

Pro gradu – tutkielma

**Täpläravun (*Pacifastacus leniusculus*) ja jokiravun
(*Actacus astacus*) syvyysuuntainen esiintyminen
Lammin Ormajärvellä ja Laukaan Pyhtääjärvellä
vuosina 2003 ja 2004**

Joonas Rajala



Jyväskylän yliopisto

Bio- ja ympäristötieteiden laitos

Kalabiologia ja kalatalous

17.6.2006

JYVÄSKYLÄN YLIOPISTO, Matemaattis-luonnontieteellinen tiedekunta

Bio- ja ympäristötieteiden laitos
Kalabiologia ja kalatalous

RAJALA JOONAS, O.: Täpläravun (*Pacifastacus leniusculus*) ja jokiravun (*Astacus astacus*) syvyysuuntainen esiintyminen Lammin Ormajärnessä ja Laukaan Pyhtääjärnessä vuosina 2003 ja 2004.

Pro gradu: 34 s.

Työn ohjaajat: FM Esa Erkamo, FT, dos. Juhani Pirhonen

Tarkastajat: FT, dos. Juhani Pirhonen, FM Riitta Savolainen

Kesäkuu 2006

Hakusanat: täplärapu, *Pacifastacus leniusculus* D., jokirapu, *Astacus astacus* L., imurointi, habitaatin käyttö, pohjanlaatu

TIIVISTELMÄ

Täplärapu (*Pacifastacus leniusculus*) ja jokirapu (*Astacus astacus*) ovat merkittäviä sisävesien saaliskohteita. Suurin osa isoista rapuvesistä on voimatalouden ja sen aiheuttamien ravuille haitallisten vedenkorkeuden vaihteluiden piirissä. Varsinkin ravunpoikasten on arveltu kärsivän eniten säännöstelyn aiheuttamista haittavaikutuksista, koska on arveltu, että poikaset elävät lähellä rantaa. Tietous säännöstelyn vaikutuksista rapukannalle on vähäistä. Tässä tutkimuksessa imuroitiin Lammin Ormajärveltä 0,2 – 6 m:n syvyydeltä ja Laukaan Pyhtääjärveltä 0,2 – 3 m:n syvyydeltä pohja-ainesta ja määritettiin raputiheyksiä ja pohjanlaatua. Tulokset osoittavat, että ravunpoikasia esiintyy myös syvemmillä vesialueilla, eikä pelkästään ranta-alueilla. Suurimmat tiheydet joki- ja täpläravunpoikasilla määritettiin 1 m:n syvyydeltä. Pohjanlaadulla oli merkitystä ravunpoikasten esiintymiseen. Kivikkoisilla alueilla oli tilastollisesti merkitsevästi enemmän alle 60 mm:n pituisia täplärapuja, kuin alueilla, joissa kiven ja soran osuus oli alle 30 % pohja-alasta. Kivi- ja sorapohjaista aluetta esiintyi eniten ranta-alueilla. Mitä suurempi vaikutus vedenpinnan säännöstelyllä on ravunpoikasille soveltuvan kivi- ja sorapohjaisen habitaatin määrään, sitä enemmän säännöstelyn voidaan arvella vaikuttavan järven rapukantaan.

UNIVERSITY OF JYVÄSKYLÄ, Faculty of Mathematics and Science

Department of Biological and Environmental Science
Fish Biology and Fisheries

RAJALA JOONAS O.: Depth distribution of the signal crayfish (*Pacifastacus leniusculus*) in Lake Ormajärvi in Lammi and noble crayfish (*Astacus astacus*) in Lake Pyhtääjärvi in Laukaa in 2003 and 2004

Master of Science Thesis: 34 s.

Supervisors: MSc. Esa Erkamo, PhD. dos. Juhani Pirhonen

Inspectors: PhD. dos. Juhani Pirhonen, MSc. Riitta Savolainen

July 2006

Key Words: signal crayfish, *Pacifastacus leniusculus* D., noble crayfish, *Astacus astacus* L., dredge-sieve, habitat use, bottom substrate

ABSTRACT

Non-native signal crayfish (*Pacifastacus leniusculus*) and native noble crayfish (*Astacus astacus*) are economically significant species in Finland. Most of the biggest crayfish lakes are under hydroelectric power regulation inducing fluctuating water level. It is commonly thought, that especially juvenile crayfish suffer of the fluctuation in water levels, because it is presumed that juveniles live in the shallow parts of the lakes. The basic knowledge of how the water regulation affects crayfish population is scanty. In this study we estimated depth distribution of the signal crayfish in the Lake Ormajärvi in Lammi and noble crayfish in the Lake Pyhtääjärvi in Laukaa. The crayfishes were sampled using portable hydraulic diver-operated dredge sieve. The samples were taken from the depths of 0,2 – 6 m in the Lake Ormajärvi and 0,2 – 3 m in the Lake Pyhtääjärvi. The results revealed that the juvenile crayfish also inhabit the deeper water-areas and not only the shallow parts of the lakes. However, the highest densities of the signal and noble crayfish were encountered from the depth of 1 meter. The bottom substrate also affected the crayfish densities. Less than 60 mm long signal crayfish were statistically significantly more in stony and gravel areas than in areas, where stones and gravel covered less than 30 % of the sample area. Stones and gravel were mainly in the shallowest parts of the lakes. It can be presumed, that the more the water level regulation affects suitable habitats available for juvenile crayfish, the more harmful it can be for the crayfish population.

Sisältö

1. JOHDANTO	5
2. TUTKIMUKSEN TAUSTA	6
2.1. Rapujen lisääntyminen	6
2.2. Poikasten kasvu	7
2.3. Poikasten ekologiaa.....	8
2.3.1. Habitaatti	8
2.3.2. Ravinto.....	9
2.3.3. Kuolleisuus	9
3. AINEISTO JA MENETELMÄT	11
3.1. Näytteenottoaikat	11
3.1.1. Ormajärvi.....	11
3.1.2. Pyhtääjärvi.....	12
3.2. Näytteenottomenetelmät.....	14
3.3. Koalueen pohjanlaatu	15
3.3.1. Ormajärvi.....	15
3.3.2. Pyhtääjärvi	15
3.4. Aineiston käsittely.....	16
4. TULOKSET	17
4.1. Ormajärvi.....	17
4.1.1. Kokonaissaalis ja tiheys.....	17
4.1.2. Kaltevuus ja kivisyys.....	17
4.1.3. Täplärapujen pituusvaihtelu eri syvyysvyöhykkeillä	17
4.1.4. Täplärapusaaliin kokojakauma	19
4.1.5. Täplärapujen kokoluokkien jakautuminen eri syvyyksillä.....	19
4.1.6. Täplärapujen esiintyminen eri pohjalaaduilla.....	20
4.1.7. Keväällä 2004 suoritettut imuroinnit	21
4.2. Pyhtääjärvi.....	23
4.2.1. Kokonaissaalis ja tiheys.....	23
4.2.2. Kaltevuus ja kivisyys.....	23
4.2.3. Jokirapujen pituusvaihtelu eri syvyysvyöhykkeillä.....	23
4.2.4. Jokirapusaaliin kokojakauma	24
4.2.5. Jokirapujen kokoluokkien jakautuminen eri syvyyksillä	25
5. TULOSTEN TARKASTELU	26
5.1. Rapujen esiintyminen koalueilla	26
5.2. Rapujen kokojakaumat	26
5.3. Kokoluokkien jakautuminen eri syvyyksille	28
5.4. Rapujen esiintyminen eri pohjanlaaduilla	30
5.5. Kevätimurointi.....	30
5.6. Yhteenveto.....	31
Kiitokset	31
Kirjallisuus	32

1. JOHDANTO

Rapu oli 1900 – luvun alussa taloudellisesti ylivoimaisesti tärkein sisävesikalastuksen tuote. Pelkästään ulkomaille rapuja vietiin parhaina vuosina liki 20 miljoonaa yksilöä. Maahamme levinnyt rapurutto romahdutti rapusaaliit noin kymmenenteen osaan aiemmasta. 1980-luvulla aloitettu aiempaa määrätietoisempi ja systemaattisempi rapukantojen elvytystyö on johtanut raputuotannon selvään nousuun, jossa merkittävänä tekijänä on ollut rapuruttoa hyvin kestävästä amerikkalaisen täpläravun kotiuttaminen Etelä-Suomen reittivesiin (Tulonen ym. 1998).

Mittavien rapu- ja täplärapuistutusten ja muiden elvytystoimien ansiosta joki- ja täplärapujen yhteenlaskettu kokonaissaalis lienee jonkin verran kasvanut, mutta tilastoissa se ei puutteellisten tiedonkeruumenetelmien (mm. liian pienet otokset) vuoksi vielä näy. Ravut eivät ole vielä taloudellisesti yhtä merkittäviä sisävesien saaliskohteita kuin hauki, ahven ja kuha, mutta tulevaisuudessa saattavat nousta merkittävimmäksi (Erkamo ym. 2005).

Saaliin arvo ei tilastojen mukaan ole noussut, vaan se on pysynyt suunnilleen samalla tasolla kuin 1980- ja 1990- luvuilla, sillä samalla kun täplärapusaalis on noussut, jokirapusaalis on laskenut. Ne alueet, joilla täplärapusaalis kasvaa, olivat edeltävillä vuosikymmenillä parhaita jokirapualueita. Asiantuntija-arvioiden mukaan rapusaalis tulee nousemaan voimakkaasti, sillä ravuille soveltuvia elinympäristöjä on edelleen runsaasti täysin hyödyntämättä tai niissä on harva mutta kasvava populaatio (Erkamo ym. 2005).

Viisi vuotta sitten Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitoksen ja Suomen ympäristökeskuksen tutkijat alkoivat kehittää mallia, jolla voitaisiin ilman mittavia ja kalliita kenttätutkimuksia määrittää vesistön potentiaalista raputuotantokykyä. Malli perustuu yleisesti valmiiksi saatavilla oleviin muuttujiin, kuten veden laatuun sekä vesistön ja sen valuma-alueen geomorfologiaan. Mallia on kehitetty RKTL:n, SYKE:n ja Fortum engineering Oy:n yhteishankkeessa, mihinkä on virkatyön lisäksi saatu resursseja Suomen Akatemian rahoittamasta Primereg-projektista ja Maa- ja metsätalousministeriön yhteistutkimusmäärärahoista. Vuosina 2003 – 2004 mallinnus käsitti suurien vedenkorkeuden vaihtelujen raputuotantoa rajoittavan vaikutuksen. Tämä on nähty tärkeäksi, sillä valtaosa potentiaalisesti merkittävistä rapuvesistä, kuten suuret reittivedet, ovat voimatalouden ja sen aiheuttamien ravuille haitallisten vedenkorkeuden vaihteluiden piirissä. Suomessa on noin 300 säännösteltyä järveä ja valtaosa suurista joista on rakennettuja ja säännösteltyjä. Säännöstelyn vaikutukset ovat merkittävät varsinkin ranta-alueella, joka on rapukannan tuoton osalta merkittävässä osassa (Jussila 2002).

Varsinkin ravunpoikasten on arveltu olevan suurimmassa vaaravyöhykkeessä, koska yleinen käsitys on ollut, että 1- ja 2-kesäiset ravunpoikaset elävät matalassa rantavyöhykkeessä (E. Erkamo, suull. tiedonanto). Useissa säännöstellyissä järvissä vedenpinta laskee huomattavasti, jolloin pienille ravuille soveltuvat elinympäristöt jäävät kuiville ja ravut joutuvat etsimään uusia suojapaikkoja syvemmältä, altistuen näin esimerkiksi kalapredaatiolle (Hamrin 1987).

Vuoden 2003 syksyllä sukeltamalla suoritettujen poikasmääritykset paljastivat kuitenkin, että 1- ja 2-kesäisiä ravunpoikasia voi löytyä jopa kuuden metrin syvyydestä. Säännöstelyn aiheuttamat haittavaikutukset voivat siis olla vähäisemmät, kuin on arveltu.

Tämän työn tarkoituksena oli tutkia syksyn 2003 ja vuoden 2004 avovesikautena, missä syvyydessä ravunpoikaset esiintyvät. Tutkimusjärjiksi valittiin kaksi säännöstelemätöntä hyvän rapukannan ja sopivan syvyysprofiilin järveä: Lammin Ormajärvi (täplärapuvesistö) ja Laukaan Pyhtääjärvi (jokirapuvesistö).

Tässä tutkimuksessa käytetään nimitystä jokirapu, kun puhutaan alkuperäisestä ravusta (*Astacus astacus* L.) ja täplärapu, kun kyseessä on siirtoistutettu pohjois-amerikkalainen rapu (*Pacifastacus leniusculus* Dana).

2. TUTKIMUKSEN TAUSTA

Jokirapu ja täplärapu muistuttavat ekologialtaan toisiaan. Ne kuuluvatkin samaan alaheimoon *Astacidae* ja kymmenjalkaisiin äyriäisiin eli varsinaisten rapujen lohkoon Decapoda. Jokirapu ja täplärapu ovat saman kokoisia, niillä on samanlainen morfologia ja elinkierto. Molemmat lajit ovat opportunisteja omnivoreja, käyttäen hyväkseen samantyyppisiä habitaatteja järvissä ja joissa (Söderbäck 1995).

Nykyään täplärapua on istutettu moniin järviin, joista jokirapu on kadonnut rapuruton (*Aphanomyces astaci* Schikora) myötä. Varsinkin suuret reittivedet ovat kärsineet kroonisesta rapurutosta ja jokirapuistutusten epäonnistumisen myötä istukaslajiksi on valittu täplärapu. Täplärapuistutusten osittainen epäonnistuminen suurissa reittivesissä on herättänyt kysymyksiä, mitkä tekijät voivat mahdollisesti vaikuttaa rapupopulaatioiden heikkoon menestykseen istutuspaikoilla. On arveltu, että ensimmäisen vuoden poikasvaihe on kriittisintä aikaa rapujen eliaikana ja kuolleisuus ensimmäisenä kesänä ja talvena vaikuttavat vuosiluokan menestymiseen (E. Erkamo suull. tiedonanto). Tässä Pro gradu - työssä painotus onkin asetettu poikasiin ja tuloksia tarkasteltaessa erityishuomion saivatkin samana kesänä syntyneet poikaset. Työ liittyy yhteistutkimushankkeeseen, jossa pyritään arvioimaan järvisäännöstelyn vaikutusta ravuntuotantoon ja rapujen elinpiiriin.

Täplä- ja jokirapu voivat esiintyä yhdessä samassa järvessä ja samoilla alueilla (Söderbäck 1995, Westman 2000). Vaikka täpläravun on todettu olevan hyvin kotimaisen ravun kaltainen, eroaa se monilta osin edukseen jokiravusta. Luontainen jokirapu ja siirtoistutettu täplärapu kilpailevat samalla alueella ravinnosta ja suojapaikoista. Tutkimukset osoittavat, että täpläravun poikaset dominoivat kilpailua suojapaikoista ja jokiravun poikaset jäävät alttiimmiksi predaatiolle (Söderbäck 1992). Ruotsalaisten tutkimusten mukaan täplärapu on ylivoimainen verrattuna jokirapuun ja se syrjäyttää kilpailussa jokiravun (Söderbäck 1995). Täpläravuilla on suurempi lisääntymispotentiaali, poikaset kuoriutuvat aikaisemmin, ne kasvavat nopeammin ja ovat aggressiivisempia kuin jokiravun poikaset.

2.1. Rapujen lisääntyminen

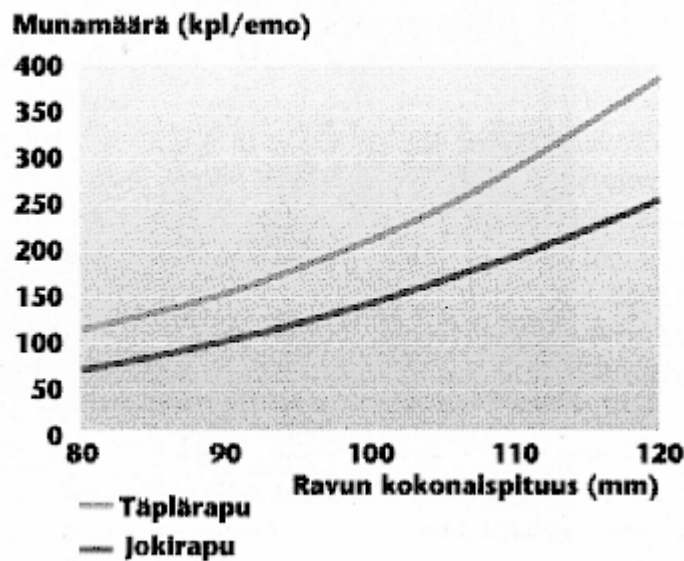
Rapujen lisääntyminen alkaa sukukypsien yksilöiden pariutumisella ja muninnalla syys- lokakuussa ja päättyy poikasten kuoriutumiseen ja vapautumiseen emon pyrston alta seuraavan vuoden kesä- heinäkuussa. Tärkein pariutumisaikajankohtaa säätelevä tekijä on veden lämpötila. Jokiravun pariutuminen alkaa, kun lämpötila laskee noin 10 °C:seen. Täpläravun pariutuminen alkaa hieman aikaisemmin, veden lämpötilan laskettua noin 12° C:seen. Muninta tapahtuu jokiravuilla yleensä 2 – 3 viikon kuluttua parittelusta ja täpläravuilla välittömästi parittelun jälkeen (Tulonen ym. 1998).

Rapupopulaation lisääntymispotentiaali on riippuvainen eri tekijöistä. Erityisesti naaraiden sukukypsyydellä, sukukypsien naaraiden määrä ja koko populaatiossa, vuosittain lisääntyvien naaraiden määrä ja ovariomunien määrä sekä pleopodimunien määrä haudonnan lopussa vaikuttavat lisääntymispotentiaaliin (Savolainen ym. 1997).

Ovariomunien lukumäärä kuvaa rapujen lisääntymispotentiaalia. Ovariomunat sijaitsevat ravun selkäkilven alla ruumiinontelossa ovarioissa. Pleopodimuniksi kutsutaan

muninnan jälkeen emon pyrstön alle kiinnittyneitä hedelmöittyneitä mätimunia. Savolaisen ym. (1997) tutkimuksessa saatiin keskimääräisiksi pleopodimunien määräksi jokiravulla 166-264 kpl ja täplärapulla 377-456 kpl. Tutkimuksessa havaittiin, että saman kokoryhmän joki- ja täplärapunaaraiden pleopodimunien määrä oli kolmasosan korkeampi täplärapulla, kuin jokiravulla. Tutkimuksessa oli mukana Suomesta viisi jokirapujärveä ja kaksi täplärapujärveä. Ravuilla on havaittu eri tutkimuksissa ovario- ja pleopodimunien määrän lisääntyvän naaraan koon kasvaessa (Lahti & Lindqvist 1981).

Evon viljelylaitoksella tehtyjen havaintojen mukaan (Tulonen ym. 1998) keskimääräiset talvehtimisen jälkeiset mätimäärät vaihtelevat naaraan koosta riippuen jokiravulla 70 – 260 ja täplärapulla 130 – 400 munaan naarasta kohden (kuva 1). Syksyllä lasketuista munista selviytyy kuoriutumisvaiheeseen kesäkuun lopulle yleensä vain noin 50 – 70 % - toisinaan vain muutama.



Kuva 1. Erikokoisten joki- ja täplärapujen keskimääräinen munamäärä keväällä Evon viljelylaitoksella tehtyjen havaintojen mukaan (Tulonen ym. 1998).

2.2. Poikasten kasvu

Jokiravun poikaset kuoriutuvat alkukesän lämpötilasta riippuen Etelä-Suomessa tavallisesti heinäkuun alkupuoliskolla ja Pohjois-Suomessa heinäkuun loppupuolella. Täpläravun poikaset kuoriutuvat 1 – 3 viikkoa aikaisemmin kuin jokiravun poikaset (Tulonen ym. 1998). Kuoriutuessaan jokiravun poikaset ovat 8,5 – 9,0 mm:n pituisia ensimmäisen asteen poikasia. Ensimmäinen kuorenvaihto tapahtuu noin viikon kuluttua kuoriutumisesta. Kuortaan vaihtaneet toisen asteen poikaset näyttävät jo aikuisilta yksilöiltä ja ovat noin 12 mm:n pituisia. Toisen asteen poikaset alkavat liikkua ja syödä vapaasti emon läheisyydessä, palaten suojaan emon pyrstön alle vaaratilanteen uhatessa. Toisen asteen poikasvaihe kestää noin 1 – 2 viikkoa. Toisen kuorenvaihdon jälkeen poikaset saavuttavat 13 – 15 mm:n pituuden, jolloin ne aloittavat itsenäisen elämän (Cukerzis 1988, Gydemo 1989).

Kesän aikana jokiravunpoikaset vaihtavat kuortaan useita kertoja, ja kasvukauden lopulla ne saavuttavat noin 20 mm:n pituuden (Gydemo 1989). Suomessa

jokiravunpoikaset vaihtavat kuortaan yleensä 4 – 7 kertaa ensimmäisen kesän aikana. Täpläravut vaihtavat kuortaan yleensä 1 – 2 kertaa kesässä useammin kuin vastaavan kokoiset jokiravut (Tulonen ym. 1998). Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitoksen selvitysten mukaan jokiravun poikasten pituus on Etelä-Suomessa ensimmäisen kesän lopussa keskimäärin 14 – 24 mm ja toisen kesän lopussa 25 – 45 mm (Westman & Nylund 1985). Monet ympäristötekijät vaikuttavat poikasten kuorenvaihtokertoihin ja samalla kasvuun. Ympäristötekijöistä tärkeimpinä vaikuttajina pidetään lämpötilaa, riittävää ravinnonsaantia ja populaatiotiheyttä (Westman ym. 1993). Vuosittainen kuorenvaihtojen lukumäärä laskee rapujen kasvaessa. Aikuiset, sukukypsät ravut vaihtavat kuortaan ainoastaan 1 – 3 kertaa vuodessa (Tulonen 1998). Lämpötila vaikuttaa kuorenvaihtokertoihin ja samalla kasvuun. Kasvu loppuu täpläravulla, ja monella muulla rapulajilla, kun veden lämpötila laskee noin 10 °C:seen (Westman 1973, Pratten 1980, Kirjavainen & Westman 1999). Täpläravunpoikasten on havaittu vaihtavan kuortaan myös alle 10 °C lämpötilassa (Kirjavainen 1991). Ravunpoikasten talvehtimista selvittävässä kokeessa Erkamo ym. (1998) havaitsivat, että täpläravut vaihtoivat ensimmäisenä talvena kuorensa menestyksellisesti vielä 3 – 3,5 °C lämpötilassa. Useat täpläravut ja yksittäiset jokiravut vaihtoivat kuortaan jopa alle 2 °C lämpötilassa.

Suomessa eräältä pieneltä järveltä kerättyjen aineistojen perusteella (Westman ym. 1993) havaittiin samasta järvestä määritettyjen ensimmäisen kesän vanhojen jokirapujen pituuden vaihtelevan 18,6 – 30,0 mm:n välillä ja täplärapujen pituuden vaihtelevan 26,2 – 33,6 mm:n välillä (taulukko 1). Samassa ympäristössä täplärapu kasvaa nopeammin kuin jokirapu (Westman ym. 1993). Westman ym. (1993) arvelivat tämän johtuvan koiraiden nopeammasta kuorenvaihtovälistä, sekä suuremmasta pituudenlisäyksestä kuorenvaihdon yhteydessä naarailla.

Taulukko 1. Jokiravun (*Astacus astacus*) ja täpläravun (*Pacifastacus leniusculus*) poikasten keskimääräiset pituudet (SK = selkäkilpi) vuosina 1977 – 84, 1987 ja 1991. Materiaali on kerätty sähkökalastuslaittein ja pohjaimurilla Pohjan Slickolammesta (*mertasaalista) (Westman ym. 1993).

	Ikä 0+				Ikä 1+				Ikä 2+			
	SK mm	(vaihteluväli)		Pituus mm	(vaihteluväli)	SK mm	(vaihteluväli)		Pituus mm			
<i>A. astacus</i> :												
Elokuu	9,3	(8,3-10,3)		18,6	(16,6-20,6)		19,6	(18,3-20,7)		39,2	(36,6-41,7)	
Syys-lokakuu	10,7	(9,3-11,4)		21,4	(18,6-30,0)		20,9	(18,3-24,0)		41,8	(36,6-48,0)	
<i>P. leniusculus</i> :												
Elokuu	12,9	(11,6-15,0)		25,8	(23,2-30,0)		30,8	(30,5-31,1)		61,6	(61,0-62,2)	
							37,8	(36,9-39,3)		75,6	(73,8-78,6)	
							36,3	(34,3-37,3)		72,6	(68,6-75,4)	
Syys-lokakuu	15,1	(13,1-16,8)		30,2	(26,2-33,6)							

2.3. Poikasten ekologiaa

2.3.1. Habitaatti

Emon jätettyään, joki- ja täpläravun poikaset oleskelevat yleensä matalassa vedessä lähellä rantaviivaa kivien, lehtien, soran ja kasvillisuuden suojassa. Avoimilla, tuulille alttiilla rannoilla poikaset elävät kuitenkin syvemmällä (Tulonen ym. 1998). Useat tutkimukset osoittavat, että luonnollisessa järviympäristössä pohjan laatu on tärkein muuttuja raputiheydelle (Capelli & Magnuson 1983, Blake & Hart 1993, Westman ym. 2002). Ravunpoikasten esiintymissyvyydestä on ristiriitaisia tietoja, ja aikaisemmin on oletettu, että ravunpoikasten esiintymisalueita ovat vain matalat ranta-alueet (E. Erkamo, suull. tiedonanto).

Blake & Hart (1993) havaitsivat, että nuorten täplärapujen levinneisyys on selitettävissä pohjan partikkelikoon ja petojen läsnäololla, mutta ei veden syvyydellä. Esiintymisalue ja selviytyminen nuorilla täpläravuilla luonnonvesissä oli riippuvainen suojapaikkojen määrästä kalapredaatiota vastaan. Myös Mason (1979) testasi täpläravunpoikasten selviytymisen yhteyttä suojapaikkojen määrään. Selviytymisaste lisääntyi merkittävästi suojapaikkojen lisääntyessä. Suuremmat tiheydet ravunpoikasilla matalilla alueilla voivat johtua siitä, että predaatio on vähäisempää sekä kannibalismien ja kilpailun merkitys ei ole niin suurta kuin syvemmillä alueilla (Blake & Hart 1993). Suurimmat tiheydet jokiravulla on havaittu sora- ja kivipohjaisilla alueilla (Niemi 1977). Norjassa havaittiin vaihtelua rapujen koossa eri pohjanlaaduilla. Pienet jokiravut hyödynsivät matalia kovapohjaisia alueita, kun taas yli 60 mm:n ravut käyttivät hyväkseen kaikenlaisia pohjanlaatuja (Skurdal ym. 1988).

2.3.2. Ravinto

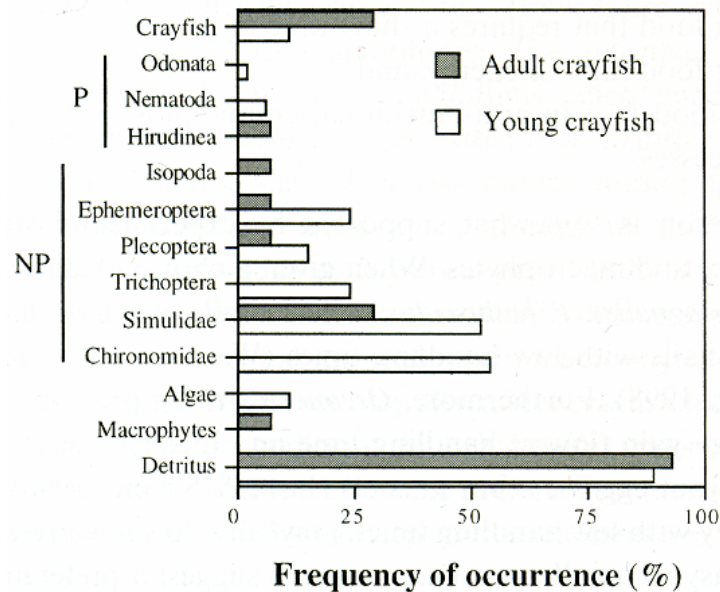
Ravut ovat tärkeitä kuluttajia useissa eri ravintoverkoissa ja voivat dominoida selkärangattomien biomassaa järvissä ja joissa. Ravut käyttäytyvät kuin pedot, herbivorit ja detritivorit, mutta ovat itsekin tärkeitä saaliskohteita muille eläimille. Ravut ovat usein avainasemassa monissa ravintoverkoissa ja voivat vaikuttaa niiden rakenteeseen käyttämällä ravinnokseen makrofyyttejä, selkärangattomia, perifyyton leviä ja detritusta. Vaikka ravut ovatkin kaikkiruokaisia, ne ovat varsin valikoivia ravinnon suhteen (Nyström 2002).

Ravunpoikaset ryhtyvät etsimään ravintoa heti ruskuaispussin sisältämän ravinnon loputtua, muuttuessaan toisen vaiheen poikaseksi. Kaikkiruokaisina eläiminä ravut käyttävät sekä proteiini- että hiilihydraattipitoista ravintoa (Hessen & Skurdal 1984). Aikuiset syövät pääosin kasviravintoa, kun taas nuoret käyttävät enemmän eläinravintoa, lähinnä selkärangattomia. Ravitsemusvaatimukset muuttuvat iän myötä, sekä kuorenvaihto- ja lisääntymissyklin eri vaiheissa (Westman ym. 1984, Nyström 2002). Tyypillisesti aikuisten rapujen mahoista löytyy suuri määrä detritusta ja kasvisperäistä ainesta, kun taas poikasilta etupäässä selkärangattomia. Esimerkiksi Ruotsissa täpläravulla suoritettussa kokeessa (kuva 2) osoitettiin, että aikuisista täpläravuista kerätyistä mahanäytteistä 46 % sisälsi selkärangattomia, kun taan vastaavasti poikasista kerättyjen näytteiden selkärangattomien osuus oli 87 % (Nyström 2002).

2.3.3. Kuolleisuus

Kuoriutumisen jälkeen ensimmäisen asteen ravunpoikaset pysyttelevät suojassa emon pyrston alla. Ensimmäinen riski menehtyä on, jos poikaset eivät kykene pysyttelemään kiinni emossaan. Jos poikanen irtoaa, se ei todennäköisesti selviä ensimmäisestä kuorenvaihdostaan (Burba 1983, Cukerzis 1983)

Vastakuoriutuneilla poikasilla kuolleisuusasteen on arvioitu olevan erittäin korkea luonnonpopulaatioissa. Yli 90 % poikasista menehtyy ensimmäisen kesän aikana (Tcherkasina 1977, Westman & Järvenpää 1990). Luonnollisen kuolleisuuden on todettu olevan varsin vähäistä ensimmäisen kesän yli selvinneillä poikasilla (Westman & Pursiainen 1982, Westman & Järvenpää 1990). Ensimmäisen talven kuolleisuudessa voidaan olettaa olevan suurta vuosittaista vaihtelua, poikasten kulloisenkin koon ja ravitsemustilanteen mukaan (Erkamo ym. 1998). Hyönteis- ja kalapredaation on esitetty aiheuttavan pääosan täpläravun poikasien yli 90 %:n kuolleisuudesta ensimmäisen kesän aikana. RKTL:n suorittamissa predaattorikokeissa, joissa tutkittiin eri kalalajien saalistustehokkuutta vastakuoriutuneisiin ja vuodenvanhoin joki- ja täplärapuihin, saatiin tulokseksi, että tehokkaimmat saalistajat kotimaisista kalalajeista ovat ahven ja ankerias.



Kuva 2. Luonnollisen ravinnon esiintyminen mahassa aikuisilla täpläravuilla (keskimääräinen selkäkilven pituus 46,3 mm, n = 15) ja nuorilla (keskimääräinen selkäkilven pituus: 18.0 mm, n = 59) kuukauden kuluttua rapujen laittamisesta luonnonympäristöön. P = predattori selkärangattomat, NP = ei predattori selkärangattomat (Stenroth & Nyström, julkaisematon aineisto).

Rantavesissä elävien rapujen poikasten pahin vihollinen on ahven, joka yleisyytensä vuoksi aiheuttaa rapukannoille suurimmat tappiot. Lisäksi mateen on arveltu vaikuttavan rapukantoihin heikentävästi (Tulonen ym. 1998). Sekä jokiravun, että täpläravun poikasten on todettu olevan yhtä alttiita ja haavoittuvia ahvenen predaatiolle, eikä lajien välillä ole havaittu merkittävää eroa ahvenen saalistustehokkuudessa, mutta jokiravun poikasten hitaamman kasvun takia altistus predaatiolle kestää kauemmin ja näin jokiravunpoikasten riski joutua syödyksi verrattuna täplärapuun kasvaa (Söderbäck 1992).

Rapujen poikasilla on vihollisia myös isojen vesihyönteisten toukkien joukossa. Varsinkin sukeltajakuoriaisten ja sudenkorennotoukkien on viljelylammikoissa saatujen tulosten perusteella arveltu verottavan raskaasti järveen syntyviä ravunpoikasista (Tulonen ym. 1998). Sudenkorennon toukkien on havaittu olevan erittäin pahoja predaattoreita ensimmäisen vuoden poikasille (Dye & Jones 1975, Gydemo 1989). Dyen ja Jonesin (1975) tutkimuksessa osoitettiin, että sudenkorennon toukkien predaatio voi aiheuttaa 95 %:n kuolleisuutta ensimmäisen vuoden poikasille luonnonoloissa.

Tiheissä populaatioissa kannibalismi voi aiheuttaa kuolleisuutta ensimmäisen kesän poikasille. Tiheissä kannoissa kannibalismi kohdistuuakin kuortaan vaihtaneisiin yksilöihin, jotka ovat puolustuskyvyttömiä pehmeän kuorensa takia (Westin & Gydemo 1988). Myös aikuiset ravut syövät puolustuskyvyttömiä jälkeläisiään. Gydemo ym. (1990) havaitsivat jokirapunaaraiden läsnäolon maa-altaissa aiheuttavan suurta kuolleisuutta ravunpoikasille.

3. AINEISTO JA MENETELMÄT

3.1. Näyttenottoapaikat

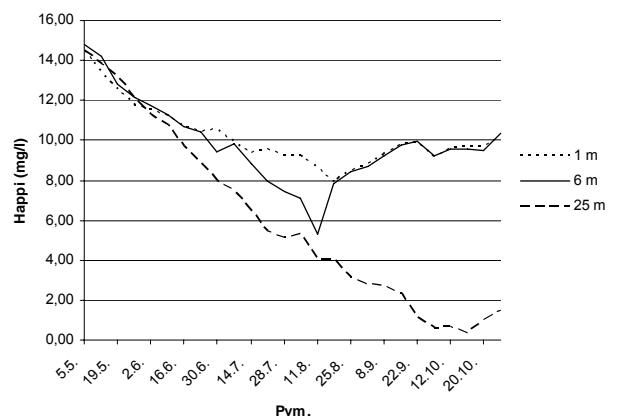
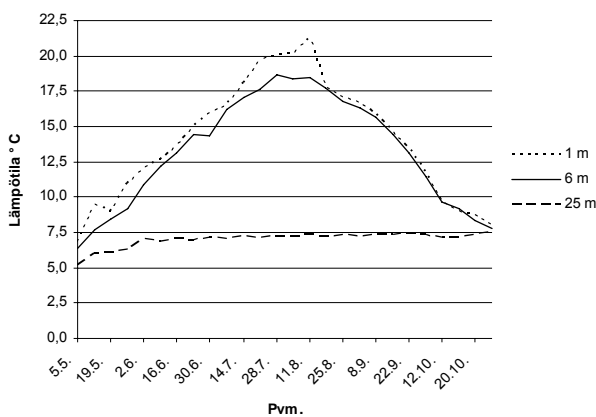
3.1.1. Ormajärvi

Ormajärvi sijaitsee Länsi-Suomen läänissä, Lammin kunnassa (61° 06', 24° 58'). Ormajärven pinta-ala on 653 ha ja rantaviiva on 15,7 km. Keskisyvyys on 10 m ja maksimisyvyys 30 m. Ormajärven viipymä on 3 vuotta. Ormajärvi kuuluu Kokemäenjoen Hauhon reitin Ormajärven vesistöalueeseen ja on vesistöalueensa keskusjärvi. Ormajärvestä vedet laskevat Ormijokea pitkin Tuuloksen Suolijärveen.

Ormajärvi kuuluu lievästi rehevään järviyppiin. Vesi on kirkasta ja vähähumuksista. Näkösyvyys on useimmiten monta metriä. Happitilanne on alusvedessäkin hyvä, mutta kesäkerrostuneisuusaikana ainoastaan välttävä. Aivan pohjan läheisessä vesikerroksessa on kerrostuneisuusajan loppupuolella havaittu happivajetta (taulukko 2 ja kuva 3). Ormajärven lämpötila- ja vesikemiallisen aineiston on kerännyt Helsingin yliopiston Lammin biologinen asema.

Taulukko 2. Ormajärven keskimääräinen pH, sähkönjohtokyky, väriluku ja kokonaistyyppi ja –fosforimäärä vuosina 2003 – 2004.

Ormajärvi	2003			2004		
	pintavesi	välivesi	alusvesi	pintavesi	välivesi	alusvesi
pH	7,6	7,2	6,9	7,5	7,3	7,1
Sähkönjohtokyky (mS/m/25°C)	15,9	15,9	17,4	15,9	16,2	18,1
Väri (mg/l Pt)	26,3	25,5	28,5	39,5	38,0	30,3
Kok. N (mg/m ³)	604,7	688,7	1149,3	777,4	863,3	1113,6
Kok. P (mg/m ³)	17,7	15,3	26,3	18,2	17,3	21,0



Kuva 3. Ormajärven lämpötilan ja happipitoisuuden kehitys avovesikautena 2004.

Rapurutto on tuhonnut Ormajärven kotimaisen jokirapukannan kolmesti 1900-luvulla, viimeksi vuonna 1988. Vuonna 1989 Ormajärveen istutettiin täplärapuja, jonka jälkeen Evon koekalastusasema on seurannut rapukannan koon kasvamista. Vuonna 2004 havaittiin Ormajärven täpläravuissa merkkejä rapurutosta. Viime vuosien koeravustussaaliiden perusteella Ormajärven rapukanta on hyvä, paikoin jopa tiheä (J. Tulonen, suull. tiedonanto).

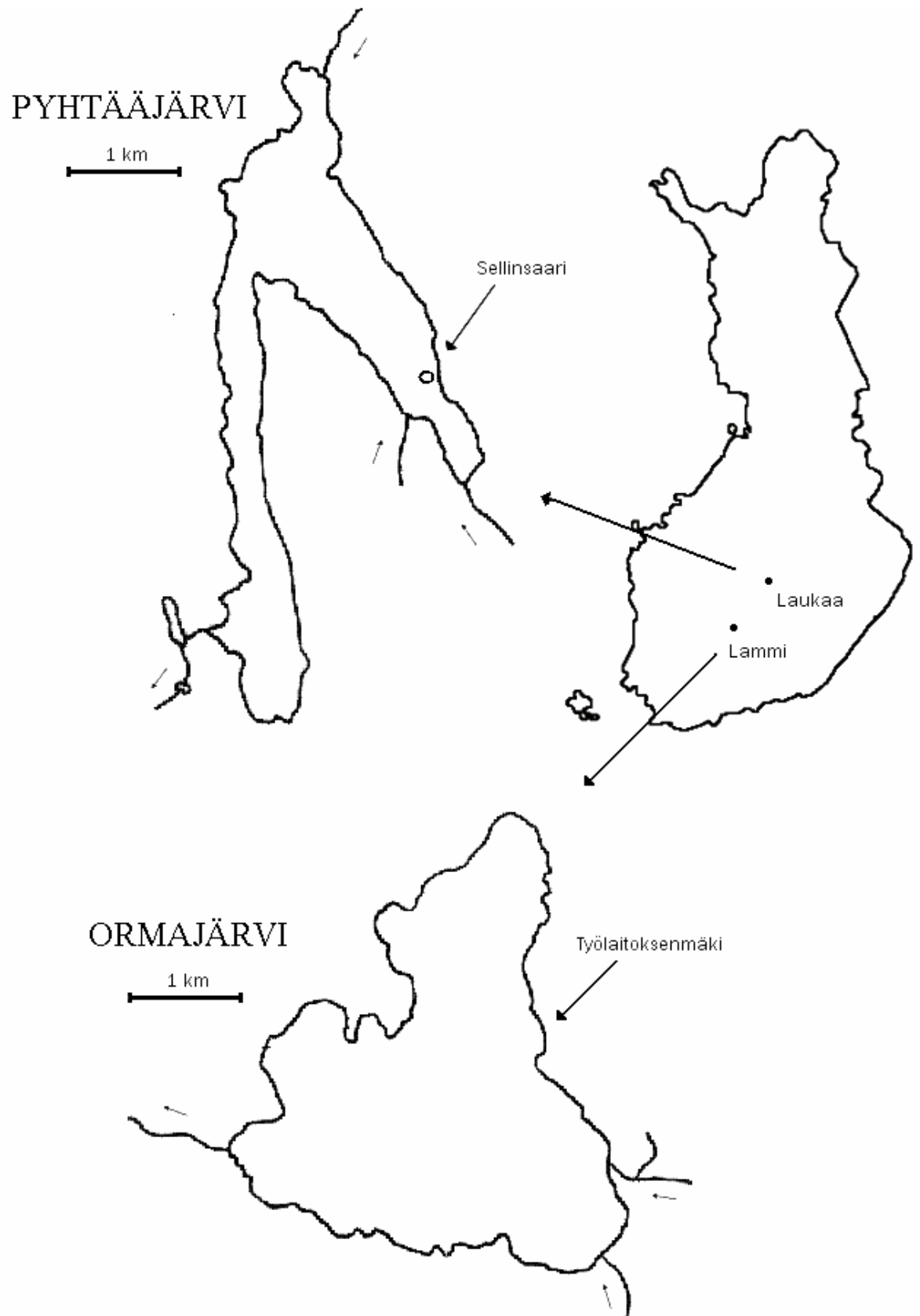
3.1.2. Pyhtääjärvi

Pyhtääjärvi sijaitsee Länsi-Suomen läänissä, Laukaan kunnassa (62° 18', 26° 03'). Pyhtääjärven pinta-ala on 397 ha ja rantaviivaa on 19,5 km. Keskisyvyys on 6,32 m ja maksimisyvyys 23 m. Pyhtääjärvi kuuluu Päijänteen reitin Leppäveden vesistöalueeseen. Pyhtääjärvestä vedet laskevat Pyhtääjokea pitkin Leppäveteen.

Pyhtääjärven lämpötila- ja vesikemiallinen aineisto on peräisin Suomen ympäristökeskuksen HERTTA - ympäristötietojärjestelmästä (taulukko 3). Näytteenottopiste sijaitsee Savionlahdella ja näytteenottopäivämäärä oli 1.9.2004. Sellinsaaren ympäristöön on istutettu jokirapuja 1990 -luvun lopulla ja nykyisin saaren ympäristön jokirapukanta on kohtalainen (L. Manninen suull. tiedonanto).

Taulukko 3. Pyhtääjärven keskimääräinen pH, sähkönjohtokyky, väriluku ja kokonaistyyppi ja – fosforimäärä 1.9.2004.

Pyhtääjärvi	2004
	1 m
pH	7,7
Sähkönjohtokyky (mS/m/25°C)	6,6
Väri (mg/l Pt)	15,0
Kok. N (mg/m³)	301,0
Kok. P (mg/m³)	8,0



Kuva 4. Pyhtää- ja Ormajärven karttakuvat, koalueiden sijainnit on osoitettu nuolilla.

3.2. Näytteenottomenetelmät

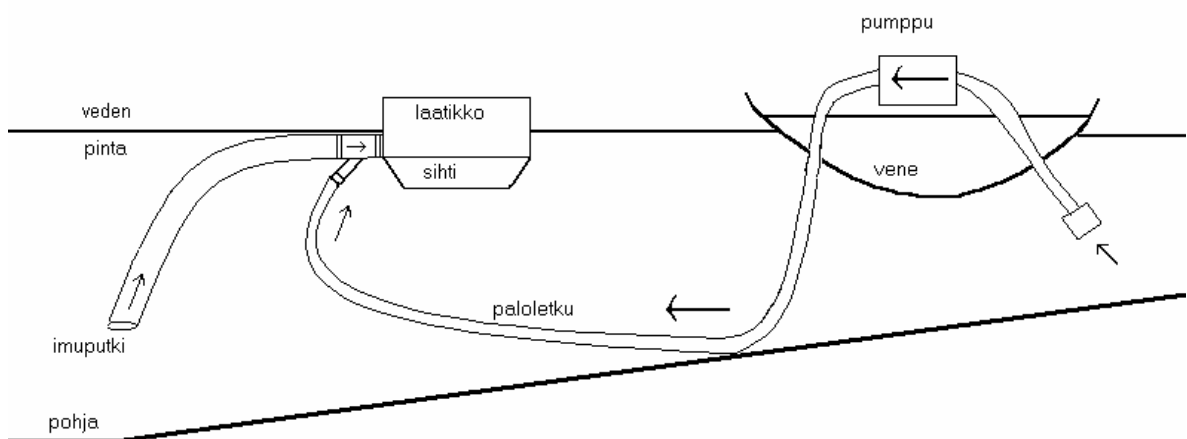
Ravut kerättiin pohjaimurilla, joka oli muokattu Odelström (1983) kuvailemasta laitteesta. Imuroimalla pohja-ala tarkasti, oli mahdollista saada saaliiksi kaikki ravut koealalta. Imuroinnissa imettiin neliön alalta pohja-ainesta vedenpinnalla kelluvaan vanerilaatikkoon, jonka pohjalla oli vaihdettava sihtilaatikko. Kun ala oli tarkasti imuroitu, sihtilaatikko irrotettiin ja pohja-aines seulottiin ja siitä kerättiin ravut. Laitteisto koostui imuletkusta (halkaisijaltaan 75 mm), kelluvasta laatikosta, pohjasihdistä, paloruiskusta, ja polttomoottorilla toimivasta vesipumpusta (kuva 5). Vesipumpun pumppaama vesi johdettiin paloruiskua pitkin imuletkun laatikon puoleiseen päähän, jolloin imuletkuun saatiin imu.

Imuroitavan neliön rajana oli harjateräksestä väännetty valkoisella sähköputkella päällystetty kehikko. Eri syvyyksien etäisyys rannasta mitattiin asettamalla veteen samalle linjalle 1 – 6 m:n mittaisia koholla ja painolla varustettuja naruja ja mittaamalla eripituisten merkkikohojen etäisyys rannasta laseretäisyysmittaria käyttäen. Samalta linjalta otettiin useita eri syvyyksinäytteitä.

Sukeltaja arvioi silmämääräisesti pohjanlaadun ja kasvillisuuden peittävyuden koealalta ennen imurointia. Pohjanlaatuluokkia oli kuusi: kallio, kivi, sora, hiekka, hieta & hiesu, ja muta & lieju (taulukko 4).

Ormajärveltä imuroitiin koealoja syvyyksiltä 0,2 – 6 m ja Pyhtääjärveltä imuroitiin koealoja syvyyksiltä 0,2 – 3 m. Saaliiksi saaduista ravuista mitattiin selkäkilven pituus työntötulkilla, massa jousivaa'alla tai elektronisella vaa'alla. Lisäksi sukupuoli määritettiin silmämääräisesti, jos se oli erotettavissa. Ravut vapautettiin käsittelyn jälkeen näytteenotto paikalle.

Vuoden 2003 imuroinnit suoritettiin Ormajärvellä 20.8. – 12.9. välisenä aikana ja vuoden 2004 imuroinnit 28.5. – 12.10. välisenä aikana. Koealue sijaitsi järven itärannalla Työlaitoksen mäen kohdalla (kuva 4). Koealueen pituus oli noin 100 m. Pyhtääjärvellä imuroinnit suoritettiin 12.8.2003 ja 17.6.2004. Koealue sijaitsi järven itäosassa Sellinsaaren ympärillä. Saaren pinta-ala on 0,295 ha (kuva 4).



Kuva 5. Kaaviokuva imuroinnissa käytetystä kalustosta.

Taulukko 4. Maalajiluokitus, jota sukeltaja käytti silmämääräisessä pohjanlaadun arvioinnissa.

Maalaji	Raekoko (mm)
Kallio	> 600
Kivi	60 - 600
Sora	2,0 - 60
Hiekka	0,06 - 2,0
Hieta & hiesu	0,02 - 0,06
Muta & lieju	0,002 - 0,02
Savi	< 0,002

3.3. Koealueen pohjanlaatu

3.3.1. Ormajärvi

Ormajärven pohjan partikkelikoko pienenee syvemmälle päin mentäessä. Kivi- ja sorapitoista pohja-aluetta on eniten rannan läheisyydessä 0,2 – 2 m:n syvyydessä ja vähiten 6 m:n syvyydellä. Hiekan osuus on suurin 3 m:n syvyydellä. Hietaa ja hiesua esiintyy syvyyksillä 4 – 6 m ja suurimmillaan niiden osuus oli 6 m:n syvyydessä, jossa ne peittivät 45 % pohja-alasta. Muta ja liejua esiintyi syvyyksillä 5 – 6 m ja suurimmillaan mudan ja liejun osuus oli 6 m:n syvyydessä, jossa ne peittivät 17 % pohja-alasta. Savi peitti n. 5 % pohja-alasta 6 m:n syvyydellä (taulukko 5).

Taulukko 5. Ormajärven pohjanlaatu eri syvyyssyöhykkeillä.

Syvyys	Kivi	Sora	Hiekka	Hieta & hiesu	Muta & lieju	Savi	Kallio	Yht.
m	%	%	%	%	%	%	%	%
0,2-0,4	64,4	24,3	9,4				1,9	100
1	78,5	16,5	5,0					100
2	69,1	12,9	17,9					100
3	28,0	10,5	61,5					100
4	35,0	3,0	33,0	29,0				100
5	22,8	7,8	27,2	38,9	3,3			100
6	13,4	8,1	11,0	45,3	17,4	4,7		100

3.3.2. Pyhtääjärvi

Pyhtääjärven pohjan partikkelikoko pienenee syvemmälle päin mentäessä. Koealan ranta-alueesta 10 % oli kalliota. Kivi- ja sorapohjaista aluetta oli eniten rannan läheisyydessä 0,2 – 1 m:n syvyydessä ja vähiten 3 m:n syvyydessä. Muta ja liejua esiintyi syvyyksillä 1 – 3 m ja eniten mutaa ja liejua oli 3 m:n syvyydessä, jossa se peitti 30 % pohja-alasta. Savi oli yleisin pohja-aines 2 – 3 m:n syvyydessä, jossa sen peittävyys oli 57 – 60 % pohja-alasta (taulukko 6).

Taulukko 6. Pyhtääjärven pohjanlaatu eri syvyysvyöhykkeillä.

Syvyys	Kivi	Sora	Hiekka	Hieta & hiesu	Muta & lieju	Savi	Kallio	Yht.
m	%	%	%	%	%	%	%	%
0,2-0,4	61,7	20,8	7,5				10,0	100
1	56,2	17,5	3,7		11,3	11,3		100
2	10,0	5,0			27,5	57,5		100
3	5,0	5,0			30,0	60,0		100

3.4. Aineiston käsittely

Saaliiksi saaduista ravuista mitattiin selkäkilven pituus, joka kerrottiin kahdella kokonaispituuden saamiseksi. Selkäkilven pituus mitataan otsapiikin kärjestä selkäkilven takareunaan ja se on noin puolet ravun kokonaispituudesta (koirailla 51 % ja naarailla 49 % kokonaispituudesta, kun selkäkilven pituus on 50 mm) (Westman ym. 1999). Rapujen pituudet tuloksissa on esitetty kokonaispituuksina.

Rapujen pituusvaihtelua eri syvyysvyöhykkeillä tarkasteltiin parametrittomalla Kruskalin – Wallisin yksisuuntaisella varianssianalyysillä. Kun Kruskal-Wallis -testillä oli saatu selvitettyä, onko rapujen pituuksien välillä eri syvyyksissä tilastollisesti merkitseviä eroja, jatkettiin tilastollista testausta vertaamalla pareittain eri syvyyksien välisiä pituuksia ei-parametrisella Mannin-Whitneyn U-testillä.

Ormajärvellä suoritetuissa koeravustuksissa 2003 – 2004 syksyinä saatiin saaliiksi limarauhasellisia naarasrapuja. Rapujen pituus oli noin 60 mm. Limarauhasellisten rapujen voidaan olettaa lisääntyvän saman vuoden syksynä (Tulonen, J, suull. tiedonanto). Tämä havainto vaikutti rapujen jakoon kolmeen eri kokoluokkaa, kun tarkasteltiin täplärapujen kokoluokkien jakautumista eri syvyysvyöhykkeillä, sekä eri pohjanlaatualueilla.

Erikokoisten täplä- ja jokirapujen tiheyttä tarkasteltaessa eri syvyyksillä aineisto muutettiin logaritmiseksi eri syvyyksien tiheyksien varianssien tasoittamiseksi. Tilastollisena testinä käytettiin yksisuuntaista varianssianalyysia (ANOVA). Tiheyksien välinen vertailu suoritettiin Tukeyn parivertailutestillä.

Rapujen esiintymistä eri pohjanlaatualueilla tarkasteltiin yksisuuntaisella varianssianalyysillä (ANOVA). Pohjanlaatuaineistona käytettiin 20.8. – 12.9.2003 ja 21.6. – 12.10.2004 välisenä aikana Ormajärveltä kerättyjä tuloksia. Erikokoisten rapujen esiintymistä eri pohjanlaatualueilla tarkasteltaessa aineisto muutettiin logaritmiseksi eri pohjanlaatualueiden välisten rapujen lukumäärien varianssien tasoittamiseksi. Pohjanlaatualueiden välinen vertailu suoritettiin Tukeyn parivertailutestillä.

Kaikissa tilastollisissa testeissä tulokset esitetään ainoastaan merkitsevän (riskitaso 5 %) tai tätä pienemmän riskitason osalta, ja käsittelyiden välistä eroa kutsutaan tällöin merkitseväksi. Tilastolliset testit laskettiin SPSS 13.0 - ohjelmistolla.

4. TULOKSET

4.1. Ormajärvi

4.1.1. Kokonaissaalis ja tiheys

Ormajärveltä imuroitu pohjapinta-ala oli vuosina 2003 – 2004 yhteensä 119 m². Saaliiksi saatiin 812 täplärapua. Koealueen keskimääräinen raputiheys oli 6,13 kpl/m². Suurin raputiheys (9,4 kpl/m²) oli 1 m:n syvyydellä ja pienin raputiheys (2,1 kpl/m²) oli 6 m:n syvyydellä (taulukko 7). Tämän aineiston perusteella täpläraputiheyttä 0,2 – 6 m:n välisellä syvyysalueella voidaan arvioida tarkasti seuraavalla kolmannen asteen polynomimallilla: tiheys = 4,4290 + 6,0889x - 2,2072x² + 0,1888x³ (R² = 0,967, p = 0,010), jossa x on syvyys metreinä (kuva 6).

4.1.2. Kaltevuus ja kivisyys

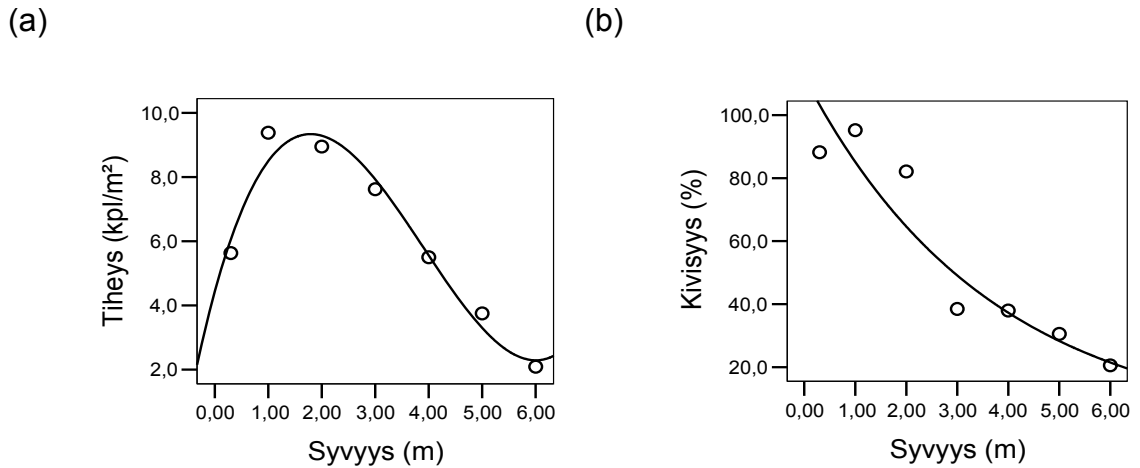
Ormajärven koealueen pohjankaltevuus oli varsin jyrkkä. Pohjanlaatu eri syvyysvyöhykkeillä oli muutoin samankaltainen, mutta syvyysvyöhykkeiden välillä oli eroa pohjan kivisyydessä. Koealueen kivisyys (kiven ja soran suhteellinen osuus pohja-alasta) oli suurinta 1 m:n syvyydellä ja kivisyys väheni syvemmälle mentäessä. Suurin muutos kivisyydessä tapahtuu 2 – 3 m:n välillä. Kolmen metrin kohdalla kiven ja soran osuus vähenee puoleen 2 m:n syvyysvyöhykkeeseen verrattuna (taulukko 7). Tämän aineiston perusteella syvyyden vaikutusta kivisyyteen 0,2 – 6 m:n välisellä syvyysalueella voidaan arvioida seuraavalla eksponentiaalimallilla: kivisyys = 112,070*e^{-0,2749x} (R² = 0,925, 0,001), jossa x on syvyys metreinä (kuva 6).

4.1.3. Täplärapujen pituusvaihtelu eri syvyysvyöhykkeillä

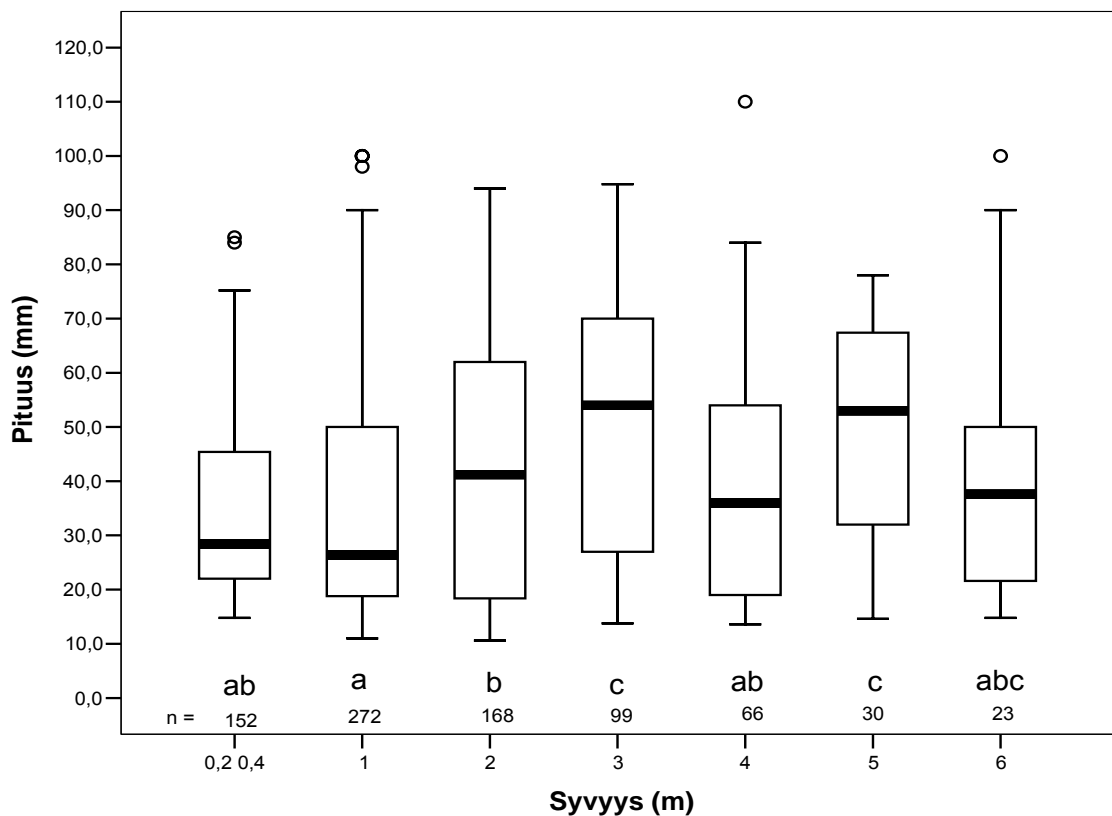
Vuosina 2003 – 2004 saaliiksi saatujen rapujen keskipituus ja keskihajonta oli 39,4 mm ± 21,5 mm ja mediaani 34,0 mm. Vähiten hajontaa pituuksissa esiintyi 0,2 – 0,4 m:n syvyydellä. Rapujen pituudet syvemmällä vesialueilla ovat suurempia kuin 0,2 – 1 m:ssä. (kuva 7). Rapujen pituudet eroavat tilastollisesti merkitsevästi eri syvyysvyöhykkeiden välillä (Kruskal – Wallis, $\chi^2 = 42,059$, df = 6, p = 0,000). 0,2 – 0,4, 1 ja 4 m:n syvyydessä rapujen pituudet ovat tilastollisesti merkitsevästi pienempiä kuin 3 ja 5 m:n syvyydessä. Lisäksi 1 m:n syvyydessä rapujen pituudet ovat tilastollisesti merkitsevästi pienempiä kuin 2 m:n syvyydessä. 2 m:n syvyydessä rapujen pituudet ovat tilastollisesti merkitsevästi pienempiä kuin 3 m:n syvyydessä.

Taulukko 7. Ormajärven imurointien tulokset eri syvyysvyöhykkeiltä vuosina 2003 ja 2004.

Syvyys m	Koealoja kpl	Saalis kpl	Tiheys		Etäisyys rannasta			Kiven ja soran osuus pohja-alasta %
			Keskim. kpl/m ²	Maks. kpl/m ²	Keskim. m	Min. m	Maks. m	
0,2-0,4	27	152	5,63	14	1,8	0,5	3,5	88,2
1	29	272	9,38	26	4,3	3	7	95,2
2	19	170	8,95	16	6,5	3	13	82,1
3	13	99	7,62	21	9,3	8	15	38,5
4-4,5	12	66	5,50	22	10	7,5	11	38,0
5	8	30	3,75	11	14,6	7	20	30,6
6	11	23	2,09	7	15,1	12,9	20	20,6
Yht.	119	812	6,13					



Kuva 6. (a) Tiheyden ja syvyyden välinen polynomimalli. (tiheys = $4,4290 + 6,0889x - 2,2072x^2 + 0,1888x^3$) (b) Kivisyyden ja syvyyden välinen eksponentiaalimalli. (kivisyys = $112,070 \cdot e^{-0,2749x}$). \circ = havaitut arvot, — = laskettu malli



Kuva 7. Viiksilaatikkokuva Ormajärven rapujen pituuksista eri syvyysvyöhykkeillä. Kuvassa mediaanit, ylä- ja alakvartiilit sekä minimi ja maksimiarvot. \circ = yksittäishavainto. Eri kirjainyhdistelmät kertovat tilastollisesti merkitsevästä erosta eri syvyysvyöhykkeiden välillä siten, että samalla kirjaimella merkityissä syvyyksissä rapujen pituudet eivät eroa tilastollisesti merkitsevästi.

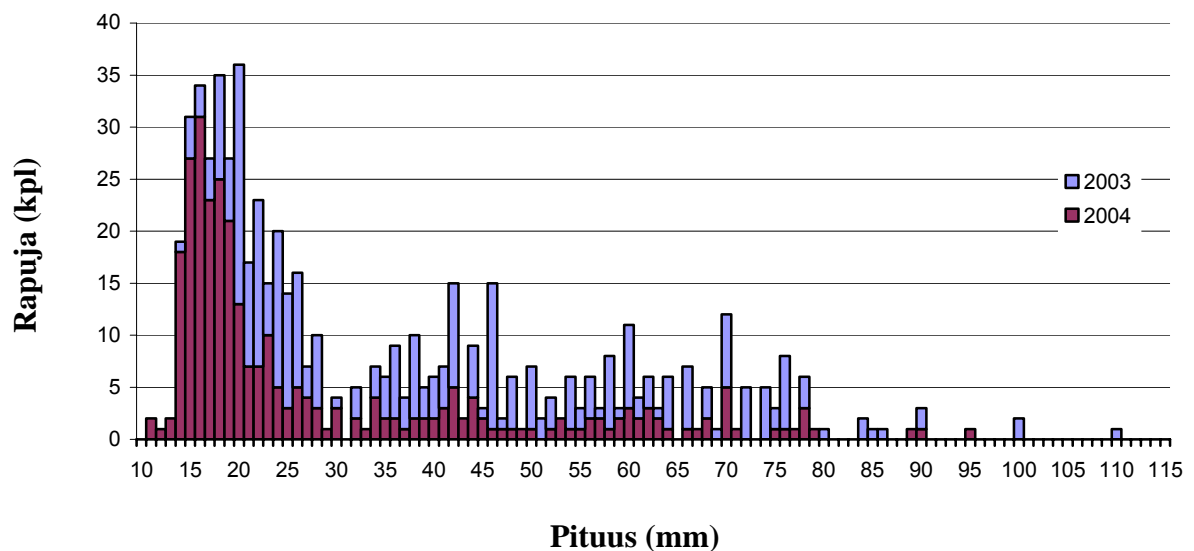
4.1.4. Täplärapusaaliin kokojakauma

Vuoden 2003 kokojakaumaan valittiin aikavälillä 20.8. – 12.9. saaliiksi saadut ravut. Rapujen pituus vaihteli 14 mm:n ja 110 mm:n välillä. Rapujen keskipituus ja keskihajonta oli $41,1 \text{ mm} \pm 20,5 \text{ mm}$ ja mediaani 38,0 mm. Selvin eroavuus kokojakaumassa on 14 mm:n ja 30 mm:n välillä, joidenka voidaan olettaa olevan samana kesänä syntyneitä 0+ poikasia (kuva 8).

Vuoden 2004 Ormajärven kokojakaumaan valittiin aikavälillä 11.8. – 12.10. saaliiksi saadut ravut. Rapujen pituus vaihteli 11 mm:n ja 95 mm:n välillä. Rapujen keskipituus ja keskihajonta oli $28,3 \text{ mm} \pm 18,2 \text{ mm}$ ja mediaani 19,4 mm. Noin 70 % saaliista oli 11 mm ja 30 mm välillä olevia 0+ rapuja (kuva 8).

Rapujen pituudet erosivat tilastollisesti merkitsevästi eri vuosien välillä. Vuonna 2004 saaliiksi saadut ravut olivat pienempiä kuin vuonna 2003 saaliiksi saadut ravut (Mann – Whitney, $Z = -9,880$, $p = 0,000$).

Yhdistetystä vuosien 2003 ja 2004 kokojakaumasta voidaan karkeasti erotella eri vuosiluokat pituuden mukaan. Samana kesänä syntyneiden poikasten pituusjakauma vaihtelee 11 – 30 mm välillä, 1+ poikaset ovat pituudeltaan 30 – 60 mm:n pituisia ja kolmannen kesän jälkeen poikasten pituus on 50 – 80 mm (kuva 6).



Kuva 8. Ormajärvestä 20.8 – 12.9.2003 ja 11.8 – 12.10.2004 välisinä aikoina imuroidun täplärapusaaliin yhdistetty kokojakauma ($n = 597$).

4.1.5. Täplärapujen kokoluokkien jakautuminen eri syvyyksillä

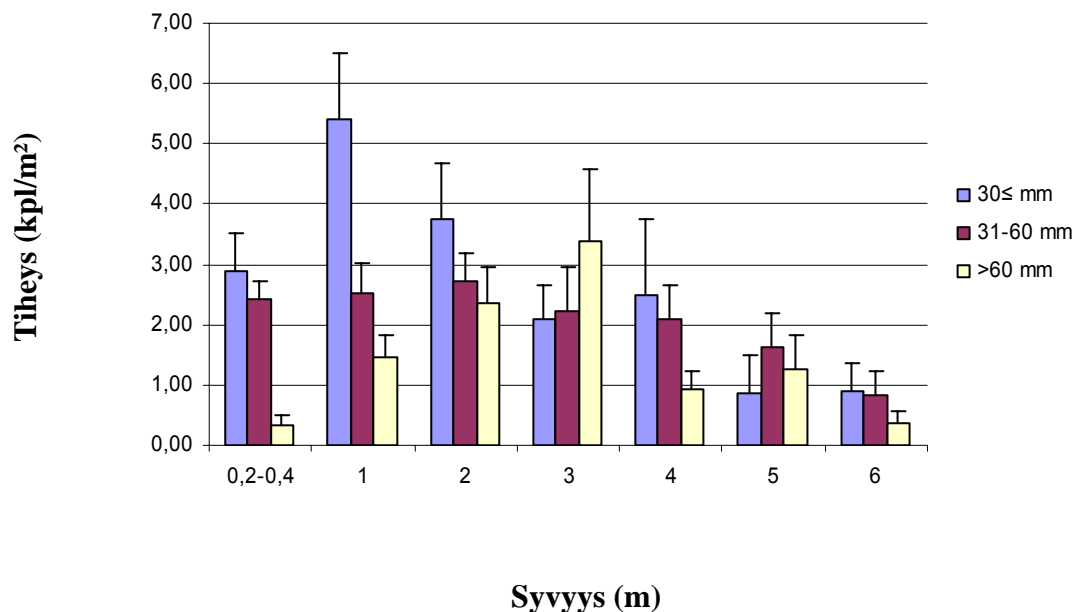
Ravut jaettiin kolmeen eri kokoluokkaan, jotka edustavat samana kesänä syntyneitä 0+ rapuja tai heikosti kasvaneita 1 vuotiaita (alle 30mm), 1 – 3 vuotiaita rapuja (30 – 60 mm) ja sukukypsyyden saavuttaneita rapuja (yli 60mm).

Alle 30 mm rapujen keskitiheys 0,2 – 6 m:n syvyydellä oli $3,2 \text{ kpl/m}^2$. Tiheydet olivat suurimpia ranta-alueilla 0,2 – 2 m:n syvyydellä ja suurin tiheys oli 1 m:n syvyydessä (kuva 9). 1 m:n syvyydessä oli tilastollisesti merkitsevästi suurempi tiheys kuin 5 m:n ja 6 m:n syvyyksyöhykkeillä (ANOVA, $df = 6$, $F = 3,545$, $p = 0,003$).

31 – 60 mm rapujen keskitiheys 0,2 – 6 m:n syvyydellä oli $2,3 \text{ kpl/m}^2$. Rapujen tiheysvaihtelu eri syvyyksyöhykkeillä oli tasaisempaa, kuin ensimmäisen kesän poikasilla.

Suurin tiheys oli 2 m:n syvyydellä ja pienin 6 m:n syvyydellä (kuva 9). Rapujen tiheyksissä eri syvyysvyöhykkeillä ei ollut tilastollisesti merkitseviä eroja (ANOVA, $df = 6$, $F = 1,899$, $p = 0,087$).

Yli 60 mm rapujen keskitiheys 0,2 – 6 m:n syvyydellä oli 1,4 kpl/m². Suurin tiheys oli 3 m:n syvyydessä ja vähiten sukukypsiä rapuja tavattiin 0,2 – 0,4 m:n ja 6 m:n syvyydestä (kuva 9). 3 m:n syvyydessä oli tilastollisesti merkitsevästi suurempi tiheys kuin 0,2 – 0,4 m:n ja 6 m:n syvyysvyöhykkeillä. Lisäksi 2 m:n syvyydessä oli tilastollisesti merkitsevästi suurempi tiheys kuin 0,2 – 0,4 m:n syvyydellä (ANOVA, $df = 6$, $F = 4,585$, $p = 0,000$).



Kuva 9. Ormajärven täplärapujen kokoluokittaiset tiheysvaihtelut ja keskiarvon keskivirhe eri syvyysvyöhykkeillä.

4.1.6. Täplärapujen esiintyminen eri pohjalaaduilla

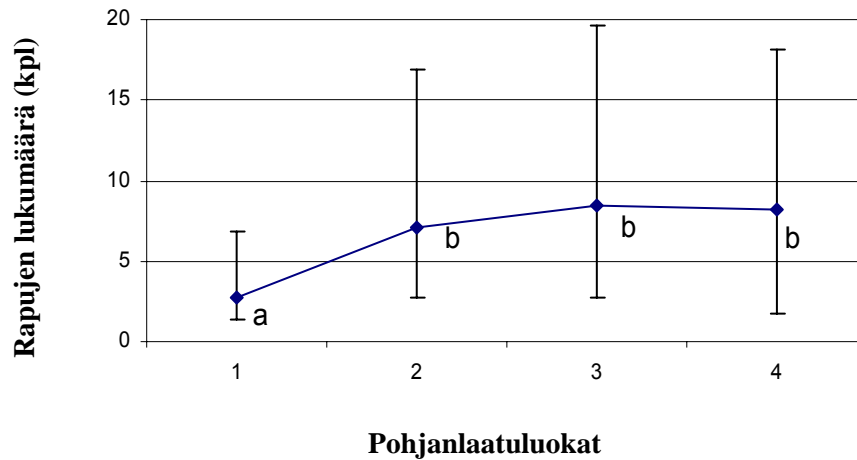
Pohjanlaadussa huomioitiin kiven ja soran osuus pohja-alasta. Pohja luokiteltiin siten että 1. luokan pohjanlaadusta 0 – 30 % oli kiveä ja soraa, 2. luokan pohjanlaadusta 31 – 60 % oli kiveä ja soraa, 3. luokan pohjanlaadusta 61 – 90 oli kiveä ja soraa ja luokan 4. pohjanlaadusta 91 – 100 % oli kiveä ja soraa.

Rapumäärissä havaittiin eroavuuksia eri pohjanlaatuluokilla (ANOVA, $df = 3$, $F = 7,909$, $p = 0,000$). Jos pohjasta oli 0 – 30 % kiveä ja soraa, oli siellä tilastollisesti merkitsevästi vähemmän rapuja kuin muilla pohjanlaatuluokilla (kuva 10).

Eri pohjanlaatuluokituksissa havaittujen rapumäärien eroavuuksien johdosta tarkasteltiin erikokoisten rapujen esiintymistä eri pohjanlaaduilla. Ravut jaettiin kolmeen eri kokoluokkaan, jotka edustivat samana kesänä syntyneitä 0+ rapuja tai heikosti kasvaneita 1 - vuotiaita (alle 30 mm), 1 – 3 vuotiaita rapuja (30 – 60 mm) ja sukukypsyyden saavuttaneita rapuja (yli 60 mm).

Pienten alle 30 mm pituisten rapujen lukumäärissä havaittiin eroavuuksia eri pohjanlaatuluokissa (ANOVA, $df=3$, $F=5,989$, $p=0,001$). Jos pohjasta oli 0 – 30 % kiveä ja soraa, oli siellä tilastollisesti merkitsevästi vähemmän rapuja kuin luokissa, joissa pohjasta

oli 61 – 90 % ja 91 -100 % kiveä ja soraa. Muiden luokkien välillä ei havaittu eroavuuksia (kuva 11).



Kuva 10. Täplärapujen esiintyminen eri pohjanlaatuluokilla. Kuvassa rapumäärien keskiarvot ja 95 % luottamusväli. Kirjaimen a keskiarvo eroaa tilastollisesti merkitsevästi kirjaimen b keskiarvosta. (1. luokan pohjanlaadusta 0 – 30 % kiveä ja soraa, 2. luokan pohjanlaadusta 31 – 60 % kiveä ja soraa, 3. luokan pohjanlaadusta 61 – 90 kiveä ja soraa ja luokan 4. pohjanlaadusta 91 – 100 % kiveä ja soraa).

Pituudeltaan 30 – 60 mm rapujen lukumäärissä havaittiin myös eroavuuksia eri pohjanlaatuluokissa (ANOVA, $df=3$, $F=8,302$, $p=0,000$). Jos pohjasta oli 0 – 30 % kiveä ja soraa, oli siellä tilastollisesti merkitsevästi vähemmän rapuja kuin luokissa, joissa pohjasta oli 61 – 90 % ja 91 -100 % kiveä ja soraa. Muiden luokkien välillä ei havaittu eroavuuksia (kuva 11).

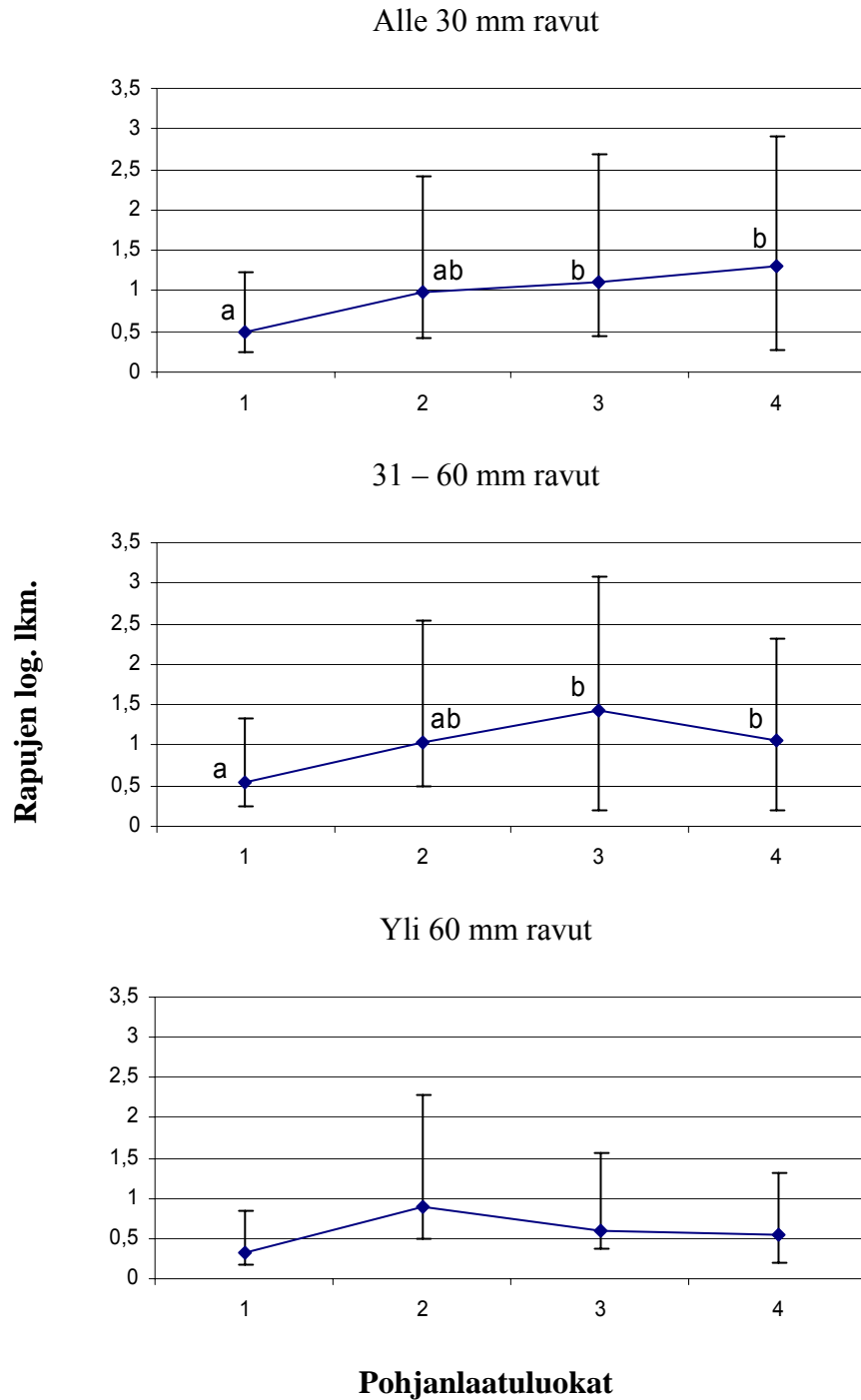
Isojen, yli 60 mm pituisten rapujen lukumäärät eivät eronneet tilastollisesti merkitsevästi eri pohjanlaatuluokissa (ANOVA, $df=3$, $F=2,229$, $p=0,090$) (kuva 11).

4.1.7. Keväällä 2004 suoritettut imuroinnit

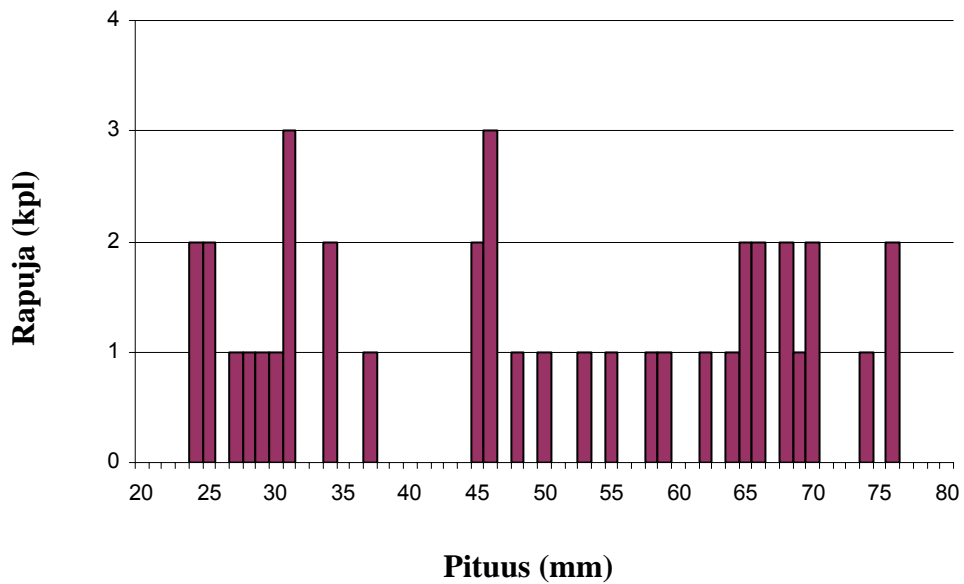
Ormajärvestä imuroitiin pohjapinta-alaa 28.5.2004 yhteensä 8 m². Koealoja imuroitiin 0,2 – 0,4 m:n syvyydestä 4 kpl ja 1 m:n syvyydestä 4 kpl. Saaliiksi saatiin 39 täplärapua. Saalis oli 0,2 – 0,4 m:n syvyydestä 3 täplärapua, joiden keskipituus oli 47,3 mm ja 1 m:n syvyydestä 36 täplärapua, joiden keskipituus oli 49,4 mm. Koealueen kivisyys oli 0,2 – 0,4 m:n syvyydessä 77,5 % pohjapinta-alasta ja 1 m:n syvyydessä 95 % pohjapinta-alasta (taulukko 8). Täplärapusaaliin kokojakaumassa rapujen pituus vaihteli 24 - 76 mm:n välillä (kuva 12).

Taulukko 8. Ormajärven imurointien tulokset 28.5.2004.

Syvyys m	Koealoja kpl	Saalis kpl	Tiheys kpl/m ²	Keskipituus mm	Kivisyys %
0,2-0,4	4	3	0,75	47,3	77,5
1	4	36	9	49,4	95
Yht.	8	39			



Kuva 11. Erikokoisten täplärapujen esiintyminen eri pohjanlaatuluokilla. Kuvassa rapumäärien keskiarvot ja 95 % luottamusväli. Kirjaimen a keskiarvo eroaa tilastollisesti merkitsevä kirjaimen b keskiarvosta. (1. luokan pohjanlaadusta 0 – 30 % kiveä ja soraa, 2. luokan pohjanlaadusta 31 – 60 % kiveä ja soraa, 3. luokan pohjanlaadusta 61 – 90 kiveä ja soraa ja luokan 4. pohjanlaadusta 91 – 100 % kiveä ja soraa).



Kuva 12. Ormajärven täplärapujen kokojakauma 28.5.2004 suoritetuissa imuroinneissa.

4.2. Pyhtääjärvi

4.2.1. Kokonaissaalis ja tiheys

Pyhtääjärveltä imuroitu pohjapinta-ala oli vuosina 2003 – 2004 yhteensä 28 m². Saaliiksi saatiin 73 jokirapua. Koealueen keskimääräinen raputiheys oli 2,56 kpl/m². Suurin raputiheys määritettiin 1 m:n syvyydeltä, jossa tiheys oli 4,75 kpl/m². Pienin tiheys, 1 kpl/m², oli 2 ja 3 m:n syvyydessä (taulukko 9). Syvyyden ja tiheyden välillä ei havaittu yhteyttä (Pearson, $p = 0,194$)

4.2.2. Kaltevuus ja kivisyys

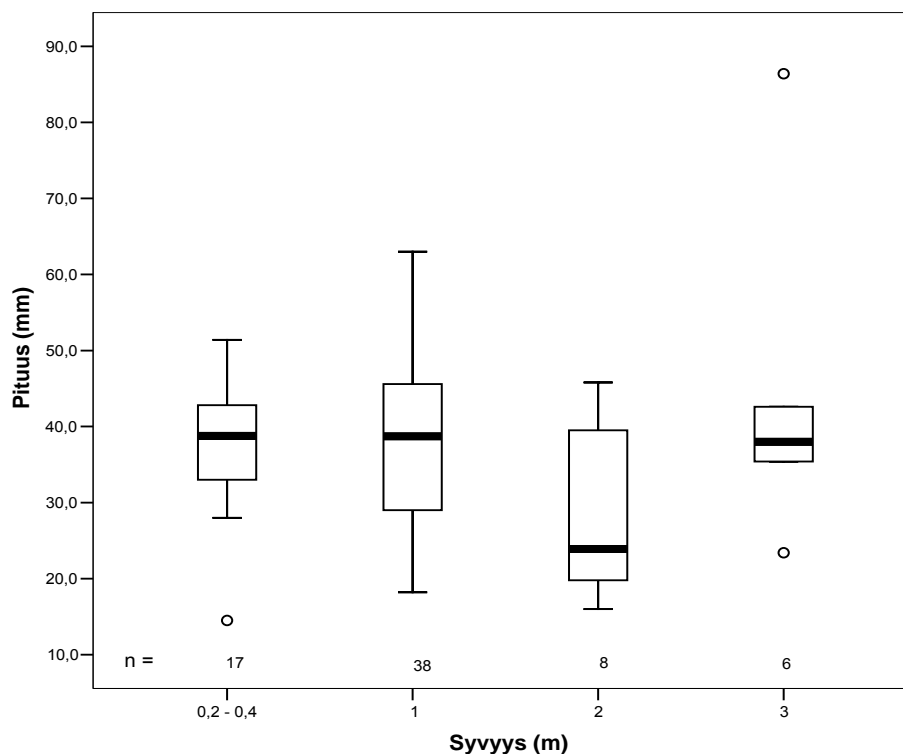
Pyhtääjärven pohjan kaltevuus on loivempi kuin Ormajärven. Suurin kivisyys (kiven ja soran suhteellinen osuus pohja-alasta) määritettiin rantamatalasta 0,2 – 0,4 m:n syvyydestä. Kivi- ja sorapohjavaltainen alue ylettyy vain 1 m:n syvyydelle. 2 m:n syvyydessä kivisyys on 12 % pohja-alasta ja 3 m syvyydessä 6,7 % (taulukko 9). Syvyyden ja kivisyyden välillä havaittiin heikko yhteys (Pearson = 0,058).

4.2.3. Jokirapujen pituusvaihtelu eri syvyydsvyöhykkeillä

Vuosina 2003 – 2004 saaliiksi saatujen rapujen keskipituus ja keskihajonta oli 37,5 mm \pm 12,9 mm ja mediaani 37,8 mm. Vähiten hajontaa pituuksissa esiintyi 0,2 – 0,4 m:n syvyydellä ja eniten 3 m:n syvyydellä (kuva 13). Rapujen pituudet eivät eronneet tilastollisesti merkitsevästi eri syvyydsvyöhykkeiden välillä (Kruskal-Wallis, $\chi^2 = 4,205$ df = 3, $p = 0,240$).

Taulukko 9. Pyhtääjärven imurointien tulokset eri syvyydsvyöhykkeiltä vuosina 2003 ja 2004.

Syvyys m	Koealoja kpl	Saalis kpl	Tiheys		Etäisyys rannasta			Kiven ja soran osuus pohja-alasta %
			Keskim. kpl/m ²	Maks. kpl/m ²	Keskim. m	Min. m	Maks. m	
0,2-0,4	6	21	3,50	6	0,8	0,5	1,5	82,5
1	8	38	4,75	14	3,8	2,5	5,0	73,8
2	8	8	1,00	4	9,3	5,0	13,0	12,0
3	6	6	1,00	2	13,2	10,0	15,5	6,7
Yht.	28	73	2,56					

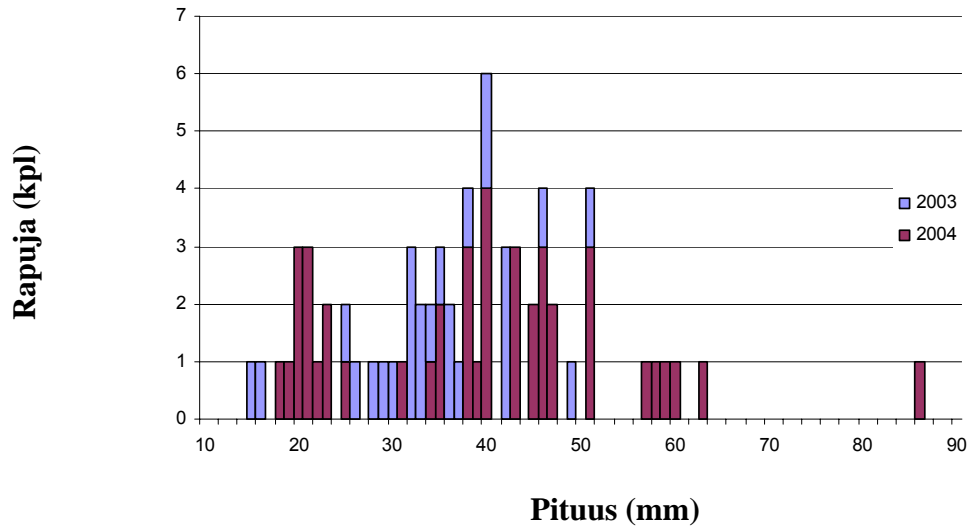


Kuva 13. Viiksilaatikkokuva Pyhtääjärven rapujen pituuksista eri syvyysvyöhykkeillä. Kuvassa mediaanit, ylä- ja alakvartiilit sekä minimi- ja maksimiarvot. ○ = yksittäishavainto.

4.2.4. Jokirapusaaliin kokojakauma

Pyhtääjärven saaliin vuoden 2003 kokojakaumassa rapujen pituus vaihteli 15 - 51 mm:n välillä. Rapujen keskipituus ja keskihajonta oli 38,1 mm ± 9,4 mm ja mediaani 38,8 mm. Lukumääräisesti eniten rapuja oli kokoväliltä 32 – 42 mm. Samana kesänä syntyneitä poikasia saatiin saaliiksi vain muutama (kuva 14).

Vuonna 2004 saaliin kokojakauma vaihteli 18 – 86 mm:n välillä. Rapujen keskipituus ja keskihajonta oli 37,2 mm ± 13,9 mm ja mediaani 37,4 mm. Kokojakaumasta voidaan erottaa edellisenä kesänä syntyneet poikaset, jotka ovat omana ryhmänään 18 – 25 mm:n välillä (kuva 14). Rapujen pituudet eivät eronneet tilastollisesti merkitsevästi eri vuosien välillä (Mann-Whitney, $Z = -1,561$, $p = 0,119$).



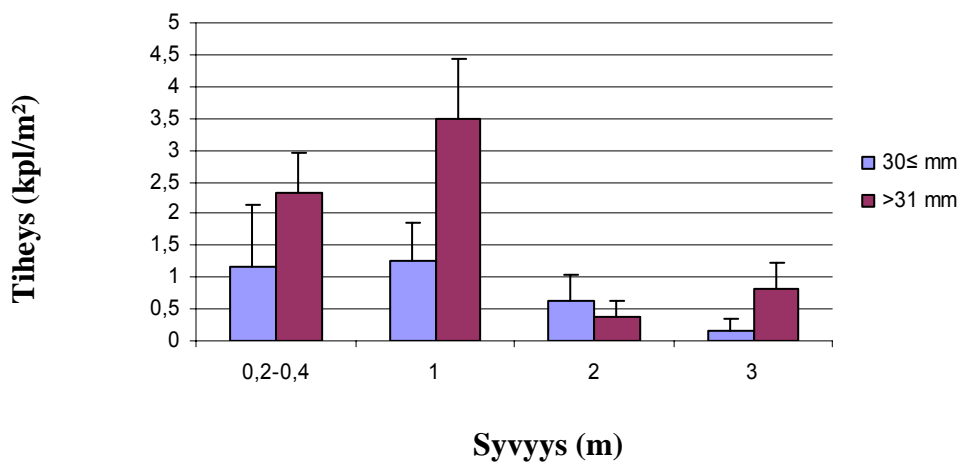
Kuva 14. Pyhtääjärvestä 12.8.2003 ja 17.6.2004 imuroidun jokirapusaaliin yhdistetty kokojakauma (n = 69).

4.2.5. Jokirapujen kokoluokkien jakautuminen eri syvyyksillä

Ravut jaettiin kahteen eri kokoluokkaan, jotka edustavat samana kesänä syntyneitä 0+ rapuja tai heikosti kasvaneita 1 vuotiaita (alle 30 mm), sekä vanhempia poikasia ja täysikasvuisia rapuja (yli 30 mm).

Alle 30 mm rapujen keskitiheys 0,2 – 3 m:n syvyydellä oli 0,82 kpl/m². Tiheydet olivat suurimpia ranta-alueilla 0,2 – 1 m:n syvyydellä ja suurin tiheys oli 1 m:n syvyydessä (kuva 15). Rapujen tiheyksissä eri syvyyssyöhykkeillä ei ollut tilastollisesti merkitseviä eroja (ANOVA, df = 3, F = 0,875, p = 0,468).

Yli 30 mm rapujen keskitiheys 0,2 - 3 m:n syvyydellä oli 1,8 kpl/m². Tiheydet olivat suurimpia ranta-alueilla 0,2 – 1 m:n syvyydellä ja suurin tiheys oli 1 m:n syvyydessä (kuva 15). 0,2 – 0,4 m:n syvyydessä oli tilastollisesti merkitsevästi suurempi tiheys kuin 2 m:ssä, sekä 1 m:n syvyydessä oli tilastollisesti suurempi tiheys kuin 2 ja 3 m:n syvyydessä. (ANOVA, df = 3, F = 6,476, p = 0,002).



Kuva 15. Pyhtääjärven rapujen kokoluokittaiset tiheysvaihtelut ja keskiarvon keskivirhe eri syvyyssyöhykkeillä.

5. TULOSTEN TARKASTELU

5.1. Rapujen esiintyminen koealueilla

Ormajärven ja Pyhtääjärven pumppaustulokset osoittavat, että ravunpoikasia esiintyy myös syvemmillä vesialueilla, eikä pelkästään ranta-alueilla, niin kuin oletettiin. Ormajärvellä täplärapun imuroinnit ylettyivät 6 m:iin asti ja Pyhtääjärvellä jokirapun imuroinnit 3 m:iin asti (taulukot 7 ja 9). Pelkällä veden syvyydellä ei näyttäisi olevan merkitystä poikasten esiintymiseen, sillä samana kesänä syntyneitä 0+ ravunpoikasia löytyi kaikilta tutkituilta syvyysvyöhykkeiltä. Poikastiheyksissä oli sitä vastoin suuria eroavuuksia eri syvyysvyöhykkeiden välillä (kuva 9).

Tämän tutkimuksen perusteella poikasten esiintymistiheyksiin vaikuttavat muut tekijät kuin syvyys. Vastaavaan tulokseen päätyivät myös Streissl & Hödl (2002) tutkimuksessaan, jossa tutkittiin habitaatti- ja suojapaikkavaatimuksia kiviravulla (*Austrobotamus torrentum*). Veden syvyydellä ei ollut vaikutusta rapujen esiintymiseen. Myös Blake & Hart (1993) havaitsivat, että nuorten täplärapujen esiintyminen oli selitettävissä pohjan partikkelikoolla ja predaattoreiden läsnäololla mutta ei veden syvyydellä. Poikastiheydet ovatkin suurimmat kivi- ja sorapohjaisilla ranta-alueilla. Pohjan laadun arvellaan olevan yksi tärkeimmistä vaikuttajista poikastiheyksiin (Blake & Hart 1993, Savolainen ym. 2003) ja pohjan kivisyys on suurinta Ormajärvessä alle 3 m:n syvyysvyöhykkeellä (taulukko 7) ja Pyhtääjärvessä alle 2 m:n syvyysvyöhykkeellä (taulukko 9). Syvemmillä pohjan partikkelikoko pienenee ja poikasille sopivien suojapaikkojen määrä vähenee (taulukko 5 ja 6).

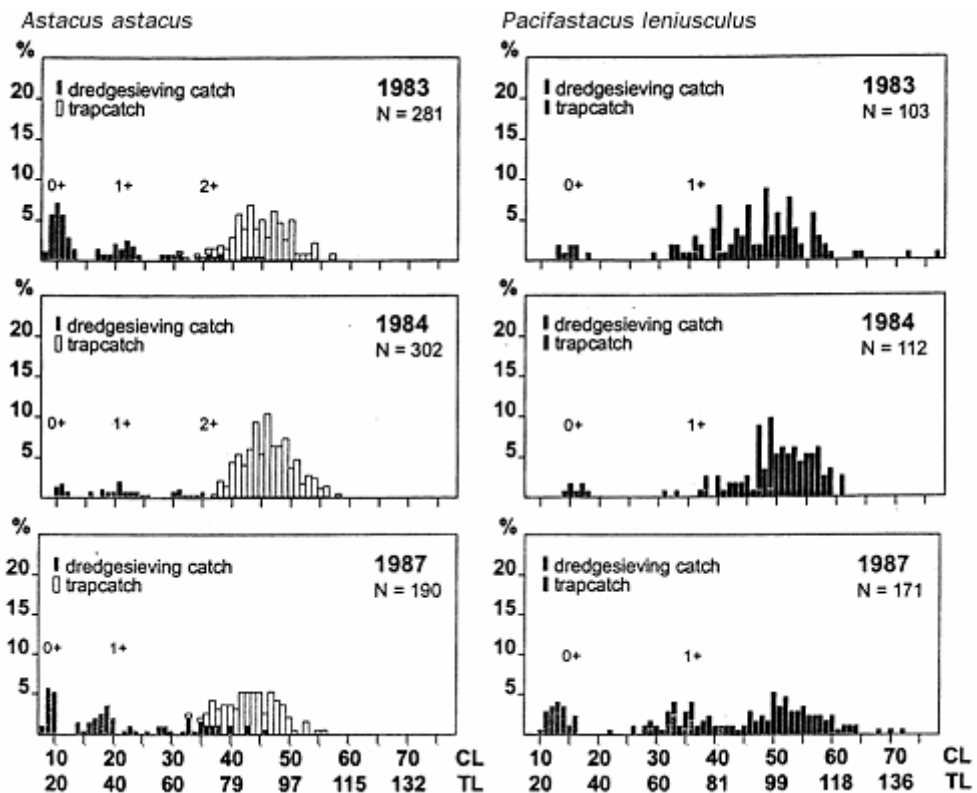
Syvyydellä voi todennäköisesti olla välillistä vaikutusta poikastiheyteen paitsi pohjan laadun, niin myös lämpötilan kautta. Lämpötilalla on vaikutusta rapuihin monissa eri elinkierron vaiheissa. Lämpötila vaikuttaa esimerkiksi rapujen kasvuun ja kuorenvaihtoihin (Reynolds 2002). Jokirapun syvyysuuntaisen esiintymisen havaittiin Skurdal ym. (1988) tutkimuksessa riippuvan vahvasti lämpötilasta. Tutkimuksessa rapuja havaittiin koko kesän ajan enemmän matalilta alueilta järven harppauskerroksen yläpuolelta. Ormajärvellä vuonna 2004 lämpötila 1 ja 6 m:n syvyydellä ei vaihdellut kovin paljoa (kuva 3) ja harppauskerros oli yli 6 m:n syvyydessä koko imurointiajanjakson. Suurten karujen järvien rannoilla kivikkoa voi olla selvästi syvemmällekin kuin 6 m:iin asti, jolloin lämpötilalla saattaa olla vaikutusta rapujen esiintymistiheyksiin.

Ormajärvelle laskettu raputiheyden ja syvyyden välinen polynomimalli soveltuu hyvin koealueen rapukannan arviointiin. Poikkeuksellisen tiheän rapukannan johdosta mallia on syytä käyttää varoen Ormajärven tai jonkun muun järven rapukannan arviointiin. Myös syvyyden ja kivisyyden välinen eksponentiaalimalli ei sovellu normaaleille järvipohjatyypeille, sillä Ormajärven pohjan kivisyys syvemmillä vesialueilla on normaalia suurempi. Vesistöjen kivi- ja sorapohjainen aines vähenee yleensä merkittävästi yli 4 m:n vesialueella (E. Erkamo suull. tiedonanto).

5.2. Rapujen kokojakaumat

Ormajärven täplärapujen vuosiluokkien erottelu yhdistetystä saaliin kokojakaumasta on epätarkkaa, koska rapuyksilöiden kasvuerot ja Ormajärven rapujen hidas kasvu sekoittaa vuosiluokkia päällekkäin. Ravinnon vähydestä ja kilpailusta johtuen kanta voi kääpiöityä (Tulonen ym. 1998). Verrattaessa Ormajärven kokojakauman (kuva 8) eri vuosiluokkien pituuksia Westman ym. (2002) Slickolammessa havaitsemiin kokojakaumiin (kuva 16), niin havaitaan, että pituuskasvu on selvästi hitaampaa Ormajärvessä. Slickolammen täplärapujen ensimmäisen vuoden poikaset (0+) ovat hieman

pidempiä kuin Ormajärven poikaset, mutta 1+ ikäryhmän poikaset ovat huomattavasti pidempiä. Slickolammen kokoluokista puuttuu 40 – 55 mm:n pituiset ravut lähes kokonaan, koska 1+ poikaset ovat kasvaneet yli 55 mm:n pituisiksi. Ormajärven suuri raputiheys on mitä ilmeisimmin johtanut ankaraan ravintokilpailuun ja rapujen hitaampaan kasvuun, sillä muiden selkärangattomien lähes täydellinen puuttuminen imurointinäytteistä viittaa siihen, että ne on syöty. Rapujen ravintoketju tutkimuspaikalla perustuneekin suuressa määrin kannibalismiin. Valtaosa kesänvanhoiksi arvioiduista poikasista on vain 15 – 20 mm:n mittaisia, siis erittäin heikosti kasvaneita. Harvalukuiset suuremmat poikaset ovat sen sijaan voineet saada runsaammin ravintoa syömällä pienempiä ikätovereitaan. Vuosiluokkien erottelu selvästi onnistuu vain ensimmäisen kesän kohdalta (alle 30 mm), jonka jälkeen vuosiluokkahuippuja ei pituuden suhteen erotu.



Kuva 16. Saaliiksi saatujen jokirapujen (*Astacus astacus*) ja täplärapujen (*Pacifastacus leniusculus*) pituusjakaumat Pohjan Slickolammelta vuosina 1983, 1984 ja 1987. Aineisto on kerätty merroilla ja pohjaimurilla. CL = Selkälilven pituus (mm), TL = kokonaispituus (mm) (Westman ym. 2002).

Täplärapujen ja jokirapujen pituusjakaumat ovat perusrakenteeltaan samanlaisia, mutta nopeamman kasvun vuoksi ikäryhmien keskipituudet ovat jo ensimmäisestä kesästä lähtien suurempia täplä- kuin jokiravulla (Westman ym. 2002). Pituusjakaumien perusteella ei voida päätellä yksittäisten rapujen ikää, sillä eri ikäryhmät menevät kokojakaumassa osittain päällekkäin (Tulonen ym. 1998). Koska poikasten kasvussa voi olla jo ensimmäisen kesän aikana yli 100 % eroa, vaikeutuu eri ikäryhmien arviointi kokojakauman perusteella vanhemmissa yksilöissä (Kirjavainen 1991). Ormajärven yhdistetyn kokojakauman vuosiluokkien huiput ovatkin tasoittuneet ja 1 – 3 vuotiaiden rapujen osuutta on vaikea määrittää pituusjakaumasta (kuva 8). Samoin Slickolammen 2+ vuotiaita täplärapuja on vaikea erottaa 3+ vuotiaista, mikä on mahdollista jokirapujen osalta, niiden vähäisemmän kasvunopeuden vaihtelun takia (kuva 16).

Pyhtääjärven jokirapujen kokojakaumaa vääristää se, että vuoden 2004 imuroinnin ajankohtana 17.6. ei saman kesän vuosiluokka ole vielä syntynyt, mikä pienentää alle 30 mm pituisten rapujen määrää kokojakaumassa (kuva 14). Muutenkin saaliin pienuuden johdosta vuosiluokkien välistä kokoerotusta on mahdoton tehdä. Pyhtääjärven kokoluokkien jaottelussa pieniin ensimmäisen kesän poikasiin on käytetty samaa 30 mm:n rajaa kuin Ormajärven täplärapuihin, vaikka jokiravun poikaset ovat hidaskasvuisempia kuin täplärapun poikaset (Westman ym. 1993, Tulonen ym. 1998). Esimerkiksi Slickolammen 0+ ravut ovat pituudeltaan jonkin verran alle 30 mm (kuva 16). Jokiravunpoikasten riski joutua syödyksi verrattuna täplärapuun lisääntyy hitaamman kasvun johdosta (Söderbäck 1992). Koko onkin ratkaisevampaa rapujen selviytymistä ajatellen, kuin ikä.

Osa Ormajärven täplärapunaaraista saavuttaa sukukypsyyden koeravustussaaliiden perusteella 60 mm:n pituisina, minkä vuoksi ne luokiteltiin isoihin rapuihin. Aikainen sukukypsyys johtuu suuresta kasvunopeudesta lämpimässä vedessä tai muuten suotuisista kasvuolosuhteista (Brewis & Bowler 1982). Täplärapunaaraan sukukypsyyden vaihtelee populaatiosta riippuen. Karisjärven tutkimuksissa täplärapunaaraat saavuttivat sukukypsyyden 70 – 80 mm:n välillä (Kirjavainen & Westman 1995) ja Slickolammella 76 – 95 mm:n välillä. (Westman ym. 1993). Abrahamsson & Goldman (1970) havaitsivat, että Tahoejärven täplärapunaaraat saavuttivat sukukypsyyden keskimäärin 90 mm:n pituisina. Taughbøl ym. (1988) osoittivat, että kuudella eri seudulla pienimpien sukukypsyyden saavuttaneiden jokirapunaaraiden pituus vaihteli 62 – 80 mm:n välillä. Ormajärven sukukypsyyteen pienuudesta voidaan arvella, että Ormajärven koealueen rapukanta on hidaskasvuinen ja kääpiöitynyt.

5.3. Kokoluokkien jakautuminen eri syvyyksille

Ormajärvellä havaittiin, että rapujen keskikoko kasvoi syvemmillä vesialueilla (kuva 6) ja pienten rapujen ja yli 60 mm:n rapujen maksimitiheydet ovat eri syvyysvyöhykkeillä (kuva 9). Ensimmäisen vuoden poikasten suurimmat tiheydet olivat ranta-alueilla, kun taas suuria rapuja esiintyi eniten 3 m:n syvyydessä. Myös Pyhtääjärven pienten rapujen tiheydet olivat suurimmat rannan läheisyydessä 0,2 - 1 m:n syvyydellä (kuva 15). Erikokoisten rapujen syvyysuuntaiselle esiintymisvaihtelulle on kirjallisuudessa esitetty useita eri vaikuttajia, joista pohjanlaatu, predaatio, kilpailu ja kannibalismi vaikuttaisivat keskeisimmiltä tekijöiltä.

Kalapredaatio on todennäköisesti suurin vaikuttava tekijä rapujen selviytymiseen, kasvuun, levinneisyyteen ja tiheyteen järvissä ja joissa (Nyström 2002), mutta myös muilla predaattoreilla (esim. selkärangattomilla) voi olla vaikutusta rapujen runsauteen. Tutkimukset ovat osoittaneet, että ravut vaihtavat habitaattia predaattoreiden esiintyessä ja Stein & Magnuson (1976) osoittivat, että kalapredaattoreiden vaikutuksesta pienet ravut valitsivat sorapohjaisen alueen hiekkapohjan sijaan, koska se tarjosi paremman suojan predaatiota vastaan. Ormajärvellä hiekkapohjaisia alueita sijaitsi eniten 3 – 6 m:n syvyydellä, kun taas sorapohjaisia alueita oli enemmän ranta-alueilla 0,2 – 2 m:n syvyydessä (taulukko 5). Pohjanlaadun tarjoama suoja predaatiota vastaan voi selittää kokoluokkien jakautumista eri syvyysvyöhykkeille.

Englund & Kruba (2000) osoittivat, että rapujen kokoluokkien tiheysvaihteluun eri syvyysvyöhykkeillä vaikuttaa predaattoreiden läsnäolo. Kalapredaatio oli suurinta pienillä rapuilla syvemällä vesialueella, ja verrattaessa rapujen liikkumista koealtaissa, joissa osassa oli predaattoreita läsnä ja osassa ei, niin pienet ravut suosivat matalia alueita välttääkseen kalapredaatiota. Tutkimuksen mukaan rapujen liikkuminen riski-alueelta riskittömämmille alueille aiheuttaa tiheyserot eri syvyyksissä. Blake & Hart (1993)

arvelivat pienten rapujen suurempien tiheyksien matalilla alueilla johtuvan erilaisesta kuolleisuudesta matalan ja syvän veden alueilla, eikä rapujen habitaatin valintakäyttäytymisestä.

Maapredaattoreiden, kuten minkkien ja lintujen saalistustehokkuus laskee nopeasti syvyyden kasvaessa (Englund & Kruba 2000). Suuremmat ravut (> 60 mm), joilla ruumiinkoko on suoja kalapredaatiota vastaan, voivat tästä syystä hakeutua syvemmille vesialueille, missä ne ovat paremmassa suojassa maapredaattoreilta. Lisäksi suuret ravut voivat jättää matalien alueiden sorapohjat, jos pohjan partikkelikoko ei enää tarjoa suojaa (Garvey ym. 2003) ja siirtyä syvemmälle pehmeämmille pohja-alueille, joissa on mahdollisuus kaivaa suojapaikkoja. Ormajärven pohja muuttuu syvemmälle päin mentäessä pehmeämmäksi (taulukko 5) ja Ormajärven syvemmällä pohja-alueilla oli havaittavissa erittäin paljon suurten (> 60 mm) rapujen kaivamia koloja.

Ahvenpredaatiolla voi olla vaikutus Ormajärven ja Pyhtääjärven rapujen kokoluokkien tiheysvaihteluihin eri syvyysvyöhykkeiden välillä. Pohjaimurointien yhteydessä havaittiin, että yli 2 m:n syvyydessä sukeltajaa seurasi lähes aina parvi suuria ahvenia (n. 150 – 300 mm). Kalat seurasivat koealan imurointia ja etsivät ravintoa sukeltajan sekoittaman pohja-aineksen seasta. Kaloja ei havaittu alle 2 m:n syvyydessä. Kalapredaatio saattaa olla syvemmällä vesialueilla voimakkaampaa ja pienentää näin pienten poikasten tiheyksiä lisäämällä kuolleisuutta. Lisäksi ahventen läsnäolo voi vaikuttaa pienten rapujen liikkeisiin siten, että ne hakeutuvat matalammille alueille predaation välttämiseksi.

Suuremmat ravut syrjäyttävät pienemmät ravut suojapaikkakilpailussa (Rabeni 1985, Ranta & Lindström 1993). Suojapaikkakilpailu voi mahdollisesti vaikuttaa pienempien rapujen siirtymiseen ranta-alueille, varsinkin jos suojapaikkoja on rajallisesti. Ormajärven pieninä rapuja esiintyy syvemmälläkin alueilla, mikä saattaa johtua pohjan kivisyydestä ja suojapaikkojen normaalia suuremmasta määrästä syvemmällä alueilla. Pyhtääjärven suojapaikat vähenevät selvästi yli 1 m:n syvyydessä ja ranta-alueella poikasia tavattiinkin huomattavasti enemmän kuin syvemmällä vesialueilla.

Skurdal & Taugbøl (2002) arvelivat, että luonnonpopulaatioissa kannibalismilla on vain vähäinen merkitys rapujen esiintymiseen ja kilpailun ja predaation vaikutus on huomattavasti merkityksellisempi, mutta tutkijat myös totesivat, että tiheässä populaatioissa kannibalismilla saattaa olla merkitystä tiheyden säätelyssä ja lisääntymisessä. Ormajärven rapukanta on tiheä ja kannibalismilla saattaa olla vaikutusta ranta-alueiden suurempiin poikastiheyksiin verrattuna syvempiin vesialueisiin. Isojen rapujen osuus oli suurempi syvemmällä vesialueilla ja kannibalismin vaikutukset voivat näkyä syvempien alueiden poikastiheyksissä.

Yksi vaikuttava tekijä erikokoisten rapujen esiintymiseen eri syvyysvyöhykkeillä voi olla ravinto. Vaikka ravut ovatkin kaikkiruokaisia, ne ovat varsin valikoivia ravinnon suhteen (Nyström 2002). Aikuiset ravut syövät pääosin kasviravintoa, kun taas nuoret käyttävät enemmän eläinravintoa, lähinnä selkärangattomia. Ravitsemusvaatimukset muuttuvat iän myötä, sekä kuorenvaihto- ja lisääntymissyklin eri vaiheissa (Westman ym. 1984 ja Nyström 2002). Eri kokoisten rapujen ravintokohteiden eroavuuden johdosta nuoremmat ravut saattavat hakeutua tuottavalle ranta-alueelle, missä on enemmän poikasille soveltuvaa ravintoa mm. selkärangattomia.

On myös esitetty, että poikasten suurempaan tiheyteen ranta-alueilla voisi vaikuttaa se, että mätää tai poikasia kantavat naaraat hakeutuisivat keväällä poikasille soveltuville matalammille alueille (Momot & Gowing 1972, Blake & Hart 1993), mutta asialle ei ole saatu varmistusta.

5.4. Rapujen esiintyminen eri pohjanlaaduilla

Tässä tutkimuksessa havaittiin, että pohjanlaadulla on vaikutusta rapujen esiintymiseen. Täplärapuja oli enemmän alueilla, joissa pohjanlaadusta yli 30 % oli kiveä ja soraa. Kokoluokittaisessa vertailussa havaittiin, että alle 60 mm poikasten lukumäärät olivat suuremmat alueilla, joissa pohjanlaadusta yli 30 % oli kiveä ja soraa.

Pohjanlaadun täytyy tarjota sopivankokoisia suojapaikkoja predaatiota vastaan. Mason (1979) testasi selviytymisasteen ja suojapaikkojen määrän yhteyttä nuorilla täplärapuilla. Selviytymisaste kasvoi merkittävästi suojapaikkojen lisääntyessä. Myös Blaken ja Hartin (1993) tutkimuksessa levinneisyys ja selviytyminen nuorilla täplärapuilla luonnon ympäristössä oli riippuvaista suojapaikkojen määrästä kalapredaatiota vastaan.

Lodge ja Hill (1994) osoittivat tutkimuksessaan, että pohjanlaadulla on suuri vaikutus rapupopulaation kokoon, ja järvissä, joissa ranta-alueen pohja-alasta alle 15 - 20 % on kivikkoa, ei voi menestyä kuin pieni rapukanta. Normaalisti vesistöjen ravunpoikasille soveltuvat liettymättömät kivi- ja sorapohjaiset alueet vähenevät järvissä syvyyden kasvaessa (Särkkä 1996), mikä rajoittaa poikastuotannon vesistöjen ranta-alueille. Ormajärven pohja soveltuu syvemmilläkin vesialueilla ravunpoikasille, johtuen pohjan partikkelikoosta. Kiven ja soran osuus oli tutkitulla koealalla keskimäärin 20,6 % vielä 6 m:n syvyydellä. Pohjan kivisyys ja sen tarjoamat poikasille soveltuvat suojapaikat selittänevätkin Ormajärven suurta raputiheyttä.

Suomessa suoritetussa tutkimuksessa suurimmat tiheydet jokiravulla esiintyivät sora- ja kivipohjaisilla alueilla (Niemi 1977). Niemen (1977) jokiravuilla tekemän pohjanlaatua koskevan tutkimuksen suurin raputiheys määritettiin alueelta, jonka pohjanlaadusta 45 % koostui kivistä ja sorasta. Pienempiä tiheyksiä havaittiin alueilla, joissa soran osuus oli 38 % ja hiekan 34 % ja vain muuta yksilö havaittiin alueelta, jossa pohjan laadusta 62 % koostui hienosta hiekasta, eikä alueella ollut kiveä ollenkaan. Pyhtääjärven imuroinneissa havaittiin myös, että suurimmat jokiraputiheydet esiintyivät sora- ja kivipohjaisilla alueilla. Suurimmat tiheydet löytyivät alueilta, joiden keskimääräinen pohjanlaatu koostui 73,8 % kivistä ja sorasta. Saalis pieneni neljännekseen, kun pohjalaadusta enää 12 % koostui kivistä ja sorasta. Pyhtääjärven koealueen pohjan kivisyys muuttuu merkittävästi 1 m:n ja 2 m:n välillä ja poikasille soveltuvaa hyvää kivi- ja sorapohjaista aluetta näyttäisi olevan vain ranta-alueilla alle 1 m:n syvyydessä (taulukko 9).

5.5. Kevätimurointi

Keväällä 2004 Ormajärvellä suoritetuissa imuroinneissa havaittiin, että alle 0,2 – 0,4 m:n syvyydestä ei löytynyt rapuja kuin muutama, kun taas 1 m:n syvyydessä rapuja oli kymmenkertaisesti (taulukko 8). Todennäköisesti talvella alle 1 m:n ranta-alue oli pohjaan asti jään peittämä, ja pakottanut ravut syvemmälle. Ravut joutuvat jään painuessa siirtymään matalalta suojaiselta rantavyöhykkeeltä syvemmälle, missä pohja usein on liettyneempää (Särkkä 1996), ja tarjoaa vähemmän suojapaikkoja. Varsinkin ensimmäisen elintalven aikana ravunpoikaset ovat hyvin herkkiä jään painumiselle, koska ne liikkuvat jään edellä hitaasti syvemmälle ja altistuvat herkästi kalapredaatiolle (Stein 1977, Söderbäck 1992, 1994). Imurointi tapahtui 28.5.2004 noin kuukausi jäiden lähdön jälkeen, jolloin pintaveden lämpötila oli 11 °C astetta. Rapujen siirtyminen takaisin vapaille kivialueille näyttäisi olevan hidasta, vaikka matalien ranta-alueiden tuotanto on keväällä suurta ja tarjoaisi poikasille hyvät elinolosuhteet. Poikasten levittäytymistä keväällä matalalle jäältä vapautuvalle alueelle saattaa myös hidastaa aallokon vaikutus. Tuulille

alttiilla matalilla ranta-alueilla aaltojen vaikutus yltää pohjaan saakka heikentäen rapujen elinolosuhteita.

5.6. Yhteenveto

Tämän tutkimuksen perusteella voidaan todeta, että täplä- ja jokiravunpoikasia esiintyy myös syvemmillä vesialueilla, mutta poikastiheydet olivat suurempia ranta-alueilla. Pohjan kivisyydellä on vaikutusta ravunpoikasten menestymiseen ja syvempien alueiden poikastuotantoon. Ravunpoikasille soveltuvan alueen koko on riippuvainen pohjaprofiilista eli pohjankaltevuudesta. Pohjaprofiili rantaviivan läheisyydessä ja pohjan partikkelikoko syvemmillä vesialueilla vaikuttanevat ratkaisevasti jäätymisen ja veden pinnan laskun ravunpoikasille aiheuttaman vahingon suuruuteen. Mitä suurempi vaikutus vedenpinnan vaihtelulla on ravunpoikasille soveltuvan kivi- ja sorapohjaisen habitaatin määrään, sitä enemmän säännöstely vaikuttaa rapukantaan.

Täpläravun jokirapua aikaisempi kuoriutumisasajankohta ja suurempi kasvunopeus (Söderbäck 1995) viittaisivat siihen, että täplärapu olisi kestävämpi talviaikaisille olosuhteille (Westman ym. 2002). Myös täplärapujen suurempi aktiivisuus talvilämpötiloissa (Erkamo ym. 1998) parantaa mahdollisuuksia sopeutua talvisiin vedenpinnan muutoksiin jokirapuja paremmin. Lisäksi täpläravut nähtävästi kestävät korkeita lämpötiloja paremmin, kuin jokiravut (Firkins & Holdich 1993).

Tutkimusalueiden raputiheyksiin eri syvyysvyöhykkeillä vaikuttaa mahdollisesti kalapredaatio ja lisäksi Ormajärvellä kannibalismi. Kalapredaatio vaikuttaisi olevan merkittävin ravunpoikasten uhka, varsinkin syvemmillä vesialueilla. Joki- ja täpläravun poikasten on todettu olevan yhtä alttiita ja haavoittuvia ahvenen predaatiolle, eikä lajien välillä ole havaittu merkittävää eroa ahvenen saalistustehokkuudessa, mutta jokiravun poikasten hitaamman kasvun takia altistus kalapredaatiolle kestää kauemmin ja näin jokiravunpoikasten riski joutua syödyksi verrattuna täplärapuun kasvaa (Söderbäck 1992). Näin ollen vedenpinnan säännöstelyllä voi olla enemmän haittavaikutuksia joki- kuin täplärapuihin, jos ravut joutuvat jättämään suojapaikkansa ja hakeutumaan syvemmillä vesialueille vedenpinnan laskun myötä.

Kiitokset

Tämän tutkimuksen kirjoitusvaiheen ohjauksesta haluan kiittää FT Juhani Pirhosta ja FM Esa Erkamo. Kenttätöön toteutuksesta haluan kiittää Evon Riistan- ja kalantutkimusaseman henkilökuntaa ja Evolla 2003 ja 2004 toiminutta kesäväkeä. Ilman ”Evokkeja” olisi tämän Pro gradu - tutkielman aineisto jäänyt keräämättä. Kiitokset kaikille.

Kirjallisuus

- Abrahamsson, S. & Goldman, R. C. 1970. Distribution, density and production of the crayfish *Pacifastacus leniusculus* Dana in Lake Tahoe, California – Nevada. *Oikos* 21: 83-91.
- Blake, M. A. & Hart, J. B. 1993. Habitat preferences and survival of juvenile signal crayfish, *Pacifastacus leniusculus* – the influence of water depth, substratum, predatory fish and gravid female crayfish. *Freshwater Crayfish* 9: 381-384.
- Brewis, J. M. & Bowler, K. 1982. The growth of the freshwater crayfish *Austropotamobius pallipes* in Northumbria. *Freshwater Biology* 12: 187-200.
- Burba, A. 1983. Chemical regulation in crayfish behaviour during postembryonic development. *Freshwater Crayfish* 5: 451-458.
- Capelli, G. M. & Magnuson, J. J. 1983. Morphoedaphic and biogeographic analysis of crayfish distribution in northern Wisconsin. *Journal of Crustacean Biology* 3: 548-564.
- Cukerzis, J. 1983. Ethogenesis of crayfish. *Freshwater Crayfish* 5: 471-477.
- Cukerzis, J. 1988. *Astacus astacus* in Europe. Teoksessa: Holdich, D. M. & Lowery, R. S. *Freshwater Crayfish: Biology, Management and Exploitation*. Timber Press, Portland, 309-340.
- Dye, L. & Jones, P. 1975. The influence of density and predation on survival of young-of-the year *Orconectes virilis*. *Freshwater Crayfish* 2: 529-538.
- Englund, G. & Kruba, J.J. 2000. Habitat use by crayfish in stream pools: influence of predators, depth and body size. *Freshwater biology* 43: 75-83.
- Erkamo, E., Savolainen, R., Tulonen, J., Ahvenharju, T. & Mannonen, A. 1998. Over-winter survival of young of the year noble crayfish *Astacus astacus* and signal crayfish *Pacifastacus leniusculus* in culture conditions. *IAA 12th crayfish symposium August 3. -9. in Augsburg, Germany. Symposium programme booklet, Abstracts of oral and poster presentations*, 35 s.
- Erkamo, E., Pursiainen, M., Järvenpää, T. & Mannonen, A. 2005. Ravut. Teoksessa: *Kalavarat 2005*. Maa-, metsä- ja kalatalous (SVT) 61: 62-65.
- Firkins, I. & Holdich, D. M. 1993. Thermal studies with three species of freshwater crayfish. *Freshwater Crayfish* 9: 241-248.
- Garvey, J., Rettig, J., Stein, R., Lodge, D. & Klosiewski, S. 2003. Scale-dependent associations among fish predation, littoral habitat, and distributions of crayfish species. *Ecology* 84: 3339-3348.
- Gydemo, R. 1989. Reproduction and growth in the noble crayfish *Astacus astacus* L. Väitöskirja. Tukholman Yliopisto, Ruotsi. 1-31.
- Gydemo, R., Westin, L. & Nissling, A. 1990. Predation on larvae of the noble crayfish, *Astacus astacus* L. *Aquaculture*. 86: 155-161.
- Hamrin, S.F. 1987. Seasonal activity as influenced by fluctuating water levels and presence of a fish predator. *Holarctic Ecology* 10: 45-51.
- Hessen, D. O. & Skurdal, J. 1984. Analysis of food utilized by the crayfish *Astacus astacus* in Lake Steinsfjorden, S.E. Norway. *Freshwater Crayfish* 6: 187-193.
- Jussila, J. 2002. *Pirkanmaan keskeisten järvien säännöstelyjen kehittäminen. Säännöstelyn vaikutukset täplärapukantoihin*. Pirkanmaan ympäristökeskus, Tampere, 48 s.
- Kirjavainen, J. 1991. *Täplärapukannan koko, kasvu, lisääntyminen ja tautisuus Korpilahden Karisjärvessä vuosina 1968 – 1990*. Pro gradu - tutkielma. Jyväskylän yliopisto. 109 s.

- Kirjavainen, J. & Westman, K. 1995. Development of an introduced signal crayfish (*Pacifastacus leniusculus* (Dana)) population in the small Lake Karisjärvi in central Finland. *Freshwater Crayfish* 10: 140-150.
- Kirjavainen, J. & Westman, K. 1999. Natural history and development of the introduced signal crayfish, *Pacifastacus leniusculus*, in a small isolated Finnish lake, from 1968 to 1993. *Aquatic Living Resources* 12: 387-401.
- Lahti, E. & Lindqvist, O. 1981. On the reproductive cycle of the crayfish *Astacus astacus* L. in Finland. *Freshwater Crayfish* 5: 18-26.
- Lodge, D. M. & Hill, A. M. 1994. Factors governing species composition, population size, and productivity of cool water crayfishes. *Nordic Journal of Freshwater Research* 69: 111-136.
- Mason, J. C. 1979. Effects of temperature, photoperiod, substrate and shelter on survival, growth and biomass accumulation of juvenile *Pacifastacus leniusculus* in culture. *Freshwater Crayfish* 4: 73-82.
- Momot, W. T. & Gowing, H. 1972. Differential seasonal migration of the crayfish, *Orconectes virilis* (HAGEN), in marl lakes. *Ecology* 53: 479-483.
- Niemi, A., 1977. Population studies on the crayfish *Astacus astacus* (L.) in the river Pyhäjoki, Finland. *Freshwater Crayfish* 3: 81-94.
- Nyström, P. 2002. Ecology. Teoksessa: Holdich, D. M. 2002. *Biology of freshwater crayfish*. Blackwell Science, Lontoo, 192-235.
- Odelström, T. 1983. A portable hydraulic diver-operated dredgesieve for sampling juvenile crayfish, escription and experience. *Freshwater Crayfish* 5: 270-274.
- Pratten, D. J. 1980. Growth in the crayfish *Austropotamobius pallipes* (Crustacea: Astacidae). *Freshwater Biology* 10: 401-412.
- Rabeni, C. F. 1985. Resource partitioning by stream-dwelling crayfish: the influence of body size. *American Midland Naturalist* 113: 20-29.
- Ranta, E. & Lindström, K. 1993. Body size and shelter ownership in mature signal crayfish, *Pacifastacus leniusculus*. *Annales Zoologici Fennici* 30: 125-132.
- Reynolds, J. D. 2002. Growth and Reproduction. Teoksessa: Holdich, D. M. 2002. *Biology of freshwater crayfish*. Blackwell Science, Lontoo, 152-191.
- Savolainen, R., Westman, K. & Pursiainen, M. 1997. Fecundity of Finnish noble crayfish, *Astacus astacus* L., and signal crayfish, *Pacifastacus leniusculus*, in various natural habitats and in culture. *Freshwater Crayfish* 11: 319-338.
- Savolainen, R., Ruohonen, K. & Tulonen, J. 2003. Effects of bottom substrate and presence of shelter in experimental tanks on growth and survival of signal crayfish, *Pacifastacus leniusculus* (Dana) juveniles. *Aquaculture Research* 34: 289-297.
- Skurdal, J. & Taugbøl, T. 2002. *Astacus*. Teoksessa: Holdich, D. M. 2002. *Biology of freshwater crayfish*. Blackwell Science, Lontoo, 467-510.
- Skurdal, J., Taugbøl, T., Fjeld, E., Hessen, D. O. & Håstein, T. 1988. *Thelohania contejeani* Henneguy parasitizing the noble crayfish, *Astacus astacus* L., in Norway. *Journal of Fish Diseases* 11: 433-435.
- Stein, R. A. 1977. Selective predation, optimal foraging and the predator-prey interaction between fish and crayfish. *Ecology* 58: 1237-1253.
- Stein, R. A. & Magnuson, J.J. 1976. Behavioural response of crayfish to a fish predator. *Ecology* 57: 751-761.
- Streissl, F. & Hödl, W. 2002. Habitat and shelter requirements of the stone crayfish, *Austropotamobius torrentium* Schrank. *Hydrobiologia* 477: 195-199.

- Särkkä, J. 1996. *Järvet ja ympäristö: Limnologian perusteet*. Tamperepaino Oy. Tampere, 157 s.
- Söderbäck, B. 1992. Predator avoidance and vulnerability of two co-occurring crayfish species, *Astacus astacus* (L.) and *Pacifastacus leniusculus* (Dana). *Annales Zoologici Fennici* 29: 253-259.
- Söderbäck, B. 1994. Interactions among juveniles of two freshwater crayfish species and a predator. *Oecologia* 100: 229-235.
- Söderbäck, B. 1995. Replacement of the native crayfish *Astacus astacus* by the introduced species *Pacifastacus leniusculus* in a Swedish lake: possible causes and mechanisms. *Freshwater Biology* 33: 291-304.
- Taughbøl, T., Skurdal, J. & Fjeld, E. 1988. Maturity and fecundity of *Astacus astacus* females in Norway. *Freshwater Crayfish* 7: 107-114.
- Tcherkasina, N. Ya. 1977. Survival, growth and feeding dynamics of juvenile crayfish (*Astacus leptodactylus* Cubanicus) in ponds and River Don. *Freshwater Crayfish* 3: 95-100.
- Tulonen, J., Erkamo, E., Järvenpää, T., Westman, K., Savolainen, R. & Mannonen, A. 1998. *Rapuvvedet tuottavaksi*. Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitos, Helsinki, 152 s
- Westin, L. & Gydemo, R. 1988. The locomotor activity patterns of juvenile noble crayfish (*Astacus astacus*) and the effect of shelter availability. *Aquaculture* 68: 361-367.
- Westman, K. 1973. Cultivation of the American crayfish *Pacifastacus leniusculus*. *Freshwater Crayfish* 1: 211-220.
- Westman, K. 2000. *Comparison of the crayfish Pacifastacus leniusculus Dana, a species introduced into Finland, with the native species, Astacus astacus L., in allopatry and sympatry*. Väitöskirja. Helsingin yliopisto, Suomi, 50 s.
- Westman, K. & Pursiainen, M. 1982. Size and structure of crayfish (*Astacus astacus*) populations on different habitats in Finland. *Hydrobiologia* 86: 67-72.
- Westman, K. & Nylund, V. 1985. *Rapu ja ravustus*. Weiling & Göös, Espoo, 173 s.
- Westman, K. & Järvenpää, T. 1990. Täplärapuistutukset tuottavat tulosta. *Suomen kalastuslehti* 90: 342-345.
- Westman, K., Särkkä, J., Pursiainen, M. & Sumari, O. 1984. Population structure and gut contents of the crayfish *Astacus astacus* in two Finnish rivers. *Freshwater Crayfish* 6: 166-177.
- 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. & Pursiainen, M. 1999. Development of the introduced North American signal crayfish, *Pacifastacus leniusculus* (Dana), population in a small Finnish forest lake in 1970 – 1997. *Boreal Environment research* 4: 387-407.
- Westman, K., Savolainen, R. & Julkunen, M. 2002. Replacement of native crayfish *Astacus astacus* by the introduced species *Pacifastacus leniusculus*. A small, enclosed Finnish lake: a 30-year study. *Ecography* 25: 53-73.