

Pro gradu -tutkielma

**Täpläravun (*Pacifastacus leniusculus*) ja jokiravun
(*Astacus astacus*) vaikutukset pienten järvien
litoraalivyöhykkeen surviaissäskiyhteisöihin**

Eeva Kosola



Jyväskylän yliopisto

Bio- ja ympäristötieteiden laitos

15.04.2024

JYVÄSKYLÄN YLIOPISTO, Matemaattis-luonnontieteellinen tiedekunta

Bio- ja ympäristötieteiden laitos

Akvaattisten tieteiden maisteriohjelma

Kosola Eeva: Täpläravun (*Pacifastacus leniusculus*) ja jokiravun (*Astacus astacus*) vaikutukset pienten järvien litoraalityöhykkeen surviaissääskiyhteisöihin

Pro gradu tutkielma: 26 s., 7 liitettä (12 s.)

Työn ohjaajat: FT Heikki Hämäläinen

Tarkastajat: FT Timo Ruokonen, FT Heikki Hämäläinen

04 2024

Hakusanat: kenttäkoe, vertaileva tutkimus, vieraslaji

Luonnon monimuotoisuuden yksi suurimmista uhkatekijöistä on vieraslajit. Pohjois-Amerikkalainen täplärapu on luokiteltu Suomessa haitalliseksi vieraslajiksi, koska se hävittää alkuperäisen jokiravun populaatioita rapuruttoa levittämällä. Täplärapu ja alkuperäinen jokirapu on arvioitu ekolokerojen perusteella hyvin samankaltaisiksi, mutta ei ole varmuutta poikkeako täplärapu ekosysteemivaikutuksiltaan jokiravusta. Useimmissa tutkimuksissa täpläravun on todettu vaikuttavan jokirapua voimakkaammin saalistuksena olevaan pohjaeläimistöön ja varsinkin sen monimuotoisuuteen. Surviaissääskien toukat ovat runsain ja ehkä merkittävin pohjaeläinryhmä järvissä, mutta rapujen vaikutuksesta surviaissääskiyhteisön rakenteeseen tiedetään hyvin vähän. Tutkimuksen tavoitteena oli selvittää, onko rapuilla vaikutusta surviaissääskien runsauteen, monimuotoisuuteen ja yhteisökoostumukseen järvien litoraalityöhykkeellä ja onko täpläravun ja jokiravun vaikutuksissa eroja. Odotuksena oli, että surviaissääskien runsaus (yksilömäärä) ja monimuotoisuus (taksoniluku, Shannonin diversiteetti-indeksi ja tasaisuus) vähenevät ravullisissa järvissä ja yhteisökoostumus muuttuu verrattuna ravuttomiin kontrollijärviin ja että täpläravun vaikutus on voimakkaampi kuin jokiravun. Työssä tutkittiin Etelä- ja Keski-Suomessa 24 järveä, jotka jakautuivat rapukantojen perusteella kolmeen ryhmään: 8 täpläravullista, 8 jokiravullista ja 8 ravutonta järveä. Jokaisesta järvestä valittiin 3 kivikkoista rantapaikkaa, joista kerättiin semikvantitatiiviset pohjaeläinnäytteet potkuhaavilla matalasta rannasta (syvyys 0,5–1 m). Surviaissääskien toukat tunnistettiin sukuihin ja jokaisen järven kokonaisyksilömäärät laskettiin. Tulosten mukaan rapuilla ei odotusten vastaisesti ollut vaikutuksia surviaissääskien runsauteen, tai yhteisöjen monimuotoisuuteen tai koostumukseen. Tutkimusjärvien rapukannat olivat mahdollisesti liian pieniä aiheuttaakseen merkittäviä vaikutuksia litoraalityöhykkeen surviaissääskiyhteisöihin. Surviaissääskitoukat voivat myös olla pienen kokonsa tai elintapansa vuoksi monia muita pohjaeläimiä paremmin suojassa rapujen saalistukselta.

UNIVERSITY OF JYVÄSKYLÄ, Faculty of Mathematics and Science
Department of Biological and Environmental Science
Master's Degree Programme in Aquatic Sciences

Kosola Eeva: The effects of signal crayfish (*Pacifastacus leniusculus*) and noble crayfish (*Astacus astacus*) on Chironomidae assemblages of littoral zone in small lakes
MSci Thesis 26 p., 7 appendices (12 p.)
Supervisor: PhD Heikki Hämäläinen
Examiners: PhD Timo Ruokonen, PhD Heikki Hämäläinen
04 2024

Keywords: comparative study, field test, invasive species

Biodiversity of nature is decreasing and one of the biggest threats is invasive species. North American signal crayfish is classified as invasive species in Finland, due to it being a carrier of crayfish plague, which causes increased mortality rates in noble crayfish populations. Signal and noble crayfish are supposed to have very similar niches, but there is no certainty, that their ecosystem effects are similar. Previous studies suggest that compared to noble crayfish, signal crayfish have greater effects on the benthic macroinvertebrate prey assemblages, especially on their species diversity. Chironomid larvae are the most common and maybe the most significant group of benthic invertebrates in lakes. However, the effects of crayfish on chironomid community are poorly known. The aim of this study was to investigate the effects of the two crayfish species on chironomid abundance, community diversity and composition in the shallow littoral zone of lakes. The second aim was to investigate if there is any difference between the impact of signal and noble crayfish. The expectations were that the chironomid larval abundance (number of individuals) and diversity (taxon richness, Shannon diversity and evenness) reduce and community composition changes in crayfish lakes compared to control lakes with no crayfish and that the impacts are greater for signal crayfish than for noble crayfish. The effects of crayfish were studied in Southern and Central Finland in 24 lakes divided into 3 different categories: 8 signal crayfish lakes, 8 noble crayfish lakes and 8 lakes with no crayfish. Three stony littoral sites were chosen from each lake, where semiquantitative samples of macroinvertebrates were taken from shallow depth (0,5-1m) using a hand net. Chironomid larvae were identified to genera and counted. In contrast to expectations, signal or noble crayfish did not have any effects on chironomid abundance, diversity or assemblages in the littoral zone. The crayfish populations were perhaps too small to significantly affect the chironomid community. Chironomid larvae might also be less prone to predation than other macroinvertebrates due to their small size or habitat selection.

SISÄLLYSLUETTELO

1	JOHDANTO	1
2	AINEISTO JA MENETELMÄT	2
2.1	Tutkimuskohteet	2
2.2	Pohjaeläinnäytteet	4
2.3.	Tilastolliset menetelmät	4
3	TULOKSET	6
3.1	Tutkimusjärvien rapukannat ja ympäristöolot	6
3.2	Surviaissääskien runsaus	6
3.3	Surviaissääskiyhteisön monimuotoisuus	7
4	TULOSTEN TARKASTELU	11
4.1	Rapujen vaikutukset surviaissääskien runsauteen	11
4.2	Rapujen vaikutukset surviaissääskiyhteisöjen monimuotoisuuteen	13
4.2.1	Rapujen vaikutukset sukujen lukumäärään	13
4.2.2	Rapujen vaikutukset Shannonin diversiteettiin ja tasaisuuteen	14
5	PÄÄTELMÄT	15
	KIITOKSET	17
	KIRJALLISUUSLUETTELO	18
	LIITE 1. TUTKIMUSJÄRVIEN RAPUJEN YKSIKKÖSAALIIT JA YMPÄRISTÖMUUTTUJAT	22
	LIITE 2. SURVIAISSÄÄSKIEN YKSILÖMÄÄRÄT, SUKUJEN LUKUMÄÄRÄ, SHANNONIN DIVERSITEETTI-INDEKSI JA TASAISUUS TUTKIMUSJÄRVISSÄ SEKÄ KESKIARVOT JA KESKIHAJONNAT JÄRVIRYHMÄSSÄ.	23
	LIITE 3. SURVIAISSÄÄSKISUKUJEN YKSILÖMÄÄRÄT JÄRVIRYHMISSÄ, SURVIAISSÄÄSKISUVUN ESIINTYVYYS JÄRVIRYHMÄSSÄ (KONSTANSSI) JA KRUSKAL-WALLIS-TESTIN TULOKSET JOKAISELLE SUVULLE.	24
	LIITE 4. SURVIAISSÄÄSKISUKUJEN YKSILÖMÄÄRÄT JA KONSTANSSI.	26
	LIITE 5. SURVIAISSÄÄSKISUKUJEN YKSILÖMÄÄRÄT (LKM) RAVUTTOMISSA JÄRVISSÄ.	28

LIITE 6. SURVIAISSÄÄSKISUKUJEN YKSILÖMÄÄRÄT (LKM) JOKIRAVULLISISSA JÄRVISSÄ.....	30
---	-----------

LIITE 7. SURVIAISSÄÄSKISUKUJEN YKSILÖMÄÄRÄT (LKM) TÄPLÄRAVULLISISSA JÄRVISSÄ.....	32
--	-----------

1 JOHDANTO

Ihminen muuttaa toiminnallaan voimakkaasti ympäristöään, mikä on johtanut globaalin biodiversiteetin vähenemiseen (Sala ym. 2000, Pereira ym. 2012). Yksi suurimmista luonnon monimuotoisuuden uhkatekijöistä on vieraslajit. Moni laji on tahattomasti kulkeutunut ihmisen mukana kauemmas alkuperäiseltä levinneisyysalueelta, mutta osa on tuotu tai istutettu tarkoituksella (Carpenter ym. 2011). Monet vieraslajit kykenevät muuttamaan alkuperäisten lajien levinneisyyttä ja runsautta sekä koko ekosysteemin toimintaa (Strayer 2010, Paolucci ym. 2013). Vesistöissä esiintyvät vieraslajit ovat yleisiä (Carpenter ym. 2011) ja varsinkin sisävesiä pidetään alttiina vieraslajeille pitkään jatkuneen ja laajan ihmistoiminnan vuoksi (Gherardi 2010, Chucholl 2013, Richman ym. 2015). Fysikaaliset, kemialliset ja ekologiset olosuhteet makeissa vesissä ovat usein merkittävästi muuttuneet vieraslajien leviämisen takia (Carpenter ym. 2011).

Sisävesissä menestyneihin vieraslajeihin kuuluu useita rapulajeja, joiden elinvoimaisia populaatioita esiintyy lähes jokaisella mantereella (Strayer 2010, Mathers ym. 2016). Pohjois-Amerikasta peräisin oleva täplärapu (*Pacifastacus leniusculus* Dana) on yksi laajimmalle levinneistä vierasrapulajeista (Chucholl 2016) ja Suomeen laji istutettiin, kun alkuperäisen jokiravun (*Astacus astacus* Linnaeus) kannat romahtivat rapuruton (*Aphanomyces astaci* Schicora) takia (Erkamo ym. 2010). Näitä kahta rapulajia on pidetty ekologiaaltaan tasavertaisina ja täpläravun on ajateltu näin täyttävän jokiravun jäljiltä jääneen tyhjän ekolokeron (Lagruue ym. 2014, Ercoli ym. 2015a, 2015b). Tämän vuoksi on jopa esitetty, että täplärapu vieraslajina voi olla ekosysteemin kannalta parempi kuin ei rapua ollenkaan (Lagruue ym. 2014). Nykytiedon perusteella ei kuitenkaan ole täyttä varmuutta ottaako täplärapu vain käyttöön jokiravun jäljeltä jääneen vapaan ekolokeron vai aiheuttaako se laajempia ekologisia seurauksia (Ercoli ym. 2014). Vieraiden rapulajien tiheydet kasvavat usein suuremmiksi kuin alkuperäislajien, joten ne voivat voimakkaasti vaikuttaa ravintokohteiden runsauteen ja monimuotoisuuteen (Dunoyer ym. 2014, Ercoli ym. 2014) sekä aiheuttaa muita merkittäviä suoria ja epäsuoria vaikutuksia ravintoverkossa (Strayer 2010). Suorien ja epäsuorien vaikutusten takia rapujen merkitys ekosysteemissä on monimutkainen ja kaikkia vasteita ei tunneta kovin hyvin.

Ravut käyttävät ravintoa usealta trofiatasolta ja rapujen vaikutus alkuperäiseen lajistoon voi olla voimakas (Ercoli ym. 2015b). Ensisijaisesti ravut ovat petoja (Vaeßen ja Hollert 2015) ja ne saalistavat monia eläinryhmiä (Guan ja Wiles 1998). Pohjaeläimistöissä erityisessä roolissa ovat surviaissääsken (Chironomidae) toukat, joiden tiheys saattaa ylittää jopa useaan tuhanteen yksilöön neliömetrin alueella (Andersen ym. 2013). Ne ovat vesistöjen yleisin ja runsaslajisin hyönteisheimo (kaikkiaan 15 000 lajia on tunnistettu, Armitage ym. 1995). Monet selkärangattomat pedot hyödyntävät toukkia ravintona ja ne ovat erityisen merkittävä ravinnonlähde kaloille litoraalivyöhykkeellä (Vander Zander ym. 2011), minkä takia surviaissääsken ovat tärkeä osa ravintoverkkoa (Brönmark ja Hansson 2007). Surviaissääsken toukat kuuluvat rapujen

ravinnonlähteisiin läpi vuoden (Guan ja Wiles 1998, Vaeßen ja Hollert 2015) ja ravut nähtävästi suosivat niitä pehmeän ruumiin ja runsaan saatavuuden vuoksi (Freeland-Riggert ym. 2016). Surviaissääskien tiedetään olevan proteiinipitoista ravintoa ja edistävän kasvua paremmin kuin kasveista saatu ravinto, joten odotuksena on toukkien runsauden väheneminen rapujen saalistuksen seurauksena (Bondar ym. 2005).

Surviaissääskien tärkeästä asemasta huolimatta rapujen vaikutuksia niihin on useimmiten tutkittu pelkästään heimotasolla, eikä surviaissääskiyhteisön sisällä tapahtuvia lajistollisia muutoksia tunneta. Surviaissääsket ovat erittäin monimuotoinen ryhmä, jossa toukkien koko ja elintavat vaihtelevat lajien välillä (Armitage ym. 1995). Kaikki lajit eivät ole ravuille yhtä arvokasta saalista, sillä piiloutuneita tai kaikkein pienimpiä toukkia on vaikeampi saalistaa (Ercoli ym. 2015b). Jos rapujen suoria ja epäsuoria vaikutuksia surviaissääskiyhteisöön halutaan ymmärtää syvemmin, pelkkä heimotason tarkastelu ei riitä.

Rapulajien vaikutuksia pohjaeläimistöön on tutkittu runsaasti, mutta monesti on käytetty pieniä keinotekoisia elinympäristöjä, kuten altaita laboratoriossa ja rakennettuja lampia (Twardochleb ym. 2013), jotka eivät täysin vastaa luonnontilaisen vesistön olosuhteita (Ruokonen ym. 2014, Ercoli ym. 2015b). Mikro- ja mesokosmoksista saadut tulokset voivat siten olla harhaanjohtavia (Ruokonen ym. 2014) ja useimmiten tulokset ovat olleet vaihtelevia (Ercoli ym. 2015b). Näin ollen keinotekoisien olosuhteiden perusteella tehtyjä johtopäätöksiä ei voida yleistää kokonaisuun ekosysteemeihin (Ercoli ym. 2015a). Realistisessa mittakaavassa toteutettujen kenttäkokeiden avulla saadaan luotettavammin selville, onko jokiravun ja täpläravun rooli ravintoverkossa samanlainen ja millaisia vaikutuksia vieraslajilla on ekosysteemin toimintaan (Ercoli ym. 2015b).

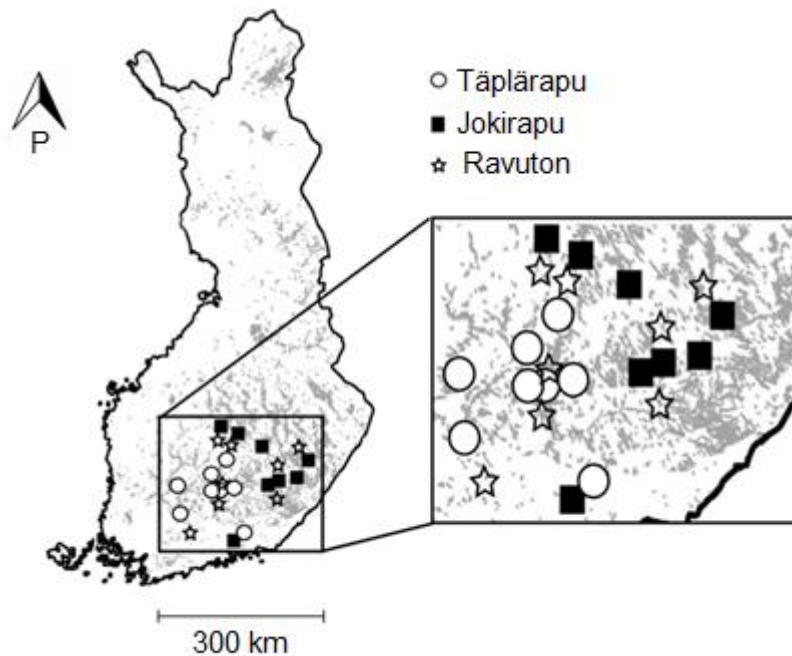
Tutkimuksen tavoitteena on selvittää 1) onko rajuilla vaikutuksia surviaissääskien runsauteen, monimuotoisuuteen ja yhteisökoostumukseen järvien litoraalivyöhykkeellä ja 2) onko täpläravun ja jokiravun vaikutuksissa eroja. Odotuksena oli, että 1) surviaissääskien runsaus ja monimuotoisuus vähenevät ravullisissa järvissä ja yhteisörakenne muuttuu verrattuna kontroleihin ja että 2) täpläravun vaikutus on voimakkaampi kuin jokiravun. Kokeellisen tutkimuksen sijaan rapujen vaikutuksia vertailtiin kenttätutkimuksella, jossa havaintoyksikkönä oli kokonainen järvi.

2 AINEISTO JA MENETELMÄT

2.1 Tutkimuskohteet

Rapulajien vaikutusta tutkittiin 24 järvessä Keski- ja Etelä-Suomen alueella ja järvet valikoitiin sekä rapukannan että ympäristömuuttujien mukaan (Ercoli 2015b). Järvet jakautuivat kolmeen ryhmään: 8 kontrollia (ei kumpaakaan

rapulajia), 8 jokiravullista ja 8 täpläravullista (kuva 1). Rapukantoja ei ollut mahdollista tarkistaa pyynneillä, joten tukeuduttiin Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitoksen tilastoihin. Ravullisten järvien täplärapu- ja jokirapukannat oli luokiteltu pyyntikelpoisiksi vuosina 2010 ja 2011 ja molemmilla lajeilla on ollut elinvoimaiset populaatiot järvissä jo 20 vuoden ajan. Tilastoista tarkistettiin rapujen yksikkösaaliit (yksilöiden määrä rapumerrassa yhtä pyyntivuorokautta kohden), mutta osasta löytyi pelkästään karkea arvio yksikkösaaliista tai rapupopulaatioiden kuvattiin olevan pyyntikelpoisia. Suomessa pyyntikelpoisen rapukannan ehtona on, että yksikkösaalis > 1 yks. merta⁻¹vrk⁻¹. Rapujen puuttuminen kontrollijärvistä varmistettiin paikallisten kalastajien tietojen avulla. Kyseiset järvet olivat rapuille sopivia, mutta alkuperäiset rapukannat ovat niistä joko hävinneet tai ravut eivät ole niitä koskaan kolonisoineet.



Kuva 1. Tutkimusjärvien sijainti Etelä- ja Keski-Suomessa.

Rapukantojen ohella ympäristöolosuhteet vaikuttivat tutkimusjärvien valintaan. HERTTA-järjestelmän tilastoista haettiin tiedot järvien vedenlaadusta (pH, veden väri ja fosforipitoisuus päällysvedessä) ja morfometriasta (pinta-ala ja rantaviivan pituus). Järven muotoa arvioitiin rantaviivan kehityskertoimella

$$SDF = \frac{L}{2\sqrt{A\pi}}, \quad (1)$$

missä L on rantaviivan pituus (km) ja A järven pinta-ala (km²) (Wetzel 2001). Mitä suuremman arvon kehityskerroin saa, sitä epäsäännöllisemmän muotoinen järvi on. Epäsäännöllisen muotoisella järvellä on enemmän rantaviivaa kuin pinta-alaltaan samansuuruisella, täysin pyöreällä järvellä. Kun rantaviiva on pitkä suhteessa koko pinta-alaan, litoraalivyöhykkeen pinta-ala kasvaa. Tämä vaikuttaa ympäristöolosuhteisiin ja pohjaeläinyhteisöön, joten järven muoto

saattaa vaikuttaa rapujen ravintolähteisiin. Kaikki järvet sijaitsivat kaukana kaupungeista ja valuma-alueet olivat enimmäkseen maaseutua. Tutkimusta varten valittiin kustakin järvestä 3 tutkimuspaikkaa, jotka edustivat kivikkorantaa ja sijaitsivat eri puolilla järveä. Jokaisesta tutkimuspaikasta arvioitiin visuaalisesti raekokojen (Ercoli ym. 2014 S1, muunnettu Wentworthin luokitus: 1 = 0,007–0,20 cm, 2 = 0,21–0,80 cm, 3 = 0,81–1,60 cm, 4 = 1,61–3,20 cm, 5 = 3,21–6,40 cm, 6 = 6,41–12,80 cm, 7 = 12,81–25,60 cm, 8 = 25,61–51,20 cm, 9 = 51,21–102,4 cm, 10 > 102,4 cm) peittävyys 0,25 m² suuruudessa ja määritettiin rannan kaltevuus (Ercoli ym. 2015b).

2.2 Pohjaeläinnäytteet

Tutkimuspaikoista kerättiin pohjaeläinnäytteet kerran elokuussa 2010 tai 2011. Näytteet otettiin potkuhaavilla 0,5–1 m m:n syvyydestä edeten rantaviivan suuntaisesti 1 metrin matka potkien pohjasubstraattia 30 sekunnin ajan, ja näytteet säilöttiin välittömästi 70 % etanoliin. Laboratoriossa makroskooppiset pohjaeläimet, mukaan lukien surviaissääskitoukat, poimittiin talteen. Surviaissääskien tunnistamista varten toukkien pääkapselit kiinnitettiin Euparalilla® mikroskooppilasille. Toukat tunnistettiin sukuihin Andersen ym. (2013) mukaan, ja niiden yksilömäärät laskettiin. Osa toukista tunnistettiin lajitasolle asti. *Cricotopus*- ja *Orthocladius*-sukujen yksilöt laskettiin yhtenä taksonina, koska sukuja ei pystytty aina varmuudella erottamaan toisistaan. Aivan kaikkia yksilöitä ei ole aineistossa, koska noin 10 pientä pääkapselia hävisi tai tuhoutui preparaatteja valmistettaessa.

2.3. Tilastolliset menetelmät

Surviaissääskien runsautta mitattiin kokonaisyksilömäärällä ja monimuotoisuuttasukujen lukumäärällä sekä Shannonin diversiteetti- ja tasaisuusindekseillä, jotka laskettiin jokaiselle järvelle kolmen paikan yhdistetystä aineistosta.

Shannonin diversiteetti-indeksi perustuu lajien kokonaismäärään ja niiden keskinäisiin runsaussuhteisiin yhteisössä (Magurran 2004). Indeksien arvo on sitä suurempi mitä suurempi on yhteisön lajimäärä, ja mitä tasaisemmin yksilöt ovat jakautuneet lajien kesken. Ennen indeksin laskemista yhteisön jokaisen lajin yksilömäärä n_i (lkm) jaetaan kokonaisyksilömäärällä N (lkm) ja saadaan lajin esiintyvyys p_i .

$$p_i = \frac{n_i}{N} \quad (2)$$

Shannonin diversiteetti-indeksiä (H)

$$H = - \sum_{i=1}^S p_i \ln p_i \quad (3)$$

varten tarvitaan lisäksi yhteisön kokonaislajimäärä (S). Indeksien tulos on yleensä 1,5–3,5 välillä ja harvoin yli 4. Tasaisuudella (E_H)

$$E_H = H / \ln S \quad (4)$$

tarkoitetaan, kuinka tasaisesti jokaisen lajin runsaus on jakautunut yhteisössä. Tasaisuus saa arvoja 0–1 välillä ja mitä lähempänä tulos on 1, sitä tasaisemmin runsaudet ovat jakautuneet lajien kesken. Yhteisöissä, joissa yksi tai muutamat lajit dominoivat ja muiden lajien yksilömäärät ovat vähäisiä, tasaisuuden arvo on pieni.

Surviaissääskien yksilömäärän, sukujen lukumäärän sekä Shannonin diversiteetin ja tasaisuuden yhteyttä yksikkörapusaaliiseen tarkasteltiin Spearmanin korrelaatioanalyysillä. Täplärapu- ja jokirapukantojen keskiarvojen vertailua varten valittiin *t*-testi, joka sopii kahden riippumattoman otoksen väliseen vertailuun. Ympäristömuuttujien sekä surviaissääskien runsaus- ja monimuotoisuusmuuttujien samankaltaisuutta järviryhmien välillä testattiin 1-ANOVA-testillä, joka on tarkoitettu useamman riippumattoman otoksen vertailuun.

Taksonikoostumuksen eroja tarkasteltiin ei-parametrisella Kruskal-Wallis-testillä, jolla tutkittiin ovatko sukukohtaiset yksilömäärät samanlaiset eri järviryhmissä. Sukukohtaiset yksilömäärät eivät olleet normaalijakautuneet, minkä vuoksi Kruskal-Wallis-testi oli sopivampi testi kuin 1-ANOVA. Aineistot analysoitiin käyttäen IBM SPSS 25 ohjelmaa ja testeissä tilastollisen merkitsevyyden raja-arvo oli 0,05.

Lisäksi MRPP-menetelmällä (Multi-Response Permutation Procedures) testattiin järviryhmien surviaissääskiyhteisöjen koostumuksen eroavaisuutta. Tämä on ei-parametrinen menetelmä, jossa ensin lasketaan kaikkien yhteisöjen väliset etäisyydet lajiston ja niiden runsauksien perusteella (McCune ja Grace 2002). Etäisyysmittana käytettiin Bray-Curtisin mittaa, joka sopii eliöyhteisöaineistoille (McCune ja Grace 2002). Samankaltaiset yhteisöt ovat lähellä toisiaan ja erilaiset yhteisöt ovat kauempana toisistaan. Seuraavaksi jokaiselle ryhmälle lasketaan keskimääräinen etäisyys yhteisöjen välillä. Havaittu delta (δ) on keskiarvo ryhmien etäisyyksien keskiarvoista. Odotettu delta on keskiarvo kaikista mahdollisista etäisyyksistä. Testisuuretta *T* varten tarvitaan myös havaitun deltan keskihajonta (s_δ).

$$T = \frac{\text{havaittu } \delta - \text{odotettu } \delta}{s_\delta} \quad (5)$$

Mitä negatiivisempi testisuure on, sitä enemmän yhteisöt eroavat toisistaan. Testisuuren lisäksi saadaan parametri *A* (chance-corrected within-group agreement), joka mittaa ryhmien välistä yhtenäisyyttä.

$$A = 1 - \frac{\text{havaittu } \delta}{\text{odotettu } \delta} \quad (6)$$

A:n arvo on 0–1 väliltä ja jos ryhmän sisällä ei ole eroja, sitä lähempänä *A* on 0. Vaihtelun ollessa satunnaista *A* saa arvon 0.

3 TULOKSET

3.1 Tutkimusjärvien rapukannat ja ympäristöolot

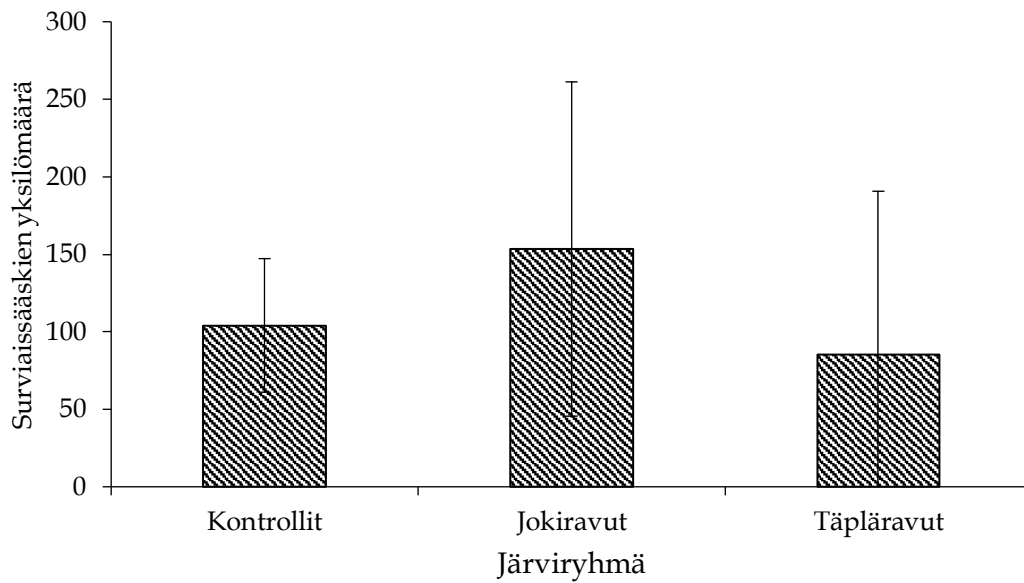
Täplä- ja jokirapujen keskimääräisessä runsaudessa ei ollut merkitsevää eroa (täpläravun keskimääräinen yksikkösaalis $4,4 \pm 5,6$ ja jokiravun $2,3 \pm 1,2$; t-testi, $t = 1,066$, $df = 7,667$, $p = 0,319$, Liite 1). Ympäristömuuttujat ja morfologiset piirteet eivät eronneet merkitsevästi eri järviyhmien välillä (taulukko 1).

Taulukko 1. Ympäristömuuttujien keskiarvot ja vaihteluvälit ($x_{\min} - x_{\max}$) eri järviyhmässä: järven pinta-ala (A), rantaviivan pituus (L), rannan jyrkkyys ($^{\circ}$), rantaviivan kehityskerroin (SDF), raekoko, fosforipitoisuus (P), pH ja väri.

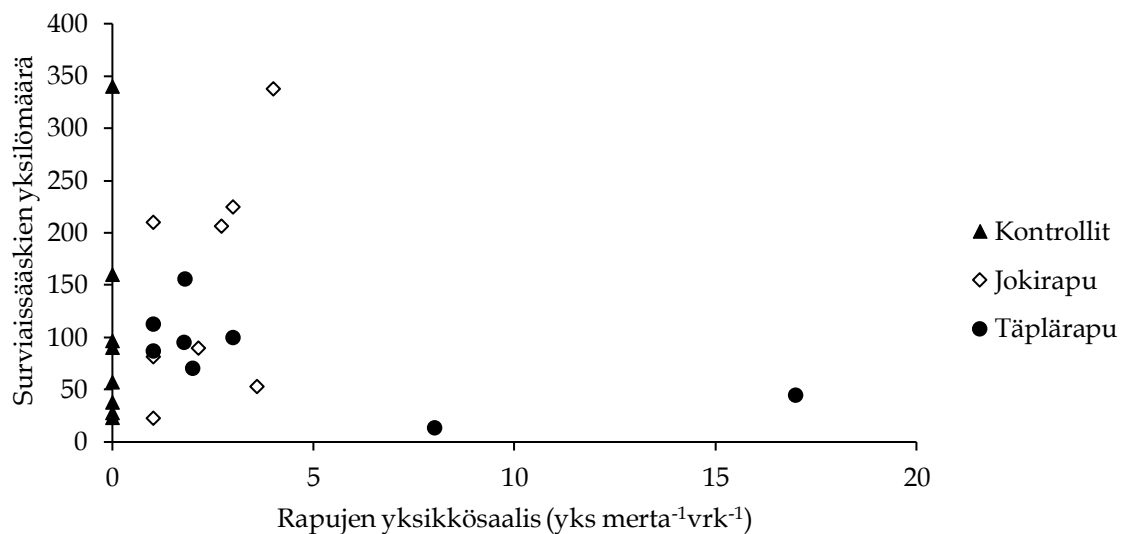
Muuttujat	Täplärapujärvet		Jokirapujärvet		Ravuttomat järvet		1-ANOVA		df
	ka.	($x_{\min} - x_{\max}$)	ka.	($x_{\min} - x_{\max}$)	ka.	($x_{\min} - x_{\max}$)	F-arvo	p-arvo	
A (km ²)	1,3	(0,1–4,0)	2,4	(0,7–5,7)	2,2	(0,1–5,5)	0,95	0,41	2
L (km)	16,9	(1,0–79,0)	15,8	(5,0–37,0)	17,5	(2,0–39,0)	0,02	0,98	2
Jyrkkyys ($^{\circ}$)	12,4	(5,5–21,6)	8,3	(2,8–15,3)	9,4	(2,5–18,9)	1,35	0,28	2
SDF	4,9	(2,0–16,0)	3,8	(2,0–6,0)	2,5	(1,0–4,0)	1,33	0,29	2
P (μ l ⁻¹)	15,9	(8,0–24,0)	21,4	(4,0–89,0)	9,5	(5,0–17,0)	1,03	0,38	2
pH	6,5	(5,4–7,1)	6,8	(6,3–7,2)	6,9	(6,5–7,5)	2,12	0,15	2
Raekoko	6,3	(5,4–7,6)	6,3	(5,8–6,8)	6,6	(5,8–7,2)	0,69	0,51	2
Väri	56,8	(21,0–160,0)	44,1	(10,0–115,0)	33,8	(20,0–61,0)	0,78	0,47	2

3.2 Surviaissääskien runsaus

Aineistossa oli kaikkiaan 2741 surviaissääskiyksilöä, jotka jakautuivat järviyhmien välillä seuraavasti: kontrollit 833, jokiravulliset 1227 ja täpläravulliset 681. Kontrollijärvien näytteiden yksilömäärät vaihtelivat 23–340 välillä, jokiravullisten 23–338 ja täpläravullisten 14–156 (Liite 2). Surviaissääskien runsaudessa ei ollut merkitsevää eroa eri järviyhmien välillä (1-ANOVA: $F = 1,209$, $df = 2$, $p = 0,318$, kuva 2). Kruskal-Wallis-testin perusteella minkään suvun runsaus ei eronnut merkitsevästi järviyhmien välillä (Liite 3). Spearmanin korrelaatiokertoimen perusteella koko aineistossa rapujen yksikkösaaliin ja surviaissääskien yksilömäärän välillä ei ollut korrelaatiota ($r_s = 0,07$, $p = 0,76$, kuva 3), eikä ravuttomien ja jokiravullisten yhdistetyssä aineistossa ($r_s = 0,31$, $p = 0,24$) tai ravuttomien ja täpläravullisten järvien yhdistelmässä ($r_s = -0,09$, $p = 0,75$).



Kuva 2. Surviaissääskien keskimääräinen (\pm SD) yksilömäärä näytteessä eri järviryhmissä.



Kuva 3. Surviaissääskien yksilömäärä näytteessä suhteessa rapujen yksikkösaaliiseen järvessä.

3.3 Surviaissääskiyhteisön monimuotoisuus

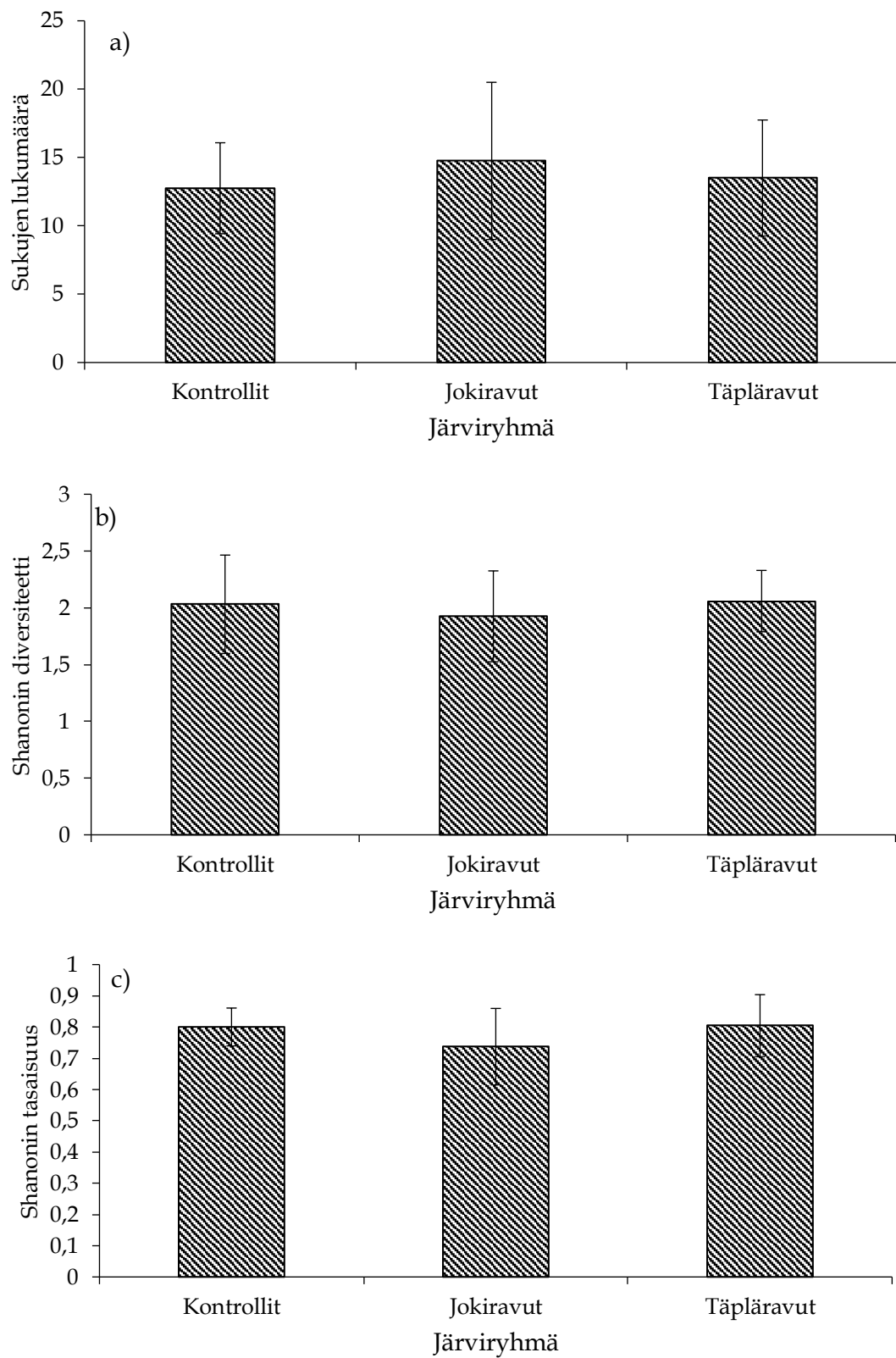
Koko aineistosta tunnistettiin yhteensä 43 surviaissääskisukua ja *Dicrotendipes*-, *Pseudochironomus*- ja *Tanytarsus*-suvut olivat runsaimmat (Liite 4). Mikään sukuista ei esiintynyt jokaisessa järvessä, mutta *Psectrocladius*-suku esiintyi 23 järvessä, *Tanytarsus*-suku 22 järvessä, *Procladius*-suku 21 järvessä ja *Dicrotendipes*-

suku 20 järvessä. Sukujen keskimääräinen frekvenssi oli noin 8 eli kukin suku esiintyi keskimäärin noin 8 järvessä.

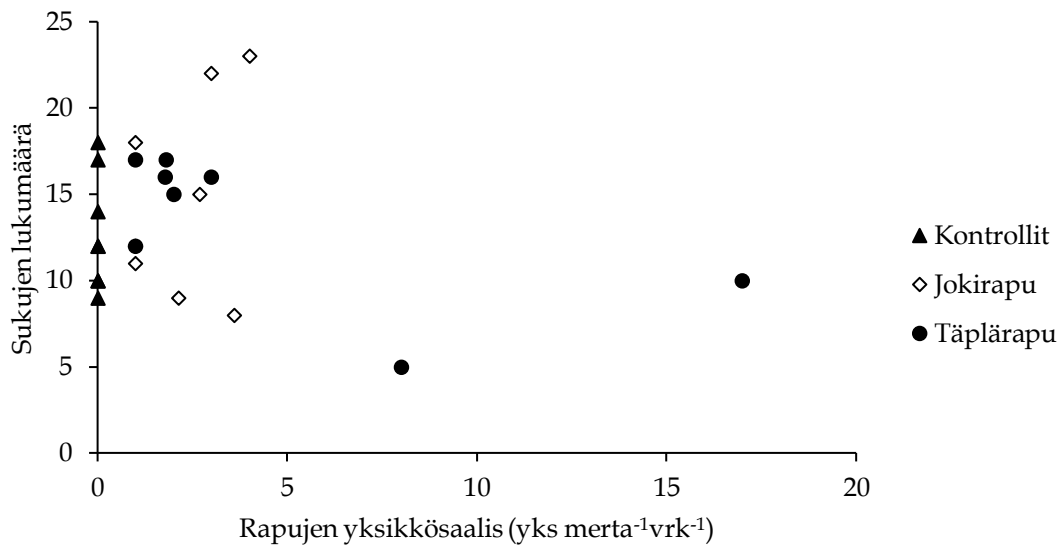
Ravuttomissa järvissä runsain surviaissääski oli *Pseudochironomus prasinatus*, ja seuraavina *Microtendipes pedellus* ja *Tanytarsus*-suvut (Liite 3). *Psectrocladius* sp. ja *P. prasinatus* esiintyivät jokaisessa ravuttomassa järvessä, ja sukujen keskimääräinen frekvenssi oli noin kaksi. Jokiravullisten järvien runsain suku oli *Dicrotendipes* ja seuraavina olivat *Pseudochironomus prasinatus* ja *Procladius*-suku. Yksikään suvuista ei esiintynyt jokaisessa jokiravullisessa järvessä, mutta yleisimmät niistä olivat *Procladius*-, *Psectrocladius*- ja *Tanytarsus*-suvut sekä *Microtendipes pedellus*-laji, jotka löytyivät 7 järvestä. Keskimääräinen frekvenssi oli noin kolme. Täpläräpujärvissä *Dicrotendipes*-suvun jälkeen runsaimmat suvut olivat *Glyptotendipes* ja *Tanytarsus*. *Tanytarsus* ja *Psectrocladius* sukua oli kaikissa täpläravullisissa järvissä. Keskimäärin frekvenssi oli kolme. Sukujen yksilöiden runsaus ei tilastollisesti eronnut eri järviryhmiä välillä ($P > 0,05$, Liite 3).

Sukujen lukumäärässä eri järviryhmiä välillä ei ollut merkitsevää eroa (1-ANOVA: $F = 0,394$, $p = 0,679$, kuva 5a). Myöskään Shannonin diversiteetti-indeksi ($F = 0,287$, $p = 0,754$) ja Shannonin tasaisuus ($F = 1,364$, $p = 0,277$) eivät eronneet merkitsevästi järviryhmiä välillä. Sukujen lukumäärän ja yksikkörapusaaliin välillä ei ollut korrelaatiota: kaikki järviryhmiä yhdistettynä $r_s = -0,004$ ($p = 0,98$), ravuttomat ja jokiravut $r_s = 0,18$ ($p = 0,51$) ja ravuttomat ja täpläravut $r_s = -0,03$ ($p = 0,92$) (kuva 6).

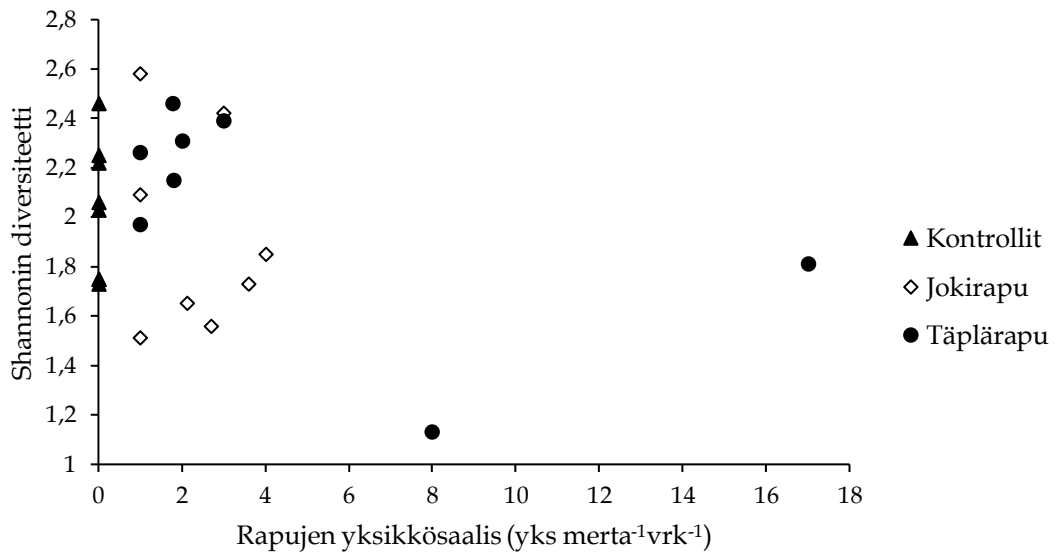
Shannonin diversiteetin ja yksikkösaaliin välillä ei myöskään ollut korrelaatiota: kaikki järviryhmiä yhdistettynä $r_s = -0,19$ ($p = 0,38$) ravuttomat ja jokiravut $r = -0,26$ ($p = 0,32$) ja ravuttomat ja täpläravut $r = 0,07$ ($p = 0,8$, kuva 7). Shannonin tasaisuuden ja yksikkösaaliin väliset korrelaatiot olivat suurimmat, mutta nekään eivät merkitseviä: kaikki järviryhmiä yhdistettynä $r = -0,36$ ($p = 0,09$), ravuttomat ja jokiravut $r_s = -0,44$ ($p = 0,09$) ja ravuttomat ja täpläravut $r = -0,23$, $p = 0,4$, kuva 8). MRPP-testin perusteella järviryhmiä eivät ryhmittyneet eli niiden välillä ei ollut systemaattista eroa surviaissääskiyhteisön taksonomisessa koostumuksessa ($T = -1,272$, $A = 0,0167$, $p = 0,109$).



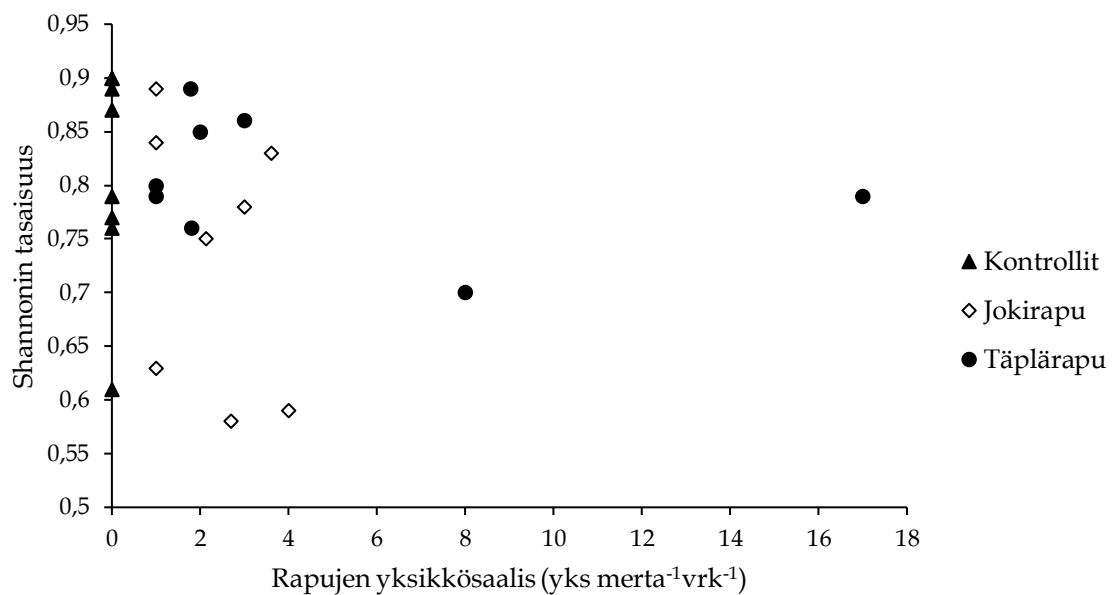
Kuva 5. Surviaissääskien keskimääräinen (SD±) a) sukujen lukumäärä, b) Shannonin diversiteetti-indeksi ja c) tasaisuus eri järviryhmissä.



Kuva 6. Surviaissääksisukujen lukumäärä suhteessa rapujen yksikkösaaliiseen.



Kuva 7. Shannonin diversiteetti suhteessa rapujen yksikkösaaliiseen.



Kuva 8. Shannonin tasaisuus suhteessa rapujen yksikkösaaliiseen.

4 TULOSTEN TARKASTELU

4.1 Rapujen vaikutukset surviaissäskien runsauteen

Vastoin odotuksia täplärapu tai jokirapu eivät vähentäneet merkittävästi surviaissäskitoukkien runsautta, vaikka täpläravullisissa järvissä oli keskiarvon perusteella vähiten toukkia. Runsaus vaihteli paljon järvijoukkojen sisällä, mikä vuoksi järviryhmien välisten mahdollisten erojen havaitseminen vaikeutui. Suuri vaihtelu saattoi todellisen runsausvaihtelun ohella osin johtua heikosti vakioitavasta näytteenottomenetelmästä. Toinen syy miksi surviaissäskien runsaudet eivät olleet havaittavasti erilaisia ravullisissa järvissä, on todennäköisesti tutkimusjärvien pienet rapukannat (Ercoli ym. 2015b), joiden vaikutukset saaliiseen jäivät vähäisiksi. Borealisissa järvissä rapujen yksikkösaaliit ovat useimmiten pieniä, ja yksikkösaalis jää alle 10:een (Erkamo ym. 2010, Sandström ym. 2014, Ercoli ym. 2015b). Ainoastaan kahdessa tutkimusjärvessä, molemmat täpläravullisia, yksikkösaalis ylitti 5:n ja näissä surviaissäskien runsaus ja taksonimäärä olivat ryhmän pienimmät.

Aiemmat osoitukset täplä- ja jokiravun vaikutuksista surviaissäskitoukkiin ja lajien eroista ovat sekä vähäisiä että vaihtelevia. Tutkimusjärvien sublitoraalivyöhykkeessä (syvyys n. 5 m) surviaissäskien runsaus täpläravullisissa järvissä oli pienempi kuin jokirapujärvissä ja kontroleissa, joiden välillä ei ollut merkittävää eroa (Koistinen 2015, Ercoli ym. 2015a). Ero saattaa selittyä sillä, että täpläravut pystyvät saalistamaan syvemmällä kuin jokiravut (Ruokonen 2012). Tämän lisäksi sublitoraalin

surviaissääskillä ei välttämättä ole puolustuskeinoja rapujen predaatiota vastaan, koska surviaissääskien ja rapujen välillä ei ole ollut aiemmin yhteistä historiaa (Cox ja Lima 2006). Surviaissääskien ohella koko pohjaeläimistön tiheydet olivat vähentyneet pelkästään täpläravullisten järvien sublitoraalissa (Ercoli ym. 2015a), mutta litoraalivyöhykkeessä ei havaittu eroa runsaudessa rapu- ja kontrollijärvien välillä (Ercoli ym. 2015b).

On useita tätä tutkimustani edeltäviäkin havaintoja, joiden mukaan täpläravulla (Stenroth ym. 2003, Crawford ym. 2006, Moorhouse ym. 2014) tai muulla vieraslajilla (Stenroth ja Nyström 2003, Nilsson ym. 2012, Lagrue ym. 2014) ei ole ollut vaikutusta surviaissääskitoukkien runsauteen. Monet surviaissääskitoukat välttelevät petoja hautautumalla pohjasedimenttiin (Parkyn ym. 2010, Ercoli ym. 2015a, 2015b), joten niiden saatavuus ravinnoksi on heikompi kuin esimerkiksi helposti pyydystettävien, pinnoilla elävien ja hitaiden kotiloiden (Ruokonen ym. 2014, Galib ym. 2020). Tämän takia surviaissääskien runsaus, tai ainakin osuus koko pohjaeläimistöstä, voi rapujen läsnä ollessa jopa kasvaa (Ercoli ym. 2015b). Ravut saattavat poistaa saalistuksellaan surviaissääskien muita petoja tai kilpailijoita, mikä myös epäsuorasti edistää surviaissääskien runsastumista (Usio ym. 2009). Näiden ohella ravut voivat välttää matalaa litoraalivyöhykettä ankarien olosuhteiden, kuten voimakkaan aallokon takia (Ruokonen ym. 2014), jolloin rapujen vaikutukset surviaissääskiin vähenevät.

Vakaisiin isotooppeihin perustuvien ravinnonkäyttöanalyysien perusteella täplä- ja jokiravun ekolokerot ovat osoittautuneet päällekkäisiksi boreaalisissa järvissä (Ercoli ym. 2014) ja virtaavissa vesissä (Olsson ym. 2009), tosin täpläravun ekolokero oli suurempi molemmissa ekosysteemeissä. Isotooppitutkimuksen mukaan molemmat lajit kuluttivat litoraalivyöhykkeellä samoja ravintokohteita (Ercoli ym. 2014). Siten alkuperäisen ja vieraan lajin vaikutuksissa ei välttämättä ole suuria eroja ja täplärapu voisi täyttää jokiravun jäljiltä jääneen tyhjän ekolokeron.

Jokiravut ja täpläravut ovat jo useamman vuosikymmenen ajan asuttaneet tutkimusjärviä, joten populaatiot ovat todennäköisesti saavuttaneet vakaan tilan (Ercoli ym. 2015b). Istutetun tai tahattomasti levinneen vieraslajin populaatio kasvaa yleensä alussa hitaasti, kunnes kasvu äkillisesti räjähtää (Sandström ym. 2014). Nopean kasvun jälkeen vieraan lajin populaatiokoko useimmiten romahtaa ja tasaantuu kantokyvyn lähelle. Jokiekosysteemissä toteutetussa tutkimuksessa seurattiin täplärapujen vaikutusta pohjaeläimistöön täpläravullisilla alueilla sekä alueilla, jonne täplärapu on vasta levinnyt (Galib ym. 2020). Kahdeksan vuoden jälkeen täplärapupopulaatioiden tiheys lähes kaksinkertaistui ja alueilla, jonne täplärapu levisi tutkimuksen aloituksen jälkeen, raputiheys oli lähes yhtä suuri kuin täpläravullisilla alueilla tutkimuksen alussa. Rapujen tulo vähensi voimakkaasti pohjaeläimistön runsautta ja vaikutukset kohdistuivat ensisijaisesti pohjaeläimistöön.

Täplä- tai jokiravullisten järvien yksikkösaaliiden ja surviaissääskien runsauden välillä ei ollut yhteyttä. Tutkimuksessani olleet rapukannat olivat yksikkösaalien perusteella paljon pienempiä kuin edellä mainituissa tutkimuksissa, mikä voi selittää riippumattomuuden yksikkösaaliin ja

surviaissääskien runsauden välillä. Tutkimukseni kanssa samankaltaisia tuloksia saivat Wilson ym. (2004) ja Crawford ym. (2006), joiden tutkimuksissa rapujen yksikkösaaliit olivat vastaavanlaisia kuin tutkimusjärvisäni tai rapujen tiheydet vastasivat luonnollista rapukantaa. Näissä koko pohjaeläimistön runsauden ja rapukannan koon välillä ei havaittu yhteyttä.

Aiemmissä tutkimuksissa on kuitenkin havaittu, että rapulajin runsauden ja pohjaeläimistön runsauden välillä on ollut merkitsevä negatiivinen yhteys (Nilsson ym. 2012, Moorhouse ym. 2014). Lisäksi surviaissääskien biomassa väheni merkitsevästi rapujen tiheyden kasvaessa (Moorhouse ym. 2014). Jokiekosysteemissä rapujen runsauden ollessa suuri koko pohjaeläimistön runsaus väheni merkittävästi (Carvalho ym. 2022). Vieraiden rapulajien populaatiot ovat useimmiten huomattavan suuria lajin alkuperäisellä levinneisyysalueella (Kreps ym. 2012, Nilsson ym. 2012) ja tutkimus, jossa ravun yksikkösaaliit olivat erittäin suuria, koko pohjaeläimistön runsaus väheni merkitsevästi (Nilsson ym. 2012). Näin ollen huomattavan suuret rapupopulaatiot, varsinkin vieraslajien, näyttävät olevan vaaraksi surviaissääskien ja koko pohjaeläimistön runsaudelle.

Lähes kaikki edellä mainitut tutkimukset on tehty keinotekoisissa altaissa eri vieraslajeilla kuin täpläravulla tai tavoitteena on ollut tarkastella täpläravun vaikutuksia virtaavissa vesissä. Keinotekoisista ja yksinkertaisista koeasetelmista tyypillisesti puuttuvat ekosysteemin monimuotoiset vuorovaikutussuhteet, minkä seurauksena saatetaan tehdä virheellisiä johtopäätöksiä yhteisön ja ekosysteemin toiminnasta (Schindler 1998). Pienen mittakaavan tuloksia ei siten voida suoraan yleistää kokonaiisiin ekosysteemeihin. Eri lajeilla kuin täpläravulla tehdyt tutkimukset eivät ole täysin rinnastettavissa tähän tutkimukseen, koska vaikutukset riippuvat lajista (Haddaway ym. 2012, Jackson ym. 2014).

Lisäksi on huomioitava, että monien järvien rapujen yksikkösaaliit olivat arvioita tai populaatio oli pelkästään kuvattu pyyntikelpoiseksi. Korrelaatiokerroin ei siksi ole tässä tutkimuksessa kovin tarkka arvio yksikkösaaliin ja surviaissääskien runsauden välisestä yhteydestä. Lisäksi osa yksikkösaalistiedoista oli muutaman vuoden takaa, joten rapujen todellinen tiheys tutkimuksen aikana on hyvin epävarma. Lisäksi jokiravun tiheys oli kaikissa järvisä pieni, joten suurten täplä- ja jokirapupopulaatioiden vaikutusten eroja ei ole mahdollista vertailla.

4.2 Rapujen vaikutukset surviaissääskiyhteisöjen monimuotoisuuteen

4.2.1 Rapujen vaikutukset sukujen lukumäärään

Kumpikaan rapulaji ei vähentänyt surviaissääskisukujen lukumäärää. Tutkimusjärvien rapupopulaatiot olivat ehkä liian pieniä aiheuttaakseen havaittavia muutoksia surviaissääskiyhteisöissä. Aiemmissä tutkimuksissa vasta erittäin suuret yksikkösaaliit (yli 20) ovat muuttaneet surviaissääskiyhteisöä

(McCarthy ym. 2006, Moore ym. 2012) ja pohjaeläimistöä kokonaisuutena (McCarthy ym. 2006, Nilsson ym. 2012). Toisaalta tämän tutkimuksen järvien sublitoraalivyöhykkeestä havainnot olivat toisenlaiset, sillä surviaissääskisukujen lukumäärä puolittui täpläravullisissa järvissä (Ercoli ym. 2015a, Koistinen 2015). Jokiravullisissa ja ravuttomissa järvissä sukujen lukumäärä ei eronnut toisistaan merkitsevästi. Kuten surviaissääskien runsauden osalta, ero saattaa selittyä sillä, että täpläravut saalistavat syvemmillä kuin jokiravut. Tutkimusjärvissäni litoraalivyöhykkeen koko pohjaeläimistön taksonien lukumäärä väheni ravullisissa järvissä, mutta täpläravullisten ja jokiravullisten järvien välillä ei ollut eroja (Ercoli ym. 2015b). Tulosten perusteella täpläravun aiheuttamat muutokset pohjaeläimistössä näyttävät olevan riippuvaisia elinympäristöstä, kuten on havaittu suurten järvien rantavyöhykkeessä (Ruokonen ym. 2014). Tulosten perusteella täpläravun vaikutus surviaissääskiyhteisön monimuotoisuuteen on enintään vähäinen matalassa litoraalivyöhykkeessä, eikä täplärapu ole tältä osin alkuperäistä lajia haitallisempi.

Toisaalta jokiekosysteemeissä toteutetut tutkimukset osoittivat, että täplärapujen ollessa runsaita, pohjaeläinten lajimäärä väheni merkittävästi verrattuna ravuttomiin kohteisiin (Galib ym. 2022, Carvalho ym. 2022). Pelkkä täpläravun läsnäolo vähensi merkitsevästi pohjaeläinten lajirikkkautta (Galib ym. 2020, Ludányi ym. 2022) ja erityisesti hitaat lajit vähenivät (Galib ym. 2020).

4.2.2 Rapujen vaikutukset Shannonin diversiteettiin ja tasaisuuteen

Surviaissääskien yhteisöt olivat monimuotoisuudeltaan samankaltaiset kaikissa järviryhmissä, joten vieraslaji ei ollut alkuperäiseen lajiin verrattuna tältäkään osin haitallisempi. Aiempien tutkimusten mukaan koko pohjaeläimistön Shannonin diversiteetti täpläravullisissa vesistöissä väheni (Zhang ym. 2004, Crawford ym. 2006, Ruokonen ym. 2014, Ercoli ym. 2015a, Ercoli ym. 2016). Täpläravut ovat pienentäneet pohjaeläimistön monimuotoisuutta järvien sublitoraalissa (Ruokonen ym. 2014, Ercoli ym. 2015a), kivikkoisilla rannoilla (Ruokonen ym. 2014) ja virtavesissä (Zhang ym. 2004, Crawford ym. 2006, Carvalho ym. 2022). Täplärapu näyttää siis olevan haitallinen monimuotoisuudelle erilaisissa habitaateissa, paitsi jos runsas vesikasvillisuus rajoittaa rapujen liikkumista ja saalistamista (Ruokonen ym. 2014). Tutkimusjärvissäni koko pohjaeläimistön monimuotoisuus matalassa litoraalivyöhykkeessä väheni yhtä paljon joki- ja täpläravullisissa järvissä (Ercoli ym. 2015b). Tämän perusteella täplä- ja jokiravun vaikutus litoraalivyöhykkeen pohjaeläimistön monimuotoisuuteen ei eroa toisistaan.

Korrelaatiot Shannonin diversiteetin sekä tasaisuuden ja rapujen yksikkösaaliin välillä olivat kaikki heikkoja ja suurin osa korrelaatioista oli negatiivisia, mutta merkitsevyydeltään enintään suuntaa antavia. Surviaissääskiyhteisön monimuotoisuuden ja rapulajien runsauden välillä ei ollut yhteyttä, todennäköisesti pienten rapupopulaatioiden vuoksi. Tämä on ensimmäinen kerta, kun tutkittiin surviaissääskien monimuotoisuuden ja rapujen runsauden välistä yhteyttä, mutta koko pohjaeläimistön lajirikkkautta ja

täpläravun tiheyden välisestä korrelaatiosta on aiempaa näyttöä. Crawford ym. (2006) havaitsivat pohjaelämistön monimuotoisuuden ja täpläravun runsauden välillä vahvan ja negatiivisen yhteyden, toisaalta Shannonin indeksin kanssa tiheys korreloi heikosti. Tämän havainnon ohella Moorhouse ym. (2014) esittivät tuloksissaan vahvan negatiivisen yhteyden täpläravun yksikkösaaliin ja taksonien välillä sekä Nilsson ym. (2012) vastaavan yhteyden lajien määrän välillä. Näissä tutkimuksissa rapujen suurimmat yksikkösaalit olivat suuremmat, etenkin boreaalisten järvien (1,1–70,4 Nilsson ym. 2012), kuin tutkimusjärvissäni, joten huomattavan suuret täpläräpupopulaatiot voivat vähentää koko pohjaelämistön monimuotoisuutta.

Yhdenkään surviaissääksisuvun yksilömäärä ei eronnut järviryhmien välillä merkitsevästi. Samojen järvien sublitoraalivyöhykkeessä kolmen suvun, *Dicrotendipes*, *Pseudochironomus* ja *Tanytarsus*, tiheydet olivat pienemmät täpläräpujärvissä kuin ravuttomissa (Koistinen 2015). Litoraalivyöhykkeessäkin näiden sukujen yksilömäärät olivat pienimmät täplärävullisissä järvissä, mutta ero jokirävullisiin ja ravuttomiin järviin ei ollut merkitsevä. Suvuille oli yhteistä, että ne olivat molemmissa vyöhykkeissä runsaslukuisimpia. Näin ollen ravut, etenkin täpläräpu, nähtävästi suosivat kaikkein runsainta ja helpoiten saatavilla olevaa ravintokohdetta. Myös *Heterotrissocladius*-, *Orthocladius*- ja *Tanytarsus*-sukujen yksilömäärät vähenivät enemmän täpläräpu- kuin jokiräpujärvien sublitoraalissa (Koistinen 2015). *Heterotrissocladius*- ja *Orthocladius*-sukujen esiintymiset litoraalivyöhykkeessä olivat lähes samankaltaiset eri järviryhmissä, ilman merkitseviä eroja.

Myöskään MRPP-testin tulosten perusteella surviaissääksiyhteisöjen koostumus ei eronnut täplärävullisten, jokirävullisten ja kontrollien välillä. Ordinaatioanalyysillä on aiemmin osoitettu, että täpläräpu on muuttanut pohjaeläinyhteisöjen koostumusta verrattuna ravuttomiin vesistöihin ja useimmiten eroja selittivät hitaiden lajien, kuten kotiloiden väheneminen (Bjurström ym. 2010, Mathers ym. 2016, Ruokonen ym. 2016, Turley ym. 2017, Galib ym. 2020). Lisäksi täpläravun runsauden kasvaessa erot pohjaeläinyhteisöissä kasvoivat (Carvalho ym. 2022, Galib ym. 2022). Tutkimusjärvissäni litoraalivyöhykkeessä sekä täplärävulliset että jokirävulliset järvet erosivat pohjaeläinyhteisöjen koostumuksen perusteella ravuttomista järvistä Ercoli ym. 2015b), mutta syvemmillä sublitoraalivyöhykkeessä täplärävulliset järvet erosivat koostumukseltaan jokirävullisiin ja ravuttomiin järviin verrattuna (Ercoli ym. 2015a).

5 PÄÄTELMÄT

Täpläräpu on täyttänyt jokiravun jäljiltä jääneen ekolokeron ja on elinvoimainen laji niissä suomalaisissa järvissä, joihin se on istutettu tai joihin se on itsenäisesti levittäytynyt. Siitä huolimatta, että näitä lajeja on pidetty tasavertaisina, on todisteita täpläravun suuremmasta vaikutuksesta saalikohteena pohjaelämistöön. Täpläräpu on vähentänyt niin surviaissääksien runsautta kuin

monimuotoisuutta, mutta jokiravun vaikutuksista on puutteellista tietoa. Tutkimuksen tavoitteena oli selvittää, onko ravuilla vaikutusta surviaissääskien runsauteen, monimuotoisuuteen ja yhteisökoostumukseen järvien litoraalityöhykkeellä ja onko täpläravun ja jokiravun vaikutuksissa eroja. Odotuksena oli, että surviaissääskien runsaus (yksilömäärä) ja monimuotoisuus (taksoniluku, Shannonin diversiteetti-indeksi ja tasaisuus) vähenevät ravullisissa järvissä ja yhteisökoostumus muuttuu verrattuna ravuttomiin kontrollijärviin ja että täpläravun vaikutus on voimakkaampi kuin jokiravun.

Tämän tutkimuksen perusteella kumpikaan laji ei niille tyypillisillä tiheyksillä ainakaan merkittävästi vaikuta surviaissääskiyhteisöön järvien matalassa litoraalityöhykkeessä. Aiempi tutkimus samojen järvien sublitoraalin surviaissääskiyhteisöstä sen sijaan osoitti täpläravun vähentävän surviaissääskien runsautta ja lajimäärää. Rapujen vaikutukset ovat ilmeisen riippuvaisia elinympäristöstä ja rapupopulaation koosta.

Lämpötilallakin on merkitystä rapujen ravinnon kulutukseen ja siten todennäköisesti niiden saaliiseen kohdistuviin vaikutuksiin. Täpläravut ovat jokirapua paremmin sopeutuneet lämpimiin olosuhteisiin, ja yli 18 °C lämpötiloissa täpläravun aineenvaihdunta ja surviaissääskiravinnon kulutus kasvoivat verrattuna jokirapuun (Ruokonen ym. 2022). Lämpötilalla on myös vaikutusta lajien aktiivisuuteen, sillä jokirapujen aktiivisuus heikkeni merkittävästi yli 20 °C asteisessa vedessä (Lozán 2000). Täpläravuilla aktiivisuuden heikkenemistä ei havaittu. Ilmastonmuutoksen myötä vesistöjen lämpötilan ennustetaan nousevan, mikä voi lisätä täpläravun aktiivisuutta ja saalistamisen kautta aiheuttaa merkittävämpiä vaikutuksia pohjaeläimistöön (Rodríguez Valido ym. 2020, Ruokonen ym. 2022). Lämpenevät vedet todennäköisesti myös parantavat täpläravun lisääntymismenestystä (Erkamo ym. 2019).

Tulevaisuudessa olisi syytä keskittyä kenttäkokeisiin erilaisissa habitaateissa ja erityisesti tulisi vertailla vieraslajin ja alkuperäisen lajin eroja, koska vastaavia tutkimuksia järvistä on hyvin vähän. Pitkäaikaiset tutkimukset luonnonoloissa kuvaavat paremmin rapujen vaikutuksia kuin mikrokosmokset tai keinotekoiset altaat. Rapujen runsaus tutkimuskohteissa olisi myös hyödyllistä selvittää, sillä edelliset havainnot ovat osoittaneet, että sillä on merkitystä. Näin voisi löytyä suotuisa raputiheys, joka ei aiheuttaisi vaaraa pohjaeläimistölle, sekä olisi tuottoisa pyyntiä varten. Rapu on edelleen Suomessa tärkeä saalis vapaa-ajan kalastajille ja päivitetyn Kansallisen rapustrategian (Ruokonen ym. 2023) vision mukaan Suomessa olisi elinvoimaiset rapukannat, vastuullista ravustuskulttuuria sekä monipuolinen kaupallinen raputalous. Tavoitteina ovat myös jokirapukantojen suojeleminen ja elvyttäminen sekä täplärapujen ja rapuruton leviämisen esto.

KIITOKSET

Kiitos ohjaajalleni Heikki Hämäläiselle korvaamattomista ohjeista ja neuvoista, niin toukkien tunnistamisessa kuin gradun kirjoittamisessa.

Jyväskylässä 15.4. 2024
Eeva Kosola

KIRJALLISUUSLUETTELO

- Andersen T., Cranston P.S. & Epler J.H. 2013. *Chironomidae of the Holarctic Region: Keys and diagnoses. Part 1 - Larvae*. Pemberley Books.
- Armitage P.D., Pinder L.C. & Cranston P. 1995. *The Chironomidae Biology and ecology of non-biting midges*. Chapman & Hall.
- Bondar C.A. & Richardson J.S. 2009. Effects of ontogenetic stage and density on the ecological role of the signal crayfish (*Pacifastacus leniusculus*) in a coastal pacific stream. *J. N. Am. Benthol. Soc.* 28: 294–304
- Brönmark C. & Hansson L.A. 2005. *The Biology of Lakes and Ponds*. Oxford University Press.
- Carvalho F., Pascoal C., Cássio F., Teixeira A., Sousa R. 2022. Combined per-capita and abundance effects of an invasive species on native invertebrate diversity and a key ecosystem process. *Fresh. Biol.* 67:828–841.
- Chucholl C. 2016. The bad and the super-bad: prioritising the threat of six invasive alien to three imperilled native crayfishes. *Biol. Invasions* 18: 1967–1988.
- Chucholl C. 2013. Feeding ecology and ecological impact of an alien 'warm-water' omnivore in cold lakes. *Limnologica* 43: 219–229,
- Cox J.G. & Lima S.L. 2006. Naiveté and an aquatic-terrestrial dichotomy in the effects of introduced predators. *Trends in Ecology and Evolution* 21: 674–680,
- 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.
- Creed Jr. R.P. & Reed J.M. 2004. Ecosystem engineering by crayfish in a headwater stream community. *J. N. Am. Benthol. Soc.* 23: 224–236
- Dunoyer L., Dijoux L., Bollache L. & Lagrue C. 2014. Effects of crayfish on leaf litter breakdown and shredder prey: Are native and introduced species functionally redundant? *Biol. Invasions* 16: 1545–1555
- Ercoli F., Ruokonen T.J., Hämäläinen H. & Jones R.I. 2014. Does the introduced signal crayfish occupy an equivalent trophic niche to the lost native noble crayfish in boreal lakes? *Biol. Invasions* 16: 2025–2036.
- Ercoli F., Ruokonen T.J., Koistinen S., Jones R.I. & Hämäläinen H. 2015a. The introduced signal crayfish and native noble crayfish have different effects on sublittoral macroinvertebrate assemblages in boreal lakes. *Freshw. Biol.* 60: 1688–1698.
- Ercoli F., Ruokonen T.J., Erkamo E., Jones R.I. & Hämäläinen H. 2015b. Comparing the effects of introduced signal crayfish and native noble crayfish on the littoral invertebrate assemblages of boreal lakes. *Freshwater Sci.* 34: 555–563.
- Erkamo E., Ruokonen T., Alapassi T., Ruokolainen J., Järvenpää T., Tulonen J. & Kirjavainen J. 2010. Evaluation of crayfish stocking success in Finland. *Freshwater Crayfish* 17: 77–83.
- Freeland-Riggert B.T., Cairns S.H., Poulton B.C. & Riggert C.M. 2016. Differences found in the macroinvertebrate community composition in the presence or absence of the invasive alien crayfish, *Orconectes hylas*. *PLoS One* 11.

- Galib S., Findlay J., Lucas M. 2020. Strong impacts of signal crayfish invasion on upland stream fish and invertebrate communities. *Fresh. Biol.* 66:223–240.
- Galib S., Sun J., Gröcke D., Lucas M. 2022. Ecosystem effects of invasive crayfish increase with crayfish density. *Freshwater Biology* 67:1005–1019.
- Gherardi F. 2010. Invasive crayfish and freshwater fishes of the world. *OIE Revue Scientifique et Technique* 29: 241–254
- Guan R.-. & Wiles P.R. 1998. Feeding ecology of the signal crayfish *Pacifastacus leniusculus* in a British lowland river. *Aquaculture* 169: 177–193
- Haddaway N.R., Wilcox R.H., Heptonstall R.E.A., Griffiths H.M., Mortimer R.J.G., Christmas M. & Dunn A.M. 2012. Predatory functional response and prey choice identify predation differences between native/invasive and parasitised/unparasitised crayfish. *PLoS ONE* 7.
- Hansen G.J.A., Hein C.L., Roth B.M., Vander Zanden M.J., Gaeta J.W., Latzka A.W. & Carpenter S.R. 2013. Food web consequences of long-term invasive crayfish control. *Can. J. Fish Aquat. Sci.* 70: 1109–1122
- Jackson M.C., Jones T., Milligan M., Sheath D., Taylor J., Ellis A., England J. & Grey J. 2014. Niche differentiation among invasive crayfish and their impacts on ecosystem structure and functioning. *Freshw. Biol.* 59: 1123–1135.
- Koistinen S., 2015. Vieraan täpläravun (*Pacifastacus leniusculus*) ja alkuperäisen jokiravun (*Astacus astacus*) vaikutukset boreaalisten järvien sublitoraalin surviaissääskiyhteisöihin. Pro gradu -tutkielma. Jyväskylän yliopisto.
- Kreps T.A., Baldridge A.K. & Lodge D.M. 2012. The impact of an invasive predator (*Orconectes rusticus*) on freshwater snail communities: Insights on habitat-specific effects from a multilake long-term study. *Can. J. Fish Aquat. Sci.* 69: 1164–1173
- Lagrange C., Podgorniak T., Lecerf A. & Bollache L. 2014. An invasive species may be better than none: Invasive signal and native noble crayfish have similar community effects. *Freshw. Biol.* 59: 1982–1995.
- Lozán J.L. 2000. On the Threat to the European Crayfish: A Contribution with the Study of the Activity Behaviour of Four Crayfish Species (Decapoda: Astacidae)*.
- Ludányi M., Peeters E., Kiss B., Gáspár Á., Roessink I., Magura T., & Müller Z. 2022. The current status of *Pacifastacus leniusculus* (Dana, 1852) and their effect on aquatic macroinvertebrate communities in Hungarian watercourses. *Aquatic Invasions*. 17: 543–559.
- Magurran A.E., 2004. Measuring Biological Diversity. Blackwell.
- Mathers K.L., Chadd R.P., Dunbar M.J., Extence C.A., Reeds J., Rice S.P. & Wood P.J. 2016. The long-term effects of invasive signal crayfish (*Pacifastacus leniusculus*) on instream macroinvertebrate communities. *Sci. Total Environ.* 556: 207–218
- Matsuzaki S.-. S., Usio N., Takamura N. & Washitani I. 2009. Contrasting impacts of invasive engineers on freshwater ecosystems: An experiment and meta-analysis. *Oecologia* 158: 673–686
- McCarthy J.M., Hein C.L., Olden J.D. & Jake V.Z. 2006. Coupling long-term studies with meta-analysis to investigate impacts of non-native crayfish on zoobenthic communities. *Freshwat. Biol.* 51: 224–235

- Moore J.W., Carlson S.M., Twardochleb L.A., Hwan J.L., Fox J.M. & Hayes S.A. 2012. Trophic Tangles through Time? Opposing Direct and Indirect Effects of an Invasive Omnivore on Stream Ecosystem Processes. *PLoS ONE* 7
- Moorhouse T.P., Poole A.E., Evans L.C., Bradley D.C. & Macdonald D.W. 2014. Intensive removal of signal crayfish (*Pacifastacus leniusculus*) from rivers increases numbers and taxon richness of macroinvertebrate species. *Ecology and Evolution* 4: 494–504.
- Nilsson E., Solomon C.T., Wilson K.A., Willis T.V., Larget B. & Vander Zanden M.J. 2012. Effects of an invasive crayfish on trophic relationships in north-temperate lake food webs. *Freshw. Biol.* 57: 10–23.
- Nyström P. 2005. Non-lethal predator effects on the performance of a native and an exotic crayfish species. *Freshwat. Biol.* 50: 1938–1949
- Olden J.D., Larson E.R. & Mims M.C. 2009. Home-field advantage: Native signal crayfish (*Pacifastacus leniusculus*) out consume newly introduced crayfishes for invasive Chinese mystery snail (*Bellamya chinensis*). *Aquat. Ecol.* 43: 1073–1084
- Olsson K. & Nyström P. 2009. Non-interactive effects of habitat complexity and adult crayfish on survival and growth of juvenile crayfish (*Pacifastacus leniusculus*). *Freshw. Biol.* 54: 35–46.
- Olsson K., Stenroth P., Nyström P. & Granéli W. 2009. Invasions and niche width: Does niche width of an introduced crayfish differ from a native crayfish? *Freshw. Biol.* 54: 1731–1740.
- Paolucci E.M., Macisaac H.J. & Ricciardi A. 2013. Origin matters: Alien consumers inflict greater damage on prey populations than do native consumers. *Divers Distrib.* 19: 988–995
- Parkyn S.M., Rabeni C.F. & Collier K.J. 1997. Effects of crayfish (*Paranephrops planifrons*: Parastacidae) on in-stream processes and benthic faunas: A density manipulation experiment. *N. Z. J. Mar. Freshwat. Res.* 31: 685–692,
- Pereira H.M., Navarro L.M. & Martins I.S. 2012. Global biodiversity change: The Bad, the good, and the unknown. *Annual Review of Environment and Resources.* 37: 25–50
- Richman N.I., Böhm M., Adams S.B., Alvarez F., Bergey E.A., Bunn J.J.S., Burnham Q., Cordeiro J., Coughran J., Crandall K.A., Dawkins K.L., Distefano R.J., Doran N.E., Edsman L., Eversole A.G., Füreder L., Furse J.M., Gherardi F., Hamr P., Holdich D.M., Horwitz P., Johnston K., Jones C.M., Jones J.P.G., Jones R.L., Jones T.G., Kawai T., Lawler S., López-Mejía M., Miller R.M., Pedraza-Lara C., Richardson A.M.M., Schultz M.B., Schuster G.A., Sibley P.J., Souty-Grosset C., Taylor C.A., Thoma R.F., Walls J., Walsh T.S. & Collen B. 2015. Multiple drivers of decline in the global status of freshwater crayfish (Decapoda: Astacidea). *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 370: 1–11
- Ruokonen T., Erkamo E., Jussila J. & Kirjavainen J. 2023. Kansallinen rapustrategia 2023–2032. Maa- ja metsätalousministeriön julkaisu 2023:20.
- Ruokonen T.J., Karjalainen J. 2022. Divergent temperature-specific metabolic and feeding rates of native and invasive crayfish. *Biological Invasions* 24:787–799.
- Ruokonen T.J., Ercoli F. & Hämäläinen H. 2016. Are the effects of an invasive crayfish on lake littoral macroinvertebrate communities consistent over time? *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems* 417.

- Ruokonen T.J., Karjalainen J. & Hämäläinen H. 2014. Effects of an invasive crayfish on the littoral macroinvertebrates of large boreal lakes are habitat specific. *Freshw. Biol.* 59: 12–25.
- Ruokonen T.J., 2012. Ecological impacts of invasive signal crayfish in large boreal lakes. Jyväskylän yliopisto. Jyväskylä studies in biological and environmental science.
- Sala O.E., Chapin III F.S., Armesto J.J., Berlow E., Bloomfield J., Dirzo R., Huber-Sanwald E., Huenneke L.F., Jackson R.B., Kinzig A., Leemans R., Lodge D.M., Mooney H.A., Oesterheld M., Poff N.L., Sykes M.T., Walker B.H., Walker M. & Wall D.H. 2000. Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* 287: 1770–1774.
- Sandström A., Andersson M., Asp A., Bohman P., Edsman L., Engdahl F., Nyström P., Stenberg M., Hertonsso P., Vrålstad T. & Granéli W. 2014. Population collapses in introduced non-indigenous crayfish. *Biol. Invasions* 16: 1961–1977,
- Schindler D.W. 1998. Replication versus realism: The need for ecosystem-scale experiments. *Ecosystems* 1: 323–334
- Stenroth P. & Nyström P. 2003. Exotic crayfish in a brown water stream: Effects on juvenile trout, invertebrates and algae. *Freshw. Biol.* 48: 466–475.
- Strayer D.L. 2010. Alien species in fresh waters: Ecological effects, interactions with other stressors, and prospects for the future. *Freshw. Biol.* 55: 152–174.
- Twardochleb L.A., Olden J.D. & Larson E.R. 2013. A global meta-analysis of the ecological impacts of nonnative crayfish. *Freshwater Sci.* 32: 1367–1382.
- Usio N. & Townsend C.R. 2004. Roles of crayfish: Consequences of predation and bioturbation for stream invertebrates. *Ecology* 85: 807–822
- Usio N., Kamiyama R., Saji A. & Takamura N. 2009. Size-dependent impacts of invasive alien crayfish on a littoral marsh community. *Biol. Conserv.* 142: 1480–1490
- Vaeßen S. & Hollert H. 2015. Impacts of the North American signal crayfish (*Pacifastacus leniusculus*) on European ecosystems. *Environmental Sciences Europe* 27: 1–6
- Vander Zanden M.J., Vadeboncoeur Y. & Chandra S. 2011. Fish Reliance on Littoral-Benthic Resources and the Distribution of Primary Production in Lakes. *Ecosystems* 14: 894–903
- Wilson K.A., Magnuson J.J., Lodge D.M., Hill A.M., Kratz T.K., Perry W.L. & Willis T.V. 2004. A long-term rusty crayfish (*Orconectes rusticus*) invasion: Dispersal patterns and community change in a north temperate lake. *Can. J. Fish Aquat. Sci.* 61: 2255–2266
- Zhang Y., Richardson J.S. & Negishi J.N. 2004. Detritus processing, ecosystem engineering and benthic diversity: A test of predator-omnivore interference. *J. Anim. Ecol.* 73: 756–766

LIITE 1. TUTKIMUSJÄRVIEN RAPUJEN YKSIKKÖSAALIIT JA YMPÄRISTÖMUUTTUJAT.

Järvet	Järviryhmä	Yksikkö- saalis (vuosi)	Pinta- ala (km ²)	Ranta- viiva (km)	Jyrkkyys (°)	SDF	Raekoko	P (μ l ⁻¹)	pH	Väri (μ l ⁻¹)
Ala-Karkjärvi	Täplärapu	1,78 (-08)	0,93	7	14,84	3	6,67	11	6,4	30
Auhjärvi	Täplärapu	>3 (-08)	2,23	21	14,1	6	7,12	17	6,6	23
Iso-Tarus	Täplärapu	pk (-09-10)	0,77	7	7,7	3	5,42	16	5,4	160
Karikkoselkä	Täplärapu	1,8 (-10)	4	79	11,25	16	5,46	13	6,5	90
Karisjärvi	Täplärapu	<2 (-80-90)	0,11	1	12,9	2	5,80	20	6,6	21
Keijärvi	Täplärapu	8 (-08)	1,41	11	11,44	4	6,83	18	7,1	42
Kokkijärvi	Täplärapu	17 (-08)	0,91	5	5,52	2	5,69	8	6,7	25
Syväjärvi	Täplärapu	pk (-05-10)	0,34	4	21,58	3	7,61	24	6,7	63
Hietanen	Jokirapu	3 (-09)	0,65	5	10,07	2	6,82	10	6,8	38
Iso- Kuokkajärvi	Jokirapu	pk (-09)	0,68	5	12,02	3	5,48	4	6,8	10
Kallajärvi	Jokirapu	4 (-09)	1,59	12	5,65	4	6,22	8	6,8	29
Koukjärvi	Jokirapu	pk (-05)	0,65	5	15,31	2	6,6	89	7	32
Kutemajärvi	Jokirapu	2,13 (-09-10)	4,68	33	2,76	6	6,27	20	6,5	115
Pyhtäänjärvi	Jokirapu	pk (-09-10)	3,87	19	9,32	4	6,32	13	7,2	13
Suuri-Mieloo	Jokirapu	2,7 (-09-10)	1,5	10	4,65	3	5,96	6	7	18
Ylä-Kintaus	Jokirapu	3,6 (-04)	5,72	37	6,35	6	6,26	21	6,3	98
Hakojärvi	Ravuton	0 (-09)	2,34	9	2,54	3	6,38	9	7,5	20
Keritty	Ravuton	0 (-08)	5,51	39	5,19	4	6,97	12	6,5	61
Kukasjärvi	Ravuton	0 (-09)	2,59	27	8,01	3	7,19	5	6,9	27
Kuoksenjärvi	Ravuton	0 (-08)	2,6	26	4,92	3	6,79	6	6,6	35
Pitkäjärvi	Ravuton	0 (-09)	1,43	15	18,87	2	6,87	10	7,1	32
Tuomiojärvi	Ravuton	0 (-10)	2,97	17	4,59	3	5,83	17	7,1	42
Valkea Mustajärvi	Ravuton	0 (-09)	0,13	2	14,88	1	5,84	11	6,5	23
Ylinen- Alijärvi	Ravuton	0 (-98)	0,41	5	16,55	1	6,83	6	6,8	30

pk= pyyntikelpoinen rapukanta

LIITE 2. SURVIAISSÄÄSKIEN YKSILÖMÄÄRÄT, SUKUJEN LUKUMÄÄRÄ, SHANNONIN DIVERSITEETTI-INDEKSI JA TASAISUUS TUTKIMUSJÄRVISSÄ SEKÄ KESKIARVOT JA KESKIHAJONNAT JÄRVIRYHMÄSSÄ.

Järvi	Surviaissääskien yksilömäärä	Surviaissääskien suvut	Shannonin diversiteetti	Shannonin tasaisuus
	(lkm)	(lkm)	(H)	(E _H)
Ravuttomat				
Hakojärvi	160	14	2,03	0,77
Keritty	23	10	2,06	0,90
Kukasjärvi	57	10	1,75	0,76
Kuoksenjärvi	97	12	2,22	0,89
Pitkäjärvi	90	17	2,46	0,87
Tuomiojärvi	28	12	2,25	0,90
Valkeamustajärvi	340	18	1,75	0,61
Ylinen-Alijärvi	38	9	1,73	0,79
Keskiarvo	104,1	12,8	2,03	0,81
Keskihajonta	105,5	3,3	0,27	0,10
Jokiravulliset				
Hietanen	225	22	2,42	0,78
Iso-Kuokkajärvi	210	11	1,51	0,63
Kallajärvi	338	23	1,85	0,59
Koukjärvi	23	12	2,09	0,84
Kutemajärvi	90	9	1,65	0,75
Pyhtäänjärvi	82	18	2,58	0,89
Suuri-Mieloo	206	15	1,56	0,58
Ylä-Kintaus	53	8	1,73	0,83
Keskiarvo	153,4	14,8	1,92	0,74
Keskihajonta	107,8	5,8	0,40	0,12
Täpläravulliset				
Ala-Karkjärvi	95	16	2,46	0,89
Auhjärvi	100	16	2,39	0,86
Iso-Tarus	113	12	1,97	0,79
Karikkoselkä	156	17	2,15	0,76
Karisjärvi	71	15	2,31	0,85
Keijjärvi	14	5	1,13	0,70
Kokkijärvi	45	10	1,81	0,79
Syväjärvi	87	17	2,26	0,80
Keskiarvo	85,1	13,5	2,06	0,80
Keskihajonta	43,1	4,2	0,43	0,06

LIITE 3. SURVIAISSÄÄSKISUKUJEN YKSILÖMÄÄRÄT JA ESIINTYMINEN (FREKVENSSI) JÄRVIRYHMISSÄ SEKÄ KRUSKAL-WALLIS-TESTIN MERKITSEVYYS (P) EROLLE YKSILÖMÄÄRISSÄ JÄRVIRYHMIEN VÄLILLÄ.

Suku	Ravuttomat		Jokiravut		Täpläravut		Kruskal-Wallis p
	lkm	frekvenssi	lkm	frekvenssi	lkm	frekvenssi	
<i>Ablabesmyia</i>	16	5	42	6	22	4	0,43
<i>Arctopelopia</i>	5	1	6	5	46	2	0,25
<i>Cladopelma lateralis</i>	0	0	2	2	5	1	0,37
<i>Cladotanytarsus</i>	7	3	19	4	21	3	0,73
<i>Clinotanypus</i>	6	3	5	1	11	2	0,66
<i>Corynocera</i>	2	1	11	2	8	2	0,79
<i>Corynoneura</i>	0	0	3	3	3	1	0,17
<i>Cricotopus/Orthocladius</i>	21	3	33	5	20	5	0,69
<i>Cryptochironomus</i>	1	1	4	2	3	1	0,75
<i>Cryptotendipes</i>	1	1	0	0	0	0	0,37
<i>Demicryptochironomus vulneratus</i>	1	1	2	1	0	0	0,59
<i>Dicrotendipes</i>	61	7	388	6	78	7	0,32
<i>Djalmabatista</i>	1	1	0	0	0	0	0,37
<i>Einfeldia pagana</i>	0	0	2	1	0	0	0,37
<i>Endochironomus</i>	1	1	6	2	3	2	0,74
<i>Epoicocladius flavens</i>	2	2	13	3	5	4	0,53
<i>Glyptotendipes</i>	14	5	21	2	74	6	0,10
<i>Heterotrissocladius</i>	0	0	2	2	0	0	0,12
<i>Macropelopia</i>	3	1	0	0	0	0	0,37
<i>Micropsectra</i>	8	3	5	3	3	1	0,57
<i>Microtendipes pedellus</i>	81	4	85	7	47	6	0,48
<i>Monodiasema</i>	0	0	1	1	0	0	0,37
<i>Nanocladius</i>	0	0	2	2	4	2	0,31
<i>Pagastiella orophila</i>	1	1	0	0	1	1	0,59
<i>Parachironomus</i>	1	1	0	0	1	1	0,59
<i>Paracladius</i>	0	0	1	1	3	1	0,59
<i>Parakiefferiella</i>	17	5	13	4	32	6	0,47
<i>Paramerina</i>	4	2	0	0	14	3	0,18
<i>Paratanytarsus</i>	0	0	1	1	0	0	0,37
<i>Polypedilum</i>	6	3	15	5	44	5	0,28
<i>Procladius</i>	74	7	106	7	42	7	0,99
<i>Psectrocladius</i>	61	8	101	7	44	8	0,45
<i>Pseudochironomus prasinatus</i>	217	8	145	5	19	4	0,08
<i>Stempellinella</i>	0	0	3	1	0	0	0,37
<i>Stenochironomus</i>	7	1	0	0	1	1	0,59
<i>Stictochironomus</i>	5	3	27	6	8	3	0,20
<i>Stilocladius</i>	0	0	1	1	0	0	0,37

<i>Synorthocladius</i>	6	1	4	2	0	0	0,37
<i>Tanytarsus</i>	78	7	97	7	51	8	0,87
<i>Thienemannimyia</i>	25	7	38	6	45	6	0,70
<i>Tribelos</i>	18	4	22	4	20	3	0,96
<i>Xenochironomus xenolabis</i>	1	1	1	1	2	1	0,99
<i>Zaorelimyia</i>	0	0	0	0	1	1	0,37
Keskiarvo	17,5	2,4	28,5	2,7	15,8	2,5	

LIITE 4. SURVIAISSÄÄSKISUKUJEN YKSILÖMÄÄRÄT JA FREKVENSSI.

Suku	Surviaissääskien Frekvenssi	
	lkm	
<i>Ablabesmyia</i>	80	15
<i>Arctopelopia</i>	48	8
<i>Cladopelma lateralis</i>	7	3
<i>Cladotanytarsus</i>	38	10
<i>Clinotanypus</i>	22	6
<i>Corynocera</i>	12	5
<i>Corynoneura</i>	6	4
<i>Cricotopus/Orthocladius</i>	74	13
<i>Cryptochironomus</i>	8	4
<i>Cryptotendipes</i>	1	1
<i>Demicryptochironomus vulneratus</i>	3	2
<i>Dicrotendipes</i>	347	20
<i>Djalmabatista</i>	1	1
<i>Einfeldia pagana</i>	2	1
<i>Endochironomus</i>	10	5
<i>Epoicocladius flavens</i>	20	9
<i>Glyptotendipes</i>	91	13
<i>Heterotrissocladius</i>	2	2
<i>Macropelopia</i>	3	1
<i>Micropsectra</i>	16	7
<i>Microtendipes pedellus</i>	195	17
<i>Monodiasema</i>	1	1
<i>Nanocladius</i>	6	4
<i>Pagastiella orophila</i>	2	2
<i>Parachironomus</i>	2	2
<i>Paracladius</i>	4	2
<i>Parakiefferiella</i>	62	15
<i>Paramerina</i>	18	5
<i>Paratanytarsus</i>	1	1
<i>Polypedilum</i>	47	13
<i>Procladius</i>	222	21
<i>Psectrocladius</i>	170	23
<i>Pseudochironomus prasinatus</i>	381	17
<i>Stempellinella</i>	3	1
<i>Stenochironomus</i>	8	2
<i>Stictochironomus</i>	40	12
<i>Stilocladius</i>	1	1
<i>Synorthocladius</i>	10	3
<i>Tanytarsus</i>	226	22
<i>Thienemannimyia</i>	108	19
<i>Tribelos</i>	51	11

<i>Xenochironomus xenolabis</i>	4	3
<i>Zaorelimyia</i>	1	1
Keskiarvo	54,7	7,6

LIITE 5. SURVIAISSÄÄSKISUKUJEN YKSILÖMÄÄRÄT (LKM) RAVUTTOMISSA JÄRVISSÄ.

Järvi	Hako- järvi	Keritty	Kukas- järvi	Kuoksen- järvi	Pitkä- järvi	Tuomio- järvi	Valkea- Mustajärvi	Ylinen- Alijärvi
<i>Ablabesmyia</i>	2	0	1	7	4	0	2	0
<i>Arctopelopia</i>	5	0	0	0	0	0	0	0
<i>Cladopelma lateralis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Cladotanytarsus</i>	0	0	0	3	1	0	3	0
<i>Clinotanypus</i>	0	0	0	0	0	2	2	2
<i>Corynocera</i>	0	0	0	0	2	0	0	0
<i>Corynoneura</i>	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Cricotopus./Orthocladius</i>	17	0	2	0	0	0	2	0
<i>Cryptochironomus</i>	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Cryptotendipes</i>	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Demicryptochironomus vulneratus</i>	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Dicrotendipes</i>	60	7	2	6	10	0	22	17
<i>Djalmabatista</i>	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Einfeldia pagana</i>	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Endochironomus</i>	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Epoicocladius flavens</i>	0	0	0	0	0	1	0	1
<i>Glyptotendipes</i>	0	1	0	1	6	3	0	3
<i>Heterotrissocladius</i>	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Macropelopia</i>	0	0	0	0	0	0	3	0
<i>Micropsectra</i>	0	1	0	6	1	0	0	0
<i>Microtendipes pedellus</i>	1	0	0	5	12	0	63	0
<i>Monodiasema</i>	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Nanocladius</i>	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Pagastiella orophila</i>	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Parachironomus</i>	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Paracladius</i>	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Parakiefferiella</i>	11	2	2	1	0	0	1	0
<i>Paramerina</i>	0	0	1	0	0	0	3	0
<i>Paratanytarsus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Polypedilum</i>	2	0	0	0	3	1	0	0
<i>Procladius</i>	18	1	1	19	1	0	31	3
<i>Psectrocladius</i>	2	2	23	17	20	3	8	4
<i>Pseudochironomus prasinatus</i>	13	2	12	11	9	7	162	1
<i>Stempellinella</i>	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Stenochironomus</i>	0	0	0	0	0	0	7	0
<i>Stictochironomus</i>	1	0	0	0	1	3	0	0
<i>Stilocladius</i>	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Synorthocladius</i>	0	0	0	0	6	0	0	0
<i>Tanytarsus</i>	19	4	8	15	4	4	24	0
<i>Thienemannimyia</i>	3	2	0	6	3	1	4	6
<i>Tribelos</i>	6	0	5	0	6	1	0	0
<i>Xenochironomus xenolabis</i>	0	1	0	0	0	0	0	0

<i>Zavrelimyyia</i>	0	0	0	0	0	0	0	0
yyhteensä	160	23	57	97	90	28	340	38

yhteensä	225	210	338	23	90	82	206	53
----------	-----	-----	-----	----	----	----	-----	----

yhteensä	95	100	113	156	71	14	45	87
----------	----	-----	-----	-----	----	----	----	----
