavan ravun vaikutuksesta, voisi vaikuttaa loisen elämänkierron onnistumiseen. Mykrän (2010) tutkimuksessa ei myöskään havaittu ahvenen simpukkavälitteisellä loisella, *R. campanula* –imumadolla, tilastollisesti merkittävää eroa ravullisten ja ravullisten alueiden välillä. Aiemmasta tutkimuksesta ei siis löydy selitystä tai tukea saadulle tulokselle *R. fennica* –imumadon osalta. *R. fennica* –imumadon metakerkariavaihe muodostaa kystejä särjen eväruotoihin (Karvonen ym. 2012) ja jää odottamaan pääsyä pääisäntäänsä. Voi olla mahdollista, että särkien ikä tai sukupuoli vaikuttaa loisittujen isäntien osuuteen ja loisen keskimääräiseen lukumäärään isännissä. Särki voi heikentää loisintaa tuhoamalla kystejä oman immuunipuolustuksensa avulla tai runsaasti loisitut särjet saattavat kuolla nuorina. Paljon liikkuvat särjet ovat myös voineet tehokkaammin altistua loisinnalle. *R. fennica* –imumadon elämänkiertoon vaikuttaa olennaisesti myös sen pääisännän, hauen, yleisyys alueella. Tämän tutkimuksen havaintoalueiden haukikannasta ei ole tietoa. Teoriassa rapu voisi vaikuttaa myös hauen yleisyyteen syömällä mätiä ja vastakuoriutuneita, kasvillisuuteen kiinnittyneitä poikasia. Esimerkiksi Degerman ym. (2007) eivät löytäneet haukikantojen tiheyksissä eroa täplärapullisten ja täpläraputtomien alueiden välillä tai alueilla, joilla täplärapukanta vaihteli harvasta tiheään.

Aiemmat tutkimukset ovat osoittaneet täplärapujen vähentävän erityisesti kotiloita ekosysteemissä (Nyström ym. 1996, Nyström ym. 1999, Bjurstöm 2010). Mykrä (2010) havaitsi kotilovälitteisiä *Ichthyocotylurus pileatus* –imumatoja vähemmän ahvenilla, jotka oli pyydetty täpläravun esiintymisalueilta. Mykrän (2010) tutkimuksessa tuli esille myös yleinen kotilovälitteisten loisten vähäisyys täpläravullisilla alueilla. Täplärapujen ei havaittu vaikuttavan särkien kotilovälitteisiin loisiin vastaavasti. Kotilovälitteisiä loisia oli keskimäärin lähes yhtä runsaasti ja yleisesti ravuttomilla ja ravullisilla alueilla. Yleisimmistä havaituista särjen loisista *Diplostomum spp.* (VB), *Diplostomum spp.* (E) ja *T. clavata* ovat myös ahvenen loisia. Mykrän (2010) Pro Gradu –työssä käytetään vastaavista *Diplostomum*-imumadoista nimityksiä *D. gasteroistei* ja *D. spathaceum*. Kaikki, *I. pileatus* mukaan lukien, ovat imumatoja, joiden elämänsykli on pääpiirteissään samanlainen. Näiden loisten elämänsykli on kotilon lisäksi väli-isäntänä kala ja pääisäntänä lintu. Särki on ravintotottumuksiltaan ahventa laaja-alaisempi. Särki pystyy, riippuen esimerkiksi ravinnon saatavuudesta, kasvuvaiheestaan ja petojen uhasta, vaihtamaan ahventa tehokkaammin ruokailualueeltaan rantavyöhykkeen ja ulapan välillä (Lammens ja Hoogenboezem 1991, Lappalainen ym. 2001). Erot ravintokäyttäytymisessä ja särjen ahventa suurempi ja vaihtelevampi elinalue saattaa muuttaa särjessä näkyviä loisyhteisömuutoksia verrattuna ahveneeseen.

Eläinplanktonin (hankajalkaiset) välityksellä siirtyvät, näytesärjistä löydetty loiset *Ligula intestinalis* ja *Philometra* sp. olivat tämän tutkimuksen särjillä niin harvinaisia, ettei täpläravun vaikutuksesta niiden osalta ole mielekäästä tehdä mitään johtopäätöksiä. Loisten on yleisesti todettu esiintyvän negatiivisen binomijakauman mukaisesti niin, että niitä on harvoilla isäntäyksilöillä paljon ja useilla yksilöillä vähän tai ei ollenkaan (Shaw ym. 1998, Valtonen ym. 2012a). Loisten jakautuminen epätasaisesti isäntäyksilöihin aiheuttaa sen, että liian pienellä otoskoolla ei välttämättä saada todellisia vaikutuksia esille. *Ligula intestinalis* –hihnamadon pääisäntään, kaloja syövään lintuun (Pulkinen & Valtonen, 2012), täpläravulla tuskin on vaikutusta. Väli-isäntinä toimivista hankajalkaislajeista osa voi elää rantavyöhykkeellä, joten rapu voisi käyttää niitä ravintonaan. Hankajalkaiset voivat kuitenkin nopean liikkumisensa vuoksi paeta saalistusta. Hankajalkaiset ovat usein myös runsaimmillaan lämpimänä kesäaikana, jolloin rapuilla on todennäköisesti tarjolla muutakin ravintoa runsaasti (Allan 1976).

5.1. Virhelähteitä

Tutkitut särjet oli pyydetty verkoin ja säilytetty usean vuoden ajan pakastettuina ennen loismäärityksiä. Verkkopyynti on tehokas tapa saada yksittäisen pyyntivuorokauden aikana tutkimusmateriaalia, mutta ongelmana loistutkimuksen kannalta on kalojen nopea pilaantuminen. Kun verkkoja pidetään pyynnin onnistumiseksi yleensä yön yli vedessä, saattaa pyynnin alkuvaiheessa verkkoon uineissa kaloissa olla jo kudosvaurioita. Tällöin myös osa loisista saattaa tuhoutua ennen kalojen pakastamista. Tutkimusmateriaalin pilaantuminen voidaan kuitenkin pitää mahdollisimman pienenä huolehtimalla kalojen nopeasta pakastamisesta pyynnin jälkeen. Kun verkkopyynti suoritetaan samalla tavalla kaikilla havaintoalueilla, vähennetään pyynnistä johtuvia eroja eri havaintoalueiden välillä.

Verkoista oli otettu talteen silmämääräisesti samankokoisia särkiä pyyntialueilta. Kun tätä tutkimusta tehdessä ei ollut käytössä tietoja havaintoalueiden särkikannoista pyyntiaikaan, ei loistutkimuksessa voitu ottaa huomioon mahdollisia eroja särkien tiheydessä tai kokojakaumassa havaintoalueiden tai ravullisten ja ravuttomien alueiden välillä.

Tutkimuksessa oli tavoitteena tutkia mahdollisimman samankaltaisia näytesärkiä eri havaintoalueilta. Näytekalojen samankaltaisuudella pyrittiin vähentämään kalojen koko- ja

ikäeroista johtuvaa vaikutusta loisyhteisöihin. Suuremmat kalayksilöt ovat yleensä runsaammin loisittuja ja loisyhteisö voi muuttua kalan iän kasvaessa (Karvonen 2012). Erityisesti Päijätsalon särjet erosivat kuitenkin kooltaan muista havaintoalueista. Päijätsalon näytekaloiissa oli myös huomattavan suuri osuus uroksia verrattuna muiden havaintoalueiden näytekaloihin. Särkikaloiilla urokset ovat yleisesti pienempiä kuin naaraat (Mann 1991), joten ilman ikämäärytyksiä ei voida sanoa, että Päijätsalon kalat olisivat olleet muiden havaintoalueiden näytekaloja nuorempia. Toisaalta myös sukupuoli voi vaikuttaa loistartunnan todennäköisyyteen. Kalojen koko, ikä ja sukupuoli vaikuttavat kalojen ravintokäyttäytymiseen, liikkumiseen, aggressiivisuuteen ja kehittyneeseen immuunipuolustukseen ja siten todennäköisyyteen saada loistartunta (Valtonen ym. 2012a). Lisääntymisaikana naaras yleensä panostaa urosta suuremman osan resursseista lisääntymiseen, jolloin sen immuunivaste loisia vastaan voi olla heikompi. Aggressiivisempi liikkuminen esimerkiksi ravinnon perässä voi lisätä loistartuntojen todennäköisyyttä. Kauemmin eläneellä yksilöllä on ollut ajallisesti enemmän mahdollisuuksia saada loistartuntoja ja isompikokoinen yksilö saattaa saada todennäköisemmin loistartunnan johtuen suuremmasta elinalueesta tai suuremmasta yksilön ihopinta-alasta. Määrittämällä näytesärkien ikä olisi ollut mahdollista pureutua tarkemmin näytekalojen eroihin eri havaintoalueilla.

Loisten keskimääräinen lukumäärä isännissä on binomijakautunut niin, että harvoissa isäntäyksilöissä on paljon loisia ja useissa ei lainkaan (Valtonen ym. 2012a). Vertailtaessa loisten keskimääräisiä lukumääriä isännissä ravullisten ja ravuttomien käsittelyjen välillä käytettiin tässä tutkimuksessa, yleisen tavan mukaan, aritmeettisia keskiarvoja havaintoalueilta. Käytettäessä aritmeettista keskiarvoa jakauman muoto häviää tarkastelusta ja erilaisetkin jakaumat voivat saada saman aritmeettisen keskiarvon. Loisten aggregoituminen harvoihin yksilöihin aiheuttaa myös sen, että ilmiöiden erojen havaitseminen voi olla vaikeaa jopa kohtuullisen työläällä ja aikaavievällä aineistokoolla.

5.2. Yhteenveto

Tämän tutkimuksen tarkoituksena on ollut selvittää, voiko uuden vieraslajin, täpläravun, esiintyminen alueella näkyä seurannaisvaikutuksena särkien loisyhteisössä. Täpläravun esiintyessä särjen elinympäristössä *Acanthocephalus lucii* –väkäkärsämatojen keskimääräinen lukumäärä särjissä on pienempi kuin täpläravuttomilla alueilla. *A. lucii* –väkäkärsämadon väli-isäntä on vesisiira (*Asellus aquaticus*). Simpukoita väli-isäntäänä käyttävän *Rhipidocotyle fennica* –imumadon osalta loisittujen särkien osuus on tämän tutkimuksen perusteella suurempi täpläravullisilla alueilla esiintyvissä särjissä kuin sellaisilla alueilla, joissa täplärapua ei ole. Tämä tutkimuksen tulokset vahvistavat osittain aiempia tutkimustuloksia täpläravun mahdollisista seurannaisvaikutuksista kalojen loisyhteisöihin, mutta toisaalta osoittavat että vaikutusten esiintyminen ja voimakkuus riippuvat myös kalaisäntien ekologiasta ja habitaatin käytöstä.

KIITOKSET

Suuri kiitos kuuluu työn ohjaajalle Katja Pulkkiselle, joka on rohkaissut tiukan paikan tullen ja auttanut työn jokaisessa vaiheessa. Haluan kiittää toista ohjaajaani Heikki Hämäläistä arvokkaista neuvoista ja ajatuksia herättävistä keskusteluista aiheeseen liittyen. Kiitoksen ansaitsee myös Timo Ruokonen, jolta sain ohjausta ja monia hyviä neuvoja. Marjut Mykrää kiitän pohjatyön tekemisestä ja tutkimusmateriaalista. Tekstin kommentoinnista kiitän Viivi Mänttäriä ja Mari Aaltosta. Jyväskylän yliopiston Ympäristöntutkimuskeskuksen reippaanlaista väkeä, erityisesti Heikki Alajaa ja Pekka Sundellia, kiitän rennon työskentelyilmapiirin tarjoamisesta kirjoitusvaiheessa.

KIRJALLISUUS

- Abrahamsson S.A.A. 1971. Density, growth and reproduction in populations of *Astacus astacus* and *Pacifastacus leniusculus* in an isolated pond. *Oikos* 22: 373-380.
- Allan J.D. 1976. Life history patterns in zooplankton. *Am. Nat.* 110: 165-180.
- Bangyeekhun E. 2002. *Parasites on crayfish. Characterisation of Their Pathogenesis, Host Interactions and Diversity*. PhD thesis, Uppsala University.
- Benesh D.P., Seppälä O. & Valtonen E.T. 2009. Acanthocephalan size and sex affect the modification of intermediate host coloration. *Parasitology* 136: 847-854.
- Benesh D.P., Valtonen E.T. & Seppälä O. 2008. Multidimensionality and intra-individual variation in host manipulation by an acanthocephalan. *Parasitology* 135: 617-626.
- Bjurström L. 2009. Impacts of the non-native crayfish (*Pacifastacus leniusculus*) on littoral benthic invertebrate communities in Lake Päijänne. Pro gradu –tutkielma, Jyväskylän Yliopisto.
- Bjurström L., Ruokonen T., Pursiainen M., Jones R.I. & Hämäläinen H. 2010. Impacts of the invasive Signal Crayfish on Littoral Macroinvertebrates of Large Boreal Lakes: A Pilot Study in Lake Päijänne, Finland. *Freshwater Crayfish* 17: 177-182.
- Carpenter J. 2005. Competition for food between an introduced crayfish and two fishes endemic to the Colorado River basin. *Environ. Biol. Fish.* 72: 335-342.
- Crawford L., Yeomans W.E. & Adams C E. 2006. The impact of introduced signal crayfish *Pacifastacus leniusculus* on stream invertebrate communities. *Aquatic Conserv: Mar. Freshw. Ecosyst.* 16: 611-621.
- Crowl T.A. & Covich A.P. 1990. Predator-induced life-history shifts in a freshwater snail. *Science* 247: 949-951.
- Davis M. A. 2009. *Invasion Biology*. Oxford University Press, New York.
- Degerman E., Nilsson P.A., Nyström P., Nilsson E. & Olsson K. 2007. Are fish populations in temperate streams affected by crayfish? - A field survey and prospects. *Environ. Biol. Fish.* 78: 231-239.
- Edsman L., Füreder L., Gherardi F. & Souty-Grosset C. 2010. *Astacus astacus*. Teoksessa: IUCN 2012. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2012.2. www.iucnredlist.org. Viitattu 7.11.2012.
- Estlander S., Nurminen L., Olin M., Vinni M., Immonen S., Rask M., Ruuhijärvi J., Horppila J. & Lehtonen H. 2010. Diet shifts and food selection of perch (*Perca fluviatilis*) and roach (*Rutilus rutilus*) in humic lakes of varying water colour. *J. fish biol.* 77:241-256.
- Fagerholm H-P. & Valtonen E.T. Pääjakso Sukkulamadot (Nematoda). Teoksessa: Valtonen E.T., Hakalahti-Siren T., Karvonen A. & Pulkkinen K. (toim.), *Suomen kalojen loiset*, Gaudeamus, Helsinki, s.141-181.
- Guan R. & Wiles P.R. 1998. Feeding ecology of the signal crayfish *Pacifastacus leniusculus* in a British lowland river. *Aquaculture* 169: 177-193.
- Hakkari L. & Saukkonen S. 1998. Päijänne, suomalainen suurjärvi. Teoksessa: Hakkari L. & Saukkonen S. (toim.) *Päijänne suomalainen suurjärvi*, Jyväskylän yliopisto / Ympäristötieteet, Jyväskylä-seura ry., Päijänne-luontokeskus, Jyväskylä, s. 11-13.
- Halmetoja A., Valtonen E.T. & Koskenniemi E. 2000. Perch (*Perca fluviatilis* L.) parasites reflect ecosystem conditions: a comparison of a natural lake and two acidic reservoirs in Finland. *Int. J. Parasitol.* 30: 1437-1444.
- Hylander S. 2004. Flodpärlmusslans känslighet för predation från kräftor - effect i jämförelse med andra hotfaktorer i ett skåniskt vattendrag. Examensarbete, Lunds Universitetet.

- Jamet J-L. Feeding activity of adult roach (*Rutilus rutilus* (L.)), perch (*Perca fluviatilis* (L.)) and ruffe (*Gymnocephalus cernuus* (L.)) in eutrophic Lake Aydat (France). *Aquat. Sci.* 1994 4:376-384.
- Johnson P.T.J., Dobson A., Lafferty K.D., Marcogliese D.J., Memmott J., Orlofske S. A., Poulin R. & Thielges D.W. 2010. When parasites become prey: ecological and epidemiological significance of eating parasites. *Trends Ecol. Evol.* 25: 362-371.
- Karvonen A. 2012. Loisyhteisöt. Teoksessa: Valtonen E.T., Hakalahti-Siren T., Karvonen A. & Pulkkinen K. (toim.), *Suomen kalojen loiset*, Gaudeamus, Helsinki. s.315-332.
- 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., Taskinen J. & Valtonen E.T. 2012. Pääjakso Laakamadot: luokka Imumadot (Trematoda). Teoksessa: Valtonen E.T., Hakalahti-Siren T., Karvonen A. & Pulkkinen K. (toim.), *Suomen kalojen loiset*, Gaudeamus, Helsinki, s.111-139.
- Karvonen A., Terho P., Seppälä O., Jokela J & Valtonen E.T. 2006. Ecological divergence of closely related *Diplostomum* (Trematoda) parasites. *Parasitology* 133: 229-235.
- Kirjavainen E., Aaltonen R., Huttula E., Kilpinen K., Kivinen S., Koivurinta M., Lappalainen A., Nyrönen J. & Vuoristo H. 2008. Kalataloudellisen velvoitetarkkailun kehittämistyöryhmän raportti, Maa- ja metsätalousministeriön työryhmämuistio 2008:3. Helsinki. 55 s. http://www.mmm.fi/attachments/mmm/julkaisut/tyoryhmuistiot/2008/5xjLeOT5f/trm3_2008.pdf Viitattu 13.12.2012.
- Koli L. 1990. *Suomen Kalat*, WSOY Helsinki, s. 133-136.
- Lammens E.H.R.R. & Hoogenboezem W. 1991. Diets and feeding behaviour. Teoksessa: Winfield I. J. ja Nelson J. S. (toim.) *Cyprinid fishes systematics, biology and exploitation Fish and Fisheries series 3*, Chapman & Hall, London, s. 353-376.
- Lappalainen A., Rask M., Koponen H., Vesala S. 2001. Relative abundance, diet and growth of perch (*Perca fluviatilis*) and roach (*Rutilus rutilus*) at Tvärminne, northern Baltic Sea, in 1975 and 1997: responses to eutrophication? *Boreal Env. Res.* 6: 107-118.
- Mann R.H.K. 1991. Growth and production. Teoksessa: Winfield I.J., Nelson S. *Cyprinid Fishes Systematics, biology and exploitation. Fish and fisheries series 3*, Chapman & Hall.London, s. 456-487.
- Mattila J. ja Bonsdorff E. 1988. A quantitative estimation of fish predation on shallow soft bottom benthos in SW Finland. *Kieker Meeresforschungen. Sonderhft* 6:111-125.
- Mkoji G.M., Hofkin B.V., Kuris A.M., Stewart-Oaten A., Mungai B.N., Kihara J.K., 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.
- Momot W.T. 1995. Redefining the role of crayfish in aquatic ecosystems. *Rev. Fish. Sci.* 3: 33-63.
- Mykrä M. 2010. Täpläravun (*Pacifastacus leniusculus*) vaikutus ahventen (*Perca fluviatilis*) loisyhteisöihin Päijänteellä. Pro gradu –tutkielma, Jyväskylän Yliopisto.
- Nyström P., Brönmark C. & Graneli W. 1996. Patterns in benthic food webs: a role for omnivorous crayfish? *Freshwater Biol.* 36: 631-646.
- Nyström P., Brönmark C. & Graneli W. 1999. Influence of an exotic and a native crayfish species on a littoral benthic community. *Oikos* 85: 545-553.
- OIVA –ympäristö- ja paikkatietopalvelu 5.3.2013.
- Persson L. 1987. Effects of habitat and season on competitive interactions between roach (*Rutilus rutilus*) and perch (*Perca fluviatilis*). *Oecologia* 73: 170-177.

- Pulkkinen K. & Valtonen E.T. 2012. Pääjakso Laakamadot: Luokka Heisimadot (Cestoda). Teoksessa: Valtonen E.T., Hakalahti-Siren T., Karvonen A. & Pulkkinen K. (toim.), *Suomen kalojen loiset*, Gaudeamus, Helsinki, s.87-109.
- Pursiainen M. & Heinimaa S. 2010. Joki- ja täpläravun elinkierto ja levinneisyys. *Riista- ja kalatalous selvityksiä* 6/2010: 1-24.
- Rask M. Hiisivuori C. 1985. The predation on *Asellus aquaticus* (L.) by perch, *Perca fluviatilis* (L.), in a small forest lake. *Hydrobiologia* 121: 27-33.
- Rellstab C., Louhi K-R., Karvonen A., Jokela J. 2011. Analysis of trematode parasite communities in fish eye lense pyrosequencing of naturally pooled DNA. *Infect. Genet. Evol.* 11: 1276-1286.
- Ruokonen T. 2012. Ecological impacts of invasive signal crayfish in large boreal lakes. PhD thesis, University of Jyväskylä.
- Ruokonen T., Pursiainen M. & Louhimo J. 2008. Rapuistutukset 2005-2006. Teoksessa: Pursiainen M., Ruokonen T. (toim.), *Raputaloustutkimus 2007 Riista- ja kalatalous selvityksiä* 3/2008, s. 16-22.
- Ruokonen T., Karjalainen J., Kiljunen M., Pursiainen M. & Hämäläinen H. 2012. Do introduced crayfish affect benthic fish in stony littoral habitats of large boreal lakes? *Biol. Invasions* 14: 813-825.
- Shaw D.J., Grenfell B.T., Dobson A.P. 1998. Patterns of macroparasite aggregation in wildlife host populations. *Parasitology* 117: 597-610.
- 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, Paris.
- Söderbäck, B. 1995. Replacement of Native Crayfish *Astacus astacus* by the Introduced Species *Pacifastacus leniusculus* in a Swedish Lake: Possible Causes and Mechanisms. *Freshwater Biol.* 33: 291-304.
- Taskinen J. 1998a. Influence of trematode parasitism on the growth of a bivalve host in the field. *Int. J. Parasitol.* 28:599-602.
- Taskinen J. 1998b, Cercarial production of the trematode *Rhipidocotyle fennica* in clams kept in field. *J. Parasitol.* 84: 345-349.
- Taskinen J., Mäkelä T., Valtonen E.T. 1997. Exploitation of *Anadonta piscinalis* by trematodes: parasite tactics and host longevity. *Ann. zool. Fenn.* 76: 790-795.
- Thieltges D.W., Jensen K.T. & Poulin R. 2008. The role of biotic factors in the transmission of free-living endohelminth stages. *Parasitology* 135: 407-426.
- Tulonen J., Järvenpää T., Erkamo E., Savolainen R., Westman K. & Mannonen A. 1998. *Rapuviedet tuottaviksi*, RKTL, Helsinki, 152 s.
- Uusitalo A., Kellomäki E. & Vääriskoski-Kaukanen S. 2008. Selvitys Päijänteen biosfäärialueen perustamisedellytyksistä. Teoksessa: *Keski-Suomen Ympäristökeskuksen raportteja* 4/2008: 1-92.
- Valtonen E.T. 2012. Pääjakso Väkäkärsämadot (Acanthocephala). Teoksessa: Valtonen E.T., Hakalahti-Siren T., Karvonen A. & Pulkkinen K. (toim.), *Suomen kalojen loiset*, Gaudeamus, Helsinki, s.167-181.
- 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., Karvonen A. & Hakalahti-Siren T. 2012a. Loisten aggregoituminen - miksi yhdellä kalalla on enemmän loisia kuin toisella? Teoksessa: Valtonen E.T., Hakalahti-Siren T., Karvonen A. & Pulkkinen K. (toim.), *Suomen kalojen loiset*, Gaudeamus, Helsinki, s.87-109.
- Valtonen, E.T., Pulkkinen, K. & Julkunen, M. 2003a: Getting to the core of parasite communities: revealing the exchange patterns among sympatric hosts. Teoksessa: Combes, C. & Jourdan J. (toim.) *Taxonomie, écologie et evolution des métazoaires parasites. Taxonomy, ecology and evolution of metazoan parasites*. (Livre homage à Louis Euzet), PUP, Perpignan, France, s. 287-303.
- Valtonen E.T., Hakalahti-Siren T., Karvonen A. & Pulkkinen K. (toim.) 2012b. *Suomen kalojen loiset*. Gaudeamus, Helsinki.
- Valtonen E.T., Holmes J.C., Aronen J. & Rautalahti I. 2003b. Parasite communities as indicators of recovery from pollution: parasites of roach (*Rutilus rutilus*) and perch (*Perca fluviatilis*) in Central Finland. *Parasitology* 126: 43-52.
- Westman K. 1973. The population of the crayfish *Astacus astacus* in Finland and the introduction of the American crayfish *Pacifastacus leniusculus* Dana. Teoksessa: Abrahamsson S. (toim.) *Freshwater crayfish, Papers from The First International Symposium on Freshwater Crayfish, Austria 1972*, Studentlitteratur, Lund, s. 41-55.
- Westman K. & Nylund V. 1985. *Rapu ja ravustus*. Weilin ja Göös, Espoo.
- Westman K. & Savolainen R. 2002. Growth of the signal crayfish, *Pacifastacus leniusculus*, in a small forest lake in Finland. *Boreal Env. Res.* 7: 53-61.
- Westman K., Savolainen R. & Julkunen M. 2002. Replacement of the native crayfish *Astacus astacus* by the introduced species *Pacifastacus leniusculus* in a small, enclosed Finnish lake: a 30-year study. *Ecography* 25: 53-73.
- Wilson K.A., Mangnuson J.J., Kratz T.K. & 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.

