

**Pro gradu –tutkielma**

**Lämpötilan vaikutus  
täpläravun (*Pacifastacus leniusculus* Dana) kasvuun  
sekä ravintotiheyden vaikutus täpläravun ja  
jokiravun (*Astacus astacus* L.) ravinnonhankintaan**

**Rosanna Sjövik**



**Jyväskylän yliopisto**

Bio- ja ympäristötieteiden laitos

Akvaattiset tieteet

3.2.2016

JYVÄSKYLÄN YLIOPISTO, Matemaattis-luonnontieteellinen tiedekunta

Bio- ja ympäristötieteiden laitos  
Akvaattiset tieteet

SJÖVIK ROSANNA, K.: Lämpötilan vaikutus täpläravun (*Pacifastacus leniusculus* Dana) kasvuun sekä ravintotiheyden vaikutus täpläravun ja jokiravun (*Astacus astacus* L.) ravinnonhankintaan

Pro gradu: 35 s.

Työn ohjaajat: Prof. Juha Karjalainen, FT Tapio Keskinen, FT Timo Ruokonen

Tarkastajat: FT Heikki Hämäläinen, Prof. Juha Karjalainen

Helmikuu 2016

---

Hakusanat: Chironomidae, ravinnonkulutus, ravinnonvalinta, saalistus, siikakalojen mätimunat, tyypin II funktionaalinen vaste

## TIIVISTELMÄ

Alun perin pohjoisamerikkalaisen täpläravun (*Pacifastacus leniusculus* Dana) levinneisyys on 1960-luvulta lähtien laajentunut kattamaan Etelä- ja Keski-Suomessa laajoja vesialueita, jotka ovat aiemmin olleet jokiravun (*Astacus astacus* L.) elinaluetta. Täpläravun mahdollisesti jokiravusta eroavaa ravinnonkulutusta ja saalistajiin kohdistamaa saalistusta on pyritty arvioimaan täpläravulle kehitetyllä bioenergeettisellä mallilla, jonka jatkokehitystä ja toimivuuden arviointia tämä tutkimus tukee. Täpläravun kasvua selvitettiin 30 vrk:n ajan kolmessa Suomen luonnonoloja vastaavassa lämpötilassa, 10, 16 ja 22 °C:ssa. Ravintotiheyden vaikutusta täpläravun ja jokiravun mahdollisesti aktiiviseen kalojen mätimunien valintaan tutkittiin ravinnonvalintakokeissa 6 °C:ssa muikun (*Coregonus albula* L.) hedelmöittymättömien mätimunien ja elävien surviaissääsken toukkien (Chironomidae) välillä. Lopuksi surviaissääsken toukkien kulutusta vaihtelevilla ravintotiheyksillä mallinnettiin täpläravulla 6 ja 16 °C:ssa ja jokiravulla 16 °C:ssa Hollingin ja Rogersin funktionaalisen vasteen malleilla. Vaikka täpläravulla kasvua ei voitu havaita tuoremassan mittauksella, kalorimetrisin menetelmin energiasäilytöjen muutoksena mitattu kasvu oli suurinta 10 °C:ssa. Korkein ravinnonkulutus havaittiin kuitenkin 22 °C:ssa. Ravinnonvalintakokeissa jokirapu suosi selvästi surviaissääsken toukkia, kun taas täpläravulla ravinnonvalinnassa oli jokirapua enemmän yksilökohtaista vaihtelua. Kummallakin lajilla yksilöiden valikoivuus oli suurimmillaan keskimääräisillä ravintotiheyksillä. Funktionaalisen vasteen soviteista jokiravun mallit vakiintuivat 16 °C:ssa suurilla ravintotiheyksillä täpläravun malleja korkeammalle tasolle, indikoiden mahdollisesti jokiravun täplärapua korkeampaa ravinnonkulutusta. Näiden tulosten perusteella täpläravun kasvu on pitkälti yksilön kuorenvaihtosyklin vaiheen ja aiemman ravinnonkulutushistorian määrittämää. Täplärapu vaikuttaa olevan jokirapua potentiaalisempi siikakalojen mätimunien saalistaja, joskin sen ravinnonkulutus on jokirapua matalammalla tasolla. Luonnossa lajien saalistajiin kohdistama saalistuspaine saattaa kuitenkin poiketa laboratorio-oloissa havaituista, sillä varsinkin täpläravulla korkeampi kasvunopeus sekä suurempi ruumiinkoko ja yksilötiheys kasvattavat sen saalistusvaikutusta jokirapuun verrattuna.

UNIVERSITY OF JYVÄSKYLÄ, Faculty of Mathematics and Science

Department of Biological and Environmental Science

Aquatic sciences

SJÖVIK ROSANNA, K.: Impacts of temperature on growth of signal crayfish (*Pacifastacus leniusculus* Dana) and food density on food acquisition of signal and noble crayfish (*Astacus astacus* L.)

Master of Science Thesis: 35 p.

Supervisors: Prof. Juha Karjalainen, Dr. Tapio Keskinen, Dr. Timo Ruokonen

Inspectors: Dr. Heikki Hämäläinen, Prof. Juha Karjalainen

February 2016

---

Key Words: Chironomidae, coregonid eggs, food consumption, food selection, predation, type II functional response

## ABSTRACT

Since the 1960s initially North American signal crayfish (*Pacifastacus leniusculus* Dana) has expanded its distribution in Southern and Central Finland to cover wide water areas earlier inhabited only by native noble crayfish (*Astacus astacus* L.). To determine the differences in food consumption and predatory impact between signal and noble crayfish on different prey species, the bioenergetics model for signal crayfish has recently been constructed. This study supports the development and evaluation of some components of that model. The growth of signal crayfish was investigated for 30 days in three temperatures corresponding to the Finnish temperature region, 10, 16 and 22 °C. The effect of food density on active selection of fish eggs of signal and noble crayfish was studied in food preference trials at 6 °C between vendace (*Coregonus albula* L.) eggs and chironomid larvae (Chironomidae). Finally the chironomid larvae consumption in variable food densities was modelled with Holling's and Rogers' type II functional models at 6 and 16 °C for signal crayfish and at 16 °C for noble crayfish. Although the growth of signal crayfish was not detected from the measured change in individual's wet weight, the growth measured as a change in energy content was highest at 10 °C. The highest food consumption was nevertheless detected at 22 °C. In food preference trials noble crayfish actively selected chironomid larvae, whereas signal crayfish showed higher variability between individuals in food selection than noble crayfish. Selectivity was highest at medium food densities in both species. On the highest food densities the functional response models fitted for noble crayfish stabilized to a higher saturation level than those fitted for signal crayfish, possibly indicating higher food consumption in noble crayfish than in signal crayfish. According to these results the growth of signal crayfish is highly characterized by the phase of the molting cycle and the earlier food consumption history of an individual. Signal crayfish seem to be more potential predators of coregonid eggs than noble crayfish even though signal crayfish showed lower consumption levels than noble crayfish. The predation pressure of both crayfish species may nevertheless differ in nature from those observed in laboratory since signal crayfish shows higher growth rate and greater population size and density than noble crayfish.

# Sisältö

<b>1. JOHDANTO</b> .....	<b>5</b>
<b>2. TUTKIMUKSEN TAUSTA</b> .....	<b>6</b>
2.1. Kasvu makean veden ravuilla .....	6
2.1.1. Kasvun mittaaminen .....	7
2.2. Ravinnonvalinta .....	8
2.3. Saalistuksen voimakkuus ja funktionaalinen vaste .....	9
<b>3. AINEISTO JA MENETELMÄT</b> .....	<b>10</b>
3.1. Kasvun ja ravinnonkulutuksen arvioiminen .....	10
3.1.1. Kasvukokeen energiasisältöjen määrittäminen .....	11
3.1.2. Kasvukoeaineiston käsittely ja tilastollinen analyysi .....	12
3.2. Ravinnonvalintakokeet .....	13
3.2.1. Ravinnonvalinta-aineiston tilastollinen analyysi .....	14
3.3. Funktionaalisen vasteen mittaaminen .....	14
3.3.1. Funktionaalisen vasteen aineiston tilastollinen analyysi .....	15
<b>4. TULOKSET</b> .....	<b>16</b>
4.1. Täpläravun kasvu .....	16
4.2. Täpläravun ja jokiravun ravinnonvalinta .....	18
4.3. Täpläravun ja jokiravun funktionaalinen vaste .....	20
<b>5. TULOSTEN TARKASTELU</b> .....	<b>22</b>
5.1. Täpläravun kasvu .....	22
5.2. Ravinnonvalinta .....	25
5.3. Funktionaalinen vaste .....	27
<b>Kiitokset</b> .....	<b>30</b>
<b>Kirjallisuus</b> .....	<b>30</b>
<b>Liitteet</b> .....	<b>36</b>

## 1. JOHDANTO

Makean veden ravut ovat hyvin monimuotoinen ryhmä erilaisia kuoriäyriäisiin (Malacostraca) kuuluvia lajeja. Tällä hetkellä tunnetut yli 640 lajia ovat levittäytyneet kaikille mantereille ja kaikenlaisiin vesistöihin (Crandall & Buhay 2008). Suomen vesissä elävästä kolmesta rapulajista kahta tavataan runsaana. Suomen alkuperäisenä rapulajina pidetyn jokiravun (*Astacus astacus* L.) levinneisyys on viimeisimmän jääkauden loputtua laajentunut paljolti aktiivisen istutustoiminnan seurauksena koko Suomeen napapiirin pohjoispuolelle asti (Westman & Nylund 1985). Täpläräpu (*Pacifastacus leniusculus* Dana) esiintyy Suomessa vieraslajina, jota on istutettu korvaamaan rapuruton ja elinympäristöjen rakentamisen takia heikentyneitä jokirapukantoja. Ensimmäiset täpläräpuistukkaat tuotiin Etelä-Suomeen vuonna 1968 Pohjois-Amerikasta, ja tämän jälkeen täplärävun levinneisyys on laajentunut kattamaan laajoja vesialueita Etelä- ja Keski-Suomessa. Täplärävun levittäminen uusiin vesistöihin on kielletty Euroopan unionin alueella 1.1.2016 alkaen, mutta Suomessa täplärävun pyynti ja käyttö on edelleen sallittua erikoisluvalla täplärävun kalataloudellisen merkityksen vuoksi (Anonyymi 2014).

Täplä- ja jokiravun ekolokerot ovat vahvasti päällekkäiset (Ercoli ym. 2014). Menestyksekkäänä kilpailijana täpläräpu usein syrjäyttää jokiravun lajien tavoittellessa resursseja samoilla elinalueilla (mm. Westman ym. 2002). Erilaisesta lajiutumishistoriasta johtuen lajien välillä on eroa monissa ominaisuuksissa, kuten kasvunopeudessa, yksilön maksimikoossa ja sopeutumisessa erilaisiin lämpötilaoloihin. Nämä lajityypilliset piirteet saattavat aiheuttaa eroja myös rapujen saalislajeihin kohdistaman saalistusvaikutuksen voimakkuudessa ekosysteemeissä. Täplärävulla on mm. raportoitu olevan jokirapua aggressiivisempi käytös sekä nopeampi kasvu ja korkeampi lisääntymismenestys (Abrahamsson 1971, Söderbäck 1991). Jos vieraslajilla on kyky syrjäyttää ekologisesti vastaava alkuperäinen laji ja kasvattaa alkuperäistä lajia suurempia yksilötiheyksiä, biomassan lisäyksen voidaan odottaa näkyvän korkeampana energian ja ravinteiden kulutuksena sekä kasvaneena saalistuspaineena (Simon & Townsend 2003).

Monissa järvissä ravut voivat muodostaa hyvin suuren osan pohjaeläimistön biomassasta ja saavuttaa ajoittain niinkin korkeita tiheyksiä kuin 1000–1400 kg ha<sup>-1</sup> (Momot ym. 1978). Opportunistisina, useilta ravintoverkon tasoilta ravintoa kuluttavina eliöinä savuilla voi olla huomattavia suoria ja epäsuoria vaikutuksia eliöyhteisöjen rakenteeseen ja toimintaan, ja niitä pidetään usein ekosysteemiensä avainlajeina (Nyström ym. 1996). Siirtäessään energiaa vesistöjen ranta- ja ulappavyöhykkeiden välillä ravut yhdistävät alueellisesti erillisiä habitaatteja (Ruokonen ym. 2012). Ravut ovat tyypillisesti omnivoreja, mutta saalistaessaan ja ravintoa kerätessään ne voivat ajoittain olla hyvin valikoivia (mm. Alcorlo ym. 2004). Tällöin tietyn rapulajin laajempi ravintokohteiden käyttö, tehokkaampi saalistus ja korkeampi resurssien kulutus saattaa luoda suuremman paineen elinympäristön saalislajistolle tai tietylle valikoidulle ravintokohteelle. Rapujen suosivat erilaisista ravintolähteistä erityisesti eläinproteiinia (Nyström ym. 1999), ja niiden kalojen mätimuniin ja kalanpoikasiin kohdistamaa saalistusta on esitetty yhdeksi osasyysksi kalapopulaatioiden heikkenemiseen (Fitzsimons ym. 2007).

Täplärävulle rakennetun bioenergeettisen mallin avulla on arvioitu sen muikun (*Coregonus albula* L.) ja siian (*Coregonus lavaretus* L.) mätimuniin ja poikasiin kohdistamaa saalistusta ja predaation vaikutusta kutuun rekrytoituvan populaation kokoon (Karjalainen ym. 2015). Yhtenä osana bioenergeettisen mallin rakennustyötä täplärävun siikkakalojen mätimuniin kohdistamaa saalistusta suhteessa mätimunien tiheyteen tutkittiin funktionaalisen vasteen avulla. Tämän työn tavoitteena oli omalta osaltaan tukea mallin

jatkokehitystä ja tarjota vertailukohta sen tietyille osa-alueille mallin toimivuutta arvioitaessa. Aiempien kasvutietojen puutteellisuuden vuoksi täpläravun ravinnonkulutusta ja kasvua arvioitiin kasvukokeessa kolmessa Suomen luonnonoloja vastaavassa lämpötilassa. Metaboliatason nousun oletettiin näkyvän korkeampana ravinnonkulutuksena ja suurempana kasvuna korkeammassa käsittelylämpötiloissa. Ravinnonvalintakokeilla selvitettiin vaihtelevilla ravintotiheyksillä 6 °C:ssa täpläravun ja jokiravun muikun mätimuniin kohdistamaa mahdollisesti systemaattista valintaa, kun tarjolla oli toisena ravintokohteena surviaissääsken toukkia (Chironomidae). Surviaissääsken toukkien, joiden ravintoarvo ravuille on mm. koon takia mätimunia korkeampi, arveltiin olevan ravuilla tavoiteltavampi ravintokohde. Lopuksi täpläravulla ja jokiravulla toistettiin aiemmin mainitun tutkimuksen mukaisesti 6 ja 16 °C:ssa funktionaalisen vasteen kokeet surviaissääsken toukilla niiden kulutuksen ja yleisen ravinnonkulutuksen arvioimiseksi.

## 2. TUTKIMUKSEN TAUSTA

### 2.1. Kasvu makean veden ravuilla

Ympäristö kontrolloi voimakkaasti rapujen kasvua (Chang ym. 2012). Vaikka kuoriäyriäisiin kuuluvilla ravuilla yksilön energiasäilytyksen ja -varastojen kerryttämisenä havaittava kasvu on jatkuvaa, kova ulkoinen tukiranka estää tasaisen, yksilön ulkoisissa ominaisuuksissa havaittavan kasvun. Pituuskasvua voi tapahtua vain kuorenvaihdon yhteydessä, joten rapujen kasvu nivoutuu toistuviin kuorenvaihdon sykleihin ja on luonteeltaan porrasmaista (van Herp & Bellon-Humbert 1978). Kasvun suuruus riippuu kuorenvaihtojen tiheydestä ja niiden yhteydessä tapahtuvista biokemiallisen koostumuksen muutoksista yhdessä biomassan kasvun kanssa (Reynolds 2002). Nopea biomassan kasvu kuorenvaihdon yhteydessä aiheutuu voimakkaasta, yksilön kuiva-ainepitoisuuden laskuna havaittavasta veden absorptiosta (Wheatly & Ayers 1995). Poikasilla kuorenvaihtoväli on huomattavasti tiheämpi kuin sukukypsyiden saavuttaneilla yksilöillä, ja niiden tuoremassan kasvu on eksponentiaalista ja ruumiinosien mittasuhteiden kehitys isometristä (Nyström 2002). Sukukypsyiden saavuttamista edeltävässä kuorenvaihdossa allometrinen kasvu yleistyy, kun kummankin sukupuolen seksuaaliset sekundääripiirteet, koirailta saksat ja naarailta pyrstöosat, alkavat kasvaa suhteessa muita ruumiinosia enemmän. Tällöin myös tuoremassan kasvu taittuu eksponentiaalisesta lineaariseksi. Yksittäisen ravun kohdalla iällä ja sukupuolella onkin suuri vaikutus kasvuun (Hopkins 1967).

Vaihtolämpöisillä ravuilla lämpötilaa pidetään yleisesti merkittävimpänä kasvua säätelevänä tekijänä (Jussila & Evans 1996). Koska ravuilla metaboliasta johtuva lämmöntuotanto on suhteellisen matala ja ruumiin lämmönjohtavuus korkea, ruumiin lämpötila seuraa tarkasti ympäristön lämpötilaa (Lagerspetz & Vainio 2006). Lämpötilalla on suora vaikutus rapujen metaboliatasoon ja siten mm. energiavarastojen täydentämiseen ja hyödyntämiseen sekä kuorenvaihtoon valmistautumiseen liittyviin elintoimintoihin (Hartnoll 2001). Tietyn lajispesifisen lämpötilarajan alapuolella rapujen aktiivisuuden ja syöntihalukkuuden väheneminen estää kasvun, kun taas lajin lämpötilatoleranssialueella kasvu yleisesti paranee lämpötilan kasvaessa. Kohoavalla lämpötilalla on kuitenkin kaksitahoinen vaikutus kasvun suuruuteen: samalla kun kuorenvaihtojen välinen aika lyhenee, kuorenvaihdossa tapahtuva biomassan lisäys pienenee (Hartnoll 2001). Joka tapauksessa kuorenvaihtotiheys kasvaa ja kasvu yleisesti paranee lämpötilan kasvaessa, kunnes lajin lämpötilatoleranssialueen ylärajalla kuolleisuus alkaa lisääntyä.

Kasvutapaan ja -nopeuteen vaikuttavat lämpötilan lisäksi myös muut ulkoiset ja sisäiset tekijät. Abioottisista tekijöistä vaikuttavat mm. veden suolapitoisuus (Meade ym.

2002), happipitoisuus (Jussila & Evans 1996), happamuus (Seiler & Turner 2004), käytettävissä olevan kalsiumin määrä (Reynolds 2002), vesistön ravinnepitoisuus ja maantieteellinen sijainti (Momot ym. 1978), valo-olosuhteet (Stephens 1955) sekä habitaatin laatu (Olsson ym. 2008). Eliöyhteisön ja populaation sisäisistä erilaisista bioottisista tekijöistä kasvuun vaikuttavat yksilötiheys sekä ravinnon määrä ja laatu (Jussila & Evans 1996), saalistus ja pedon läsnäolo (Hein ym. 2006) sekä populaation ikäjakauma ja lisääntyvien yksilöiden määrä (Hopkins 1967). Kasvun on myös havaittu olevan pääsääntöisesti hitaampaa kasvatettaessa yksilöitä ryhmän sijaan eristettyinä (Sáez-Royuela ym. 1995). Vaikka ryhmässä saavutettavissa olevan ravinnon määrä voi olla pienempi ja kannibalismi yleistä, kuolleiden yksilöiden hyödyntäminen ravintona sekä sosiaaliset vuorovaikutussuhteet todennäköisesti kiihdyttävät kasvua. Samoista syistä kasvunopeuden on havaittu olevan pääsääntöisesti matalampi intensiivisissä kasvatuskokeissa kuin luonnonoloissa toteutetuissa kokeissa (Evans & Jussila 1997).

### 2.1.1. Kasvun mittaaminen

Ravuilla kasvua on pääsääntöisesti määritetty tiettyjen kovien ruumiinosien tai kuorenvaihdossa tapahtuvan tuoremassan lisäyksen mittauksella. Koska erityisesti rapujen yhteen sulautumattomat pyrstöosat ovat rakenteeltaan joustavia, yksilön kokonaispituutta on vaikea mitata tarkasti, ja pituus määritetäänkin yleensä selkakilven pituutena kilven etuosan piikin (*rostrum*) päästä selkakilven takaosaan (Hopkins 1967). Koska ravuilla kaikki iän määrittämisen mahdollistavat luutumet vaihtuvat jokaisen kuorenvaihdon yhteydessä, ikään perustuva kasvunmääritys jälkeinpäin ei ole käytännössä mahdollista. Osassa tutkimuksia ikä on voitu määrittää tarkasti aivojen lipofusiinipitoisuudesta, joskin pitoisuus riippuu paljon lämpötilan vaihtelusta ja kuvaa paremminkin yksilön fysiologista kuin ajallista ikää (Sheehy 1990). Iän- ja kasvunmäärityksen vaikeutena on suuri kuorenvaihtotiheyden ja kuorenvaihdonaikaisen kasvun vaihtelu saman kohortinkin sisällä (Reynolds 2002). Kasvutiedot voidaan kerätä tekemällä kasvatuskokeita kontrolloiduissa oloissa tai käyttämällä merkintä ja takaisinpyynti -menetelmää, jolloin jälleenpyynnissä saadaan tietoa paitsi yksilön kasvusta vapautusajanjakson aikana, myös siitä onko yksilö vaihtanut kuoren ajanjaksolla, aiemmasta kuorenvaihtohistoriasta, lisääntymisstatuksesta sekä mahdollisesta vahingoittumisesta. Vaikka morfologisten iänmäärityspiirteiden puuttuminen estää yksilöiden tarkan koko-ikä-aineiston saamisen, kalojen lisäksi myös ravuilla monet yksilön pituuteen perustuvat menetelmät vastaavat tarkasti samankaltaisia ikäperusteisia menetelmiä (Gulland & Rosenberg 1992).

Paitsi pituuden tai tuoremassan perusteella, kasvua voidaan mitata myös ravun energiasisällön muutoksella. Biomassa on vaihtelevia palavia ja palamattomia komponentteja sisältävää heterogeenistä seosta, jossa kemiallinen energia on sitoutuneena aineen rakenneosien välisiin kemiallisiin sidoksiin. Biomassan energiasisältö on suorassa yhteydessä aineen lämpöarvoon, joka voidaan määrittää kalorimetrisillä menetelmillä (Kuokkanen ym. 2011). Ravuilla ravinnosta saatu ylimääräinen energia varastoidaan pääasiassa rasvoina ja pienemmässä määrin hiilihydraatteina. Tärkeimpiä energiavarastoja ovat maksahaiman, lihaskudoksen ja naaraiden sukurauhasten lipidit, erityisesti triglyseridit, sekä alkionkehityksen aikana (García-Guerrero ym. 2003) että aikuisilla ravuilla (Fernandes ym. 1994). Korkean aktiivisuuden tai paaston aikana kudoksen glukoosin sekä maksahaimaan ja muihin kudoksiin, kuten lihaksiin ja kiduksiin, varastoituvan glykogeenin merkitys energiavarastona kasvaa (Buckup ym. 2008).

## 2.2. Ravinnonvalinta

Kasvuun tarvittavaa energiaa ja ravintoaineita ravut saavat kuluttamalla erilaisia ravintokohteita. Optimaalisen saalistusteorian mukaan eliöt pyrkivät saalistustapahtuman aikana ympäristötekijöiden sallimissa rajoissa ja tietyssä aikayksikössä maksimoimaan saamansa hyödyn, kuten energiansaannin, ja siten kasvattamaan elinkelpoisuuttaan (Pyke ym. 1977). Ravintokohteiden etsintä sekä saaliin käsittely ja assimilointi vaativat kuitenkin energiaa ja aikaa, jolloin tietyille eliöille soveliaimmat ravintokohteet ja tehokkaimmat saalistusmallit valikoituvat luonnonvalinnan kautta.

Ravinnonvalintaa tapahtuu, kun saalistaja kuluttaa tiettyjä ravintokohteita eri suhteessa kuin mitä suhteellisten esiintymistiheyksien perusteella voisi olettaa (Cock 1978). Ravintokohteiden yhtäläinen saavutettavuus edellyttää, että tilanteessa ei ole minkäänlaista mekaanista tai muunlaista häiriötä, joka automaattisesti poistaisi joitakin kohteita saalistajan saalisvalikoimasta tai huomattavasti vähentäisi osalla kohteista saaliiksi joutumisen todennäköisyyttä ilman saalistajan morfologiasta tai käyttäytymisestä johtuvaa valintaa. Vaikka suurin osa makean veden selkärangatonlajeista näyttää olevan saalistajina generalisteja (Cummins 1973), saalistajat osoittavat usein preferenssiä tiettyä saalista kohtaan, kun tarjolla on useita ravintokohteita. Saalistajan preferenssi on usein voimakkaasti yhteydessä saaliiden kokoon ja anatomiseen muotoon sekä niiden saavutettavuuteen, mm. kohteiden sijoittumiseen ja runsauteen habitaatissa, liikkumisen nopeuteen sekä kiinnisaamisen todennäköisyyteen (Griffiths 1975, Nilsson ym. 2000). Saaliin energeettinen arvo saalistajalle on tällöin sen energiasisällön sekä kiinniottamiseen, käsittelyyn ja assimilointiin vaaditun energiamäärän erotus.

Rapujen etsivä saalistustapa perustuu pitkälti hajuaistiin. Kemialliseen viestintään liittyviä sensoreita on rapujen tuntosarvissa, suuosissa ja kävelyraajoissa, joista erityisesti 1. tuntosarvipari reagoi kaukaa tuleviin hajumolekyyleihin (Vogt 2002). Ravut reagoivat sekä pedon että ravintokohteiden läsnäoloon viittaaviin eläinperäisiin aminohappoihin ja disakkarideihin (Willman ym. 1994), joskin ravinnonetsinnässä jonkinlaista hajun ja maun yhdistävää oppimista on tapahduttava, jotta vaste syntyy (Hazlett 1994). Ravut pystyvät tehokkaasti paikantamaan hajujen lähteet virtaavassakin vedessä, jossa vaihteleva hydrodynamiikka ja pohjan laatu vaikuttavat hajusignaalien kulkeutumiseen (Moore & Grills 1999).

Isotooppianalyysien perusteella täplä- ja jokiravuilla on taipumus suosia eläinproteiinia sekä seisovissa (Nyström ym. 1999) että virtaavissa vesissä (Stenroth & Nyström 2003, Olsson ym. 2008). Eläinproteiinien välillä saalistuksen hyvä kiinnisaatavuus, lyhyt käsittelyaika sekä korkea sulavuus ja energiasisältö puoltavat suosimista, kun taas tiettyjen selkärangatonryhmien välttäminen näyttää olevan enemmän yhteydessä pitkään käsittelyaikaan, matalaan kohtaamisen todennäköisyyteen ja pohjasedimenttiin kaivautumista suosivaan käyttäytymiseen (Whitledge & Rabeni 1997). Rapujen merkittävä ravintokohde ovat vesistöjen ranta- ja ulappavyöhykkeillä runsaana esiintyvät selkärangattomat (Ercoli ym. 2014), joista aikuisten rapujen on havaittu kohdistavan positiivista valintaa ainakin surviaissääsken toukkiin (Guan & Wiles 1998, Parkyn ym. 2001, Alcorlo ym. 2004).

Monet kalalajit käyttävät rapujen suosimia matalia vesialueita kutualueinaan, mikä tekee mätimunista ja kalanpoikasista erityisen alttiita rapujen saalistukselle (Werner & Gilliam 1984, Dorn & Wojdak 2004). Rapujen saalistuksella on selitetty kalapopulaatioiden heikkenemistä mätimuniin kohdistuvan saalistuksen lisäksi myös kutupesinä ja -alustoina sekä poikasten kasvualueina toimivien makrofyyttikasvustojen vähenemisen vuoksi (Fitzsimons ym. 2007). Rapujen mätimuniin kohdistamaan



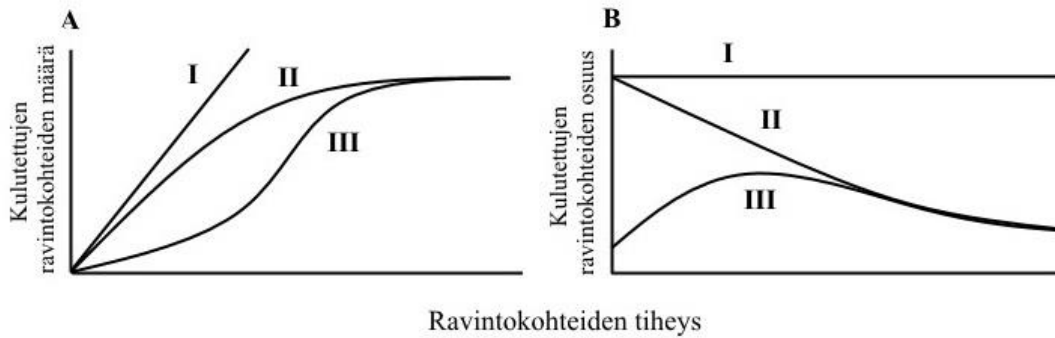
saalistukseen vaikuttavista tekijöistä tärkeimmiksi on esitetty mätimunien esiintymistiheyttä, saalistajan lajia ja yksilömäärää (Fitzsimons ym. 2006), habitaatin monimuotoisuutta (Corkum & Cronin 2004), lajien välistä kilpailua (Miller ym. 1992), pohja-aineksen raekokoa (Savino & Miller 1991) sekä lämpötilaa hedelmöitetyn mädin hautoutumisen aikana (Ellrott ym. 2007).

Syyskutuiset lohikalat kutevat kylmän veden aikaan syksyllä, kun veden lämpötila laskee alle 7 °C:een (Pankhurst & King 2010). Niiden mätimunat ovat hyvin energia- ja lipidipitoinen ravintolähde (Lahti & Muje 1991). Aikuiset täpläräpukoirot pystyvät havaitsemaan lämpötila-alueella 2,4–9,6 °C soraan haudatut, sillin (*Clupea harengus* L.) lihaa sisältävät rasiat, mutta eivät rasioita, jotka sisälsivät lohen (*Salmo salar* L.) mätimunia (Gladman ym. 2012). Edmonds ym. (2011) havaitsivat kuitenkin täpläräpukon tekevän jopa 107 mm syviä kaivauksia pohjasedimenttiin haudattujen lohen (*S. salar*) mätimunien läheisyydessä, vaikka varsinaista mätimunien saalistuksesta johtuvaa kuolleisuutta ei esiintynyt. Osan täpläräpukopopulaatiosta tiedetään liikkuneen paikallisesti niinkin alhaisissa lämpötiloissa kuin 1,8–4,0 °C (Bubb ym. 2002). Onkin todennäköistä, että ravut hyödyntävät kylmässä vedessä hyvin säilyviä hajuyhdisteitä ja jatkavat aktiivista ravinnonkulutusta lämpötiloissa, jotka ovat tyypillisiä virtavesille lohikalajien kudun aikaan (Findlay ym. 2015). Muikulla (*C. albula*) ja siialla (*C. lavaretus*), joilla kannanvaihtelu on voimakasta, täpläräpukon talviaikainen mätimunien saalistus voi mahdollisesti heikentää populaatioiden toipumista matalista populaatiotiheyksistä (Karjalainen ym. 2015). Mätimunien saalistuksen aiheuttama populaation heikentyminen havaittiin myös järvinierillä (*Salvelinus umbla* L.), jolla täpläräpukon mätimuniin kohdistama saalistus oli viisinkertainen paikallisiin kaloihin verrattuna (Setzer ym. 2011).

### 2.3. Saalistuksen voimakkuus ja funktionaalinen vaste

Merkittävin saalistajan ravintokohteen etsintään käyttämään aikaan ja siten predaation voimakkuuteen vaikuttava tekijä on ravintokohteen esiintymistiheys. Termillä funktionaalinen vaste (toiminnallinen vaste, *functional response*) tarkoitetaan ravintoa kuluttavan eliön keskimäärin käyttämän ravinnon määrää suhteessa ravintokohteen tiheyteen. Jos saaliskohteen esiintymistiheyden kasvaessa saalistaja kuluttaa aiempaa useampia saalisyksilöitä, tai kuluttaa niitä saman määrän aiempaa nopeammin, funktionaalinen vaste voidaan määritellä saalistusasteen ( $g$  saalistaja<sup>-1</sup> aikayksikkö<sup>-1</sup>) ja saaliskohteen esiintymistiheyden suhteena (Solomon 1949).

Holling (1959) luokitteli funktionaalista vastetta kuvaavat mallit kolmeen tyyppiin (Kuva 1). Saalistaja, jonka saaliin etsintätapa on täysin satunnainen ja jonka saaliskohteen kulutus säilyy vakiona kaikilla saaliskohteen esiintymistiheyksillä, ilmentää matemaattisesti yksinkertaisinta, lineaarista mallia (tyyppi I). Hyperbelityyppisessä funktionaalissa vasteessa ravintokohteen kulutus tietyssä aikayksikössä pienenee saalistetiheyden kasvaessa kunnes tietty lajityypillinen kylläisyystaso saavutetaan (II, ”selkäranganmalli”). S-tyyppisessä funktionaalissa vasteessa kulutettujen saaliskohteen määrä lähtee kasvamaan vasta suuremmilla saalistetiheyksillä kuin tyyppin II vasteessa, ja tuloksena on sigmoidi malli (III, ”selkäranganmalli”). Sigmoidi malli voi olla seurausta oppimisesta, saaliskohteen vaihdosta tai näiden yhdistelmästä. Funktionaalisen vasteen tyyppissä II saaliskohteen suhteellinen kuolleisuus laskee koko ajan esiintymistiheyden kasvaessa, kun taas tyyppin III funktionaalinen vaste saa aikaan saaliskohteen ensin kasvavan ja suuremmilla saalistetiheyksillä laskevan suhteellisen kuolleisuuden (Murdoch 1969).



Kuva 1. Funktionaalisen vasteen mallit: lineaarinen (I), hyperbelityyppinen (II) ja sigmoidi (III) malli. Kulutettujen saalisokohteiden määrä (A) ja kulutettujen saalisokohteiden osuus tarjolla olevasta ravinnosta (B) saalispopulaation tiheyden funktiona. Muokattu Holling (1959) mukaan.

Saalistajan ravinnonvalinta ja saalistuksen voimakkuus määrittävät energian ja biomassan siirtymistä ravintoverkon trofiatasojen välillä sekä omalta osaltaan kuvaavat saalistaja- ja saalispopulaatioiden esiintymistiheyksien dynamiikkaa (Skalski & Gilliam 2001). Saalistajien ravintokohteisiin kohdistama saalistuspaine on erilainen lajien välillä, jolloin funktionaalilla vasteen avulla on voitu arvioida vieraslajien vaikutuksia alkuperäiseen lajistoon (Haddaway ym. 2012). Kertomalla funktionaalisen vasteen mallista saatu tiettyä saalispopulaation esiintymistiheyttä vastaava ravinnonkulutus petopopulaation tiheydellä ja tietyllä aikakertoimella saadaan kulutettu saalismäärä tietylle ajanjaksolle, kuten saalisokohteen sukupolvien syntymisen väliselle ajalle (Jeschke ym. 2002). Saalispopulaatioon kohdistuva saalistuspaine vaihtelee erityisesti matalilla ravintotiheyksillä funktionaalisen vasteen tyypin ja parametrien arvojen mukaan. Pienillä ravintotiheyksillä tyypin III mallia ilmentävä saalistaja luo pienemmän saalistuspaineen saalispopulaatiolle kuin tyypin II mukainen saalistaja, jonka ravinnonkulutus pienillä saalistetiheyksillä riippuu paljolti funktion kulmakertoimeen vaikuttavan hyökkäysvakion  $a$  arvosta. Jos ravintokohteiden esiintymistiheys habitaatissa vaikuttaa saalistajan ravinnonvalintaan ja näihin lajeihin kohdistamaan kulutukseen, saalistuksella on saalispopulaation kannanvaihtelua tasoittava vaikutus (Oaten & Murdoch 1975), ja se voi muodostaa biologisen vastuksen uusien lajien leviämiseksi sekä niiden runsaalle esiintymiseksi (Twardochleb ym. 2012). Vaikka maksimaalinen ravinnonkulutus lopulta riippuu saalistajan ruoansulatuskanavan koosta ja sen toiminnallisesta kyvystä käsitellä ravintoa, monet perusmetabolialla kontrolloivat tekijät, kuten lämpötila ja saalistajan aktiivisuus, lopulta säättävät hetkellistä ravinnonkulutusta (Fitzsimons ym. 2006). Koska ravinnonkulutusta on usein vaikea mitata luotettavasti luonnossa, funktionaalisen vasteen avulla arvioitua saalistajan ravinnonkulutusta ja energettistä ravinnontarvetta voidaan hyödyntää bioenergeetiikkaan perustuvassa mallinnuksessa.

### 3. AINEISTO JA MENETELMÄT

#### 3.1. Kasvun ja ravinnonkulutuksen arvioiminen

Täplärapujen kasvukoe toteutettiin Jyväskylän yliopiston Bio- ja ympäristötieteiden laitoksella helmi-maaliskuussa 2013. Täplärapuja kasvatettiin 30 vrk:n ajan kolmessa Suomen luonnonoloja vastaavassa lämpötilassa: 10, 16 ja 22 °C:ssa. Koeyksilöitä ( $n = 19$ , tuoremassa  $\bar{x}_t = 46,3$  g, S.D. = 25,0 g) pidettiin ennen kasvukokeen alkua kasviperäisellä ylläpitoruokinnalla läpivirtausaltaassa usean kuukauden ajan. Täpläravut jaettiin massansa perusteella ositetulla satunnaisotannalla kontrolliryhmään ja kolmeen kasvatuslämpötilaan,

ja siirrettiin koetiloihin 39 vrk:ta ennen kasvukokeen alkua. Koetiloissa täplärapuyksilöt sijoitettiin yksittäin erillisiin akvaarioihin ( $V = 20$  l, läpivirtaus keskimäärin  $0,43$  l  $\text{min}^{-1}$ , DO keskimäärin  $8,0$  mg  $\text{l}^{-1}$ ), joissa jokaisessa oli ilmastimeen (Mouse M-106) kytketty ilmastinkivi ja suojapaikkana saviruukku. Näköyhteys akvaariosta toiseen estettiin väliseinillä stressin ja mahdollisen reviiirikilpailun välttämiseksi. Valaistus oli vakioitu päivänpituusrytmiin 12 tuntia valoa ja 12 tuntia pimeää niin, että pimeä aika ajoittui päivään. Eri lämpötilojen akvaariot olivat sijoitettuina kolmeen erilliseen vesitysjärjestelmään, joista  $10$  °C:een systeemi oli kiertovesijärjestelmä ja  $16$  ja  $22$  °C:een systeemit läpivirtausjärjestelmiä. Kiertovesijärjestelmän lämpötilaa säädettiin viilentimen (Titan 1500 D-49143, Aqua Medic) ja läpivirtausjärjestelmien lämpötilaa ylävesisäiliöihin sijoitettujen lämmittimien avulla. Akklimaatio ylläpitoveden lämpötilasta  $15$  °C kohti kokeen lämpötiloja aloitettiin 14 vrk:ta ennen kokeen alkua. Lämpötilaa muutettiin  $1-2$  °C vuorokaudessa, ja koelämpötilat saavutettiin akvaariosta riippuen 4-5 vrk:ta ennen koejakson alkua. Kontrolliryhmään kuuluvilla yksilöillä veden lämpötila säilyi kokeen alkuun asti  $15$  °C:ssa. Akklimointijaksolla surviaissääsken toukkia tarjottiin kasviperäisen ravinnon lisäksi sekä koe- että kontrolliryhmän ravuille.

Ensimmäisenä koepäivänä kontrolliryhmän yksilöiden ( $n = 4$ ,  $\bar{x}_t = 55,1$  g, S.D. =  $26,2$  g) tuoremassat punnittiin ja yksilöt pakastettiin myöhempiä energiamäärytyksiä varten. Näiden kontrolliryhmän yksilöiden oletettiin vastaavan kaikkien yksilöiden kokonaisenergiasisällön lähtötasoa. Ensimmäisenä koepäivänä myös varsinaiseen 30 vrk:ta kestäväan kasvukokeeseen menevät yksilöt ( $n = 15$ ,  $\bar{x}_t = 43,8$  g, S.D. =  $25,1$  g) punnittiin. Kokeen ajan koeyksilöiden kasvua seurattiin välipunnituksilla 7 vrk:n välein. Punnitsemiskäytäntö vakioitiin ravistelemalla yksilöitä hellävaraisesti ja asettamalla ne vettä imevän alustan päälle 30 sekunnin ajaksi ennen tuoremassan mittaamista. Koska täplärapu on hämääntäaktiivinen ruokailija (Guan & Wiles 1998), ruokinta suoritettiin *ad libitum* 2–3 kertaa vuorokauden hämääntäaikana. Ravintokohteina olivat elävät surviaissääsken toukat, sillä ne muodostavat luonnossa suuren osan pohjan biomassasta ja ovat siten täplärapujen merkittävä ravintokohde. Kuolleet ja huonokuntoiset surviaissääsken toukat sekä mahdollisista kuorenvaihdoista tulleet kuorijäänteet poistettiin akvaarioista päivittäin. Kokeen lopetuspäivänä koeyksilöiden tuoremassa punnittiin ja ravut pakastettiin.

### 3.1.1. Kasvukokeen energiasisältöjen määrittäminen

Kasvukokeen päätyttyä pakastimessa säilöttyinä olleita täplärapuja ja kokeenaikaisista kuorenvaihdoista tulleita jäännöksiä kuivattiin kiertoilmakuivaimessa (Memmert D06061, malli 500)  $60$  °C:ssa 48 h. Kuivauksen ja kuivapainon punnitsemisen jälkeen kokonaiset täplärapu- ja kuorinäytteet jauhettiin mahdollisimman tasalaatuisiksi jauheeksi tehosekoittimen ja morttelin avulla. Kuorenosat, jotka jäivät lesemäisiksi, pyrittiin saamaan yhtä hienojakoisiksi kuin kokonaisista ravuista tehdyt näytteet.

Eliöiden lämpöenergian ja -budjetin määrittämiseen voidaan käyttää erilaisia menetelmiä, joista käytännöllisin ja yleisin on pommikalorimetrin käyttö (Paine 1971). Pommikalorimetri koostuu varsinaisesta kalorimetriosasta sekä siihen kytketyistä erillisestä termostaatista ja lämpömittarista. Kalorimetriosassa on ns. ulompi vesihaude, jonka keskellä on tila reaktiosylinterille ja sitä ympäröivälle vesihauteelle. Pommikalorimetrissä poltettavasta materiaalista valmistettu tabletti tai upokkaaseen sijoitettu jauhemainen näyte palaa suljetussa sylinterissä vakio-tilavuudessa lämmittäen vesihaudetta, jolloin näytteen poltosta saatu tulos on lämpömittarista havaittu lämpötilan muutos  $\Delta T$ . Biomassan energiapitoisuus on suorassa yhteydessä aineen lämpöarvoon, joka ilmaisee aineesta vapautuvan lämpöenergian määrän, kun palaminen on täydellistä.

Lämpömittarin mittaama lämpö määrän muutos merkitsee suoraan systeemin kokonaisenergian muutosta  $\Delta U$ , josta näytteelle voidaan edelleen laskea palamislämpö ja energiasisältö (Kuokkanen ym. 2011).

Energiasisältöjen määrittämiseksi hienojakoiset näytteet poltettiin adiabaattisessa pommikalorimetrissä (Janke & Kunkel C400). Energiasisältö määritettiin kolmen rinnakkaisnäytteen keskiarvona. Näytteet sijoitettiin upokkaaseen, ja koostumuksen parantamiseksi keskimäärin 1000 mg painoisiin näytteisiin sekoitettiin 400 mg nestemäistä parafiinia (Uvasol, 7161 Merck). Parafiini paransi näytteen pysyvyyttä upokkaassa sylinterin happitäytön aikana ja esti näytteen ennenaikaisen leimahtamisen sylinterin paineen kasvaessa. Ennen happitäyttöä sylinterin pohjalle pipetoitiin 2 ml ionivaihdettua vettä vesiatmofääriin kyllästämiseksi. Happikaasun annettiin virrata vapaasti sylinterin läpi ennen tyhjennysventtiilin sulkemista ja sylinterin rauhallista täyttöä noin nopeudella 1 atm  $\text{sek}^{-1}$ . Seos sytytettiin elektrodien väliin sijoitetun, 7 cm pitkän rautalangan ja rautalankaan sidotun, 10 cm pitkän puuvillasäikeen avulla. Puuvillalangan päät sijoitettiin upokkaan pohjalla olevaan näyteseokseen, jolloin elektrodien välinen sähkövirta sytytti rautalangan kautta puuvillalangan ja näyteseoksen. Eksotermisen polttoprosessin kalorimetrissä aiheuttama lämpötilan nousu luettiin termostaatin näytöltä. Kaikkien polttoprosessin komponenttien massat punnittiin tarkkuusvaa'alla (Precisa 80A-200M, tarkkuus 0,0001 g).

### 3.1.2. Kasvukoeaineiston käsittely ja tilastollinen analyysi

Kasvukokeessa olleille rapuyksilöille laskettiin alkumassaan suhteutettu kasvu yhtälöllä

$$WG (\%) = (W_1 - W_0) * 100 / W_0,$$

jossa  $W_1$  = yksilön tuoremassa kokeen lopussa (g) ja  $W_0$  = yksilön tuoremassa kokeen alussa (g). Vuorokausittainen kasvu laskettiin käyttäen spesifistä kasvunopeutta

$$SGR (\text{g vrk}^{-1}) = (\ln(W_t) - \ln(W_i)) * 100 / T,$$

jossa  $W_t$  = yksilön tuoremassa ajanhetkellä t (g),  $W_i$  = yksilön alkuperäinen tuoremassa (g) ja T = aika (vrk). Yksilöille laskettiin kuiva- ja tuoremassojen suhde

$$dw/ww = DW_1 / WW_1,$$

jossa  $DW_1$  = yksilön kuivamassa kokeen lopussa (g) ja  $WW_1$  = yksilön tuoremassa kokeen lopussa (g). Koska kokeen aikana kasvatusaltaista poistetut surviaissääsken toukat laskettiin, jokaiselle rapuyksilölle voitiin laskea ravinnonmuuntotehokkuus

$$FE (\text{g ww g}^{-1} \text{ ww}) = (W_1 - W_0) / FI,$$

jossa  $W_1$  = yksilön tuoremassa kokeen lopussa (g),  $W_0$  = yksilön tuoremassa kokeen alussa (g) ja FI = koejaksolla kulutetun ravinnon tuoremassa (g). Yhden surviaissääsken toukan keskimääräisenä tuoremassana käytettiin kokeen aikana määritettyä arvoa 0,042 g. Kuorta vaihtaneille yksilöille kuorenvaihdossa tullut, alkuperäiseen massaan suhteutettu massanlisäys  $W_m$  laskettiin kaavalla

$$W_m = (W_a - W_b) * 100 / W_b,$$

jossa  $W_a$  = yksilön tuoremassa kuorenvaihdon jälkeen (g) ja  $W_b$  = yksilön tuoremassa ennen kuorenvaihtoa (g) (Jussila & Evans 1996).

Sekä täplärapunäytteille että kuorenvaihdossa syntyneille kuorijäännöksille laskettiin pommikalorimetrillä tehtyjen määritysten pohjalta palamislämpöarvot  $\Delta H$  sekä edelleen tuore- ja kuivamassatietojen perusteella kokonaisenergisäällöt  $E_1$ . Kitiinistä ja

erilaisista kalsiumin yhdisteistä koostuva suojakuori ja sen sisältämä energia on ravun kasvuun kohdistamaa energiaa, joten kuorenvaihdosta tulleiden jäännösten energiasisällöt lisättiin ravun omaan energiasisältöön. Palamislämpöarvot laskettiin yhtälöstä

$$\Delta H_N (\text{kJ g}^{-1} \text{ dw}) = 1 / m_N * \{-[m_{RL} * \Delta H_{RL} + m_{PL} * \Delta H_{PL} + m_{PAR} * \Delta H_{PAR}] - \Delta Tc\},$$

jossa  $m_x$  = aineen x massa (g),  $\Delta H_x$  = aineen x palamislämpö ( $\text{kJ g}^{-1}$ ),  $\Delta T$  = lämpötilan muutos palamisreaktion aikana (K),  $c$  = kalorimetrin lämpöarvo ( $\text{kJ K}^{-1}$ ) ja RL = rautalanka, PL = puuvillalanka ja PAR = nestemäinen parafiini. Käytetyt palamislämpöarvot olivat rautalangalle  $-5,9 \text{ kJ g}^{-1}$ , puuvillalangalle  $-17,5 \text{ kJ g}^{-1}$  ja parafiinille  $-45,1 \text{ kJ g}^{-1}$ . Kalorimetrin lämpöarvona käytettiin vakiota  $-8,7734 \text{ kJ K}^{-1}$ . Energiasisällöt saatiin edelleen kaavasta

$$E_1 (\text{kJ g}^{-1} \text{ dw}) = (|\Delta H_x| * DW_1) / DW_1,$$

jossa  $|\Delta H_x|$  = aineen x palamislämpöarvon itseisarvo ( $\text{kJ g}^{-1}$ ) ja  $DW_1$  = yksilön kuivamassa kokeen lopussa (g). Kontrolliryhmän yksilöiden energiasisältömäärittysten (12 näytettä) perusteella koeyksilöille laskettiin niiden kokeen alussa sisältämän energian estimaatti  $\bar{E}_0$ , joka saatiin toisen asteen polynomifunktiosta

$$f(E_0) = 0,0019x^2 - 0,2257x + 22,245,$$

jossa  $x$  = yksilön tuoremassa kokeen alussa (g) ja energiasisällön yksikkö on  $\text{kJ g}^{-1} \text{ dw}$ . Polynomifunktion selitysaste  $R^2 = 0,72$ . Yksilön vesipitoisuuden vaihtelun aiheuttaman virheen pienentämiseksi polynomifunktio sovitettiin kontrolliryhmän yksilöiden kuivamassaan perustuvan energiasisällön perusteella.

Yksilön 30 vrk aikana saavuttama, energiasisällön nousuna havaittava kasvu laskettiin kokeen alun estimoitujen ja sen lopussa mitattujen energiasisältöjen erotuksena, jolloin  $G = E_1 - \bar{E}_0$ . Tarvainen ym. (2008) määrittivät surviaissäskien toukan (Chironomidae) energiasisällöksi  $1,77 \text{ kJ g}^{-1} \text{ ww}$ , jolloin ravinnosta saadun energian C määrä 30 vrk:n koejaksolla saatiin kaavasta

$$C (\text{kJ}) = 1772 * FI / 1000,$$

jossa FI = koejaksolla kulutetun ravinnon tuoremassa (g).

Kokeen toisella viikolla lämpötilasta  $16 \text{ }^\circ\text{C}$  kuoli yksi koeyksilö. Tätä yksilöä ei huomioitu aineiston analysoinnissa. Kasvukokeen tulosten vertailuun lämpötilakäsittelyjen välillä käytettiin pääsääntöisesti parametritonta Kruskal-Wallis testiä ja sen monivertailuihin Conoverin testiä (Conover 1971). Parametristen testien oletusten toteutuessa käytettiin yksisuuntaista varianssianalyysiä (ANOVA) ja tutkittaessa kuiva- ja tuoremassojen suhdetta (dw/ww) kovarianssianalyysiä (ANCOVA), jossa kovariaattina oli yksilön tuoremassa. Aineiston käsittelyyn ja tilastolliseen testaamiseen käytettiin Microsoft Office Excel 2010 ja IBM SPSS Statistics 22 -ohjelmia.

### 3.2. Ravinnonvalintakokeet

Ravinnonvalintakokeet tehtiin Jyväskylän yliopiston Konneveden tutkimusaseman tutkimushallissa täpläravulla huhtikuussa 2013 ja jokiravulla lokakuussa 2013. Ennen tutkimusjaksojen alkua täpläravut ja jokiravut olivat ylläpidossa kasviperäisellä ravinnolla omissa läpivirtausaltaissaan. Ravut siirrettiin 14 vrk:ta ennen kokeiden alkua koetilaan, jossa ne sijoitettiin yksittäin tai pareittain suojapaikkoja sisältäviin 20 l läpivirtausaltaisiin. Järviveden lämpötilaa muutettiin kokeiden lämpötilaan  $6 \text{ }^\circ\text{C}$ :een  $1-2 \text{ }^\circ\text{C}$ :lla vuorokaudessa, ja muutos ajoitettiin niin, että koeyksilöt olivat koelämpötiloissa 5 vrk:ta ennen kokeiden alkua. Valaistus vakioitiin päivänpituusrytmiin 12 tuntia valoa ja 12 tuntia pimeää.

Täplärapujen ( $n = 28$ ,  $\bar{x}_t = 40,3$  g, S.D. = 4,1 g) ja jokirapujen ( $n = 27$ ,  $\bar{x}_t = 37,3$  g, S.D. = 4,1 g) ravinnonvalintaa tutkittiin elävien surviaissääsken toukkien ja muikun hedelmöityttömän mädin välillä. Kokeet tehtiin 9 erillisellä tutkimusareenalla, jotka olivat pohjapinta-alaltaan  $0,41 \text{ m}^2$  läpivirtausaltaita (75 cm x 55 cm). Koeareenan toiseen päähän sijoitettiin rivistö suojapaikkoja. Jokaiselle koeyksilölle tehdyn erillisen kokeen kesto oli 18 h: koeyksilöt laitettiin areenoille akklimoitumaan vuorokauden valoisaan aikaan klo 15, ja ravintokohteet lisättiin areenoille juuri ennen hämäräjakson alkua klo 21. Surviaissääsken toukat ja mätimunat levitettiin pohja-aineksen päälle satunnaisesti, eikä kulutettuja ravintokohteita korvattu kokeen aikana. Koska ravinnonvalintakokeiden koetilanne jäljitteli luonnonoloja siikakalojen kutupaikoilla, kokeet tehtiin raekooltaan 3–8 mm:n pohja-aineksella. Lämpötila vaihteli välillä  $6,5 \pm 0,4$  °C. Rapuyksilö poistettiin 12 h koejakson jälkeen, ja syömättömät ravintokohteet seulottiin pohja-aineksesta  $500 \mu\text{m}$  tiheän havasverkon avulla ja laskettiin. Kokeet toistettiin mahdollisimman samanlaisina kummallekin lajille.

Koeyksilöt saivat syödä vapaasti 12 h ajan niille tarjotuilla vaihtelevilla ravintomäärillä, joissa surviaissääsken toukkien ja mätimunien biomassojen suhde pysyi vakiona (suhde 37:1), mutta ravintokohteiden yhteinen biomassa koeareenalla vaihteli välillä 0,08–9,44 g. Surviaissääsken toukkien ja mätimunien suhteelliset osuudet arvioitiin karkeasti luonnossa havaittujen kudun jälkeisten pohjaeläin- ja mätimunatiheyksien perusteella (mm. Nissinen 1972, Valkeajärvi ym. 2001, Ventelä ym. 2007). Mätimunista valikoitiin kokeeseen normaalisti kehittyneet.

Koeolosuhteista, kuten veden virtauksesta koeareenoiden läpi sekä seulonta- ja laskentatarkkuudesta, johtuvaa surviaissääsken toukkien ja muikun mätimunien katoamista koeareenoilta testattiin ennen ravinnonvalintakokeiden alkua. Esikokeessa ei havaittu surviaissääsken toukkien tai mätimunien vähenemistä, vaan kaikki koeareenoille asetetut ravintokohteet pystyttiin löytämään seulonnalla. Varsinaisissa kokeissa kuluttamatta jääneitä ravintokohteita laskettaessa havaittiin, että pieni osa surviaissääsken toukista oli rapujen kiinni ottamia, mutta vain puoliksi syötyjä. Nämä yksilöt laskettiin kulutetuiksi, koska yleensä syöty osuus yksilöstä oli jäljellä olevaa suurempi. Vahingoittuneita mätimunia ei havaittu.

### 3.2.1. Ravinnonvalinta-aineiston tilastollinen analyysi

Lajien sisällä naaraat ja koiraat käsiteltiin omina ryhminään. Ravinnonvalinta-aineistosta laskettiin kunkin koeyksilön syömien surviaissääsken toukkien ja mätimunien määrät sekä niiden kulutussuhde (kulutettujen surviaissääsken toukkien biomassa (g) / kulutettujen mätimunien biomassa (g)). Täplä- ja jokiravun välistä eroa ravinnonvalinnassa testattiin logistisella regressioanalyysillä, jossa kaksikategorinen selitettävä muuttuja oli yksilön preferenssi surviaissääsken toukkien ja mätimunien välillä. Oletus lineaarisuudesta ainoan jatkuvan selittävän muuttujan, yksilön tuoremassan, ja logit-muunnetun selitettävän muuttujan välillä tarkistettiin. Ravinnonkulutusta mallinnettiin usean muuttujan regressioanalyysillä. Kahden ryhmän väliseen vertailuun käytettiin parametrittomia testejä: riippumattomille otoksille Mann-Whitneyn U-testiä ja riippuville otoksille Wilcoxonin testiä. Aineiston käsittelyyn ja tilastolliseen testaamiseen käytettiin Microsoft Office Excel 2010 ja IBM SPSS Statistics 22 -ohjelmia.

### 3.3. Funktionaalisen vasteen mittaaminen

Ravinnonvalintakokeiden jälkeen veden lämpötilaa muutettiin kohti funktionaalisen vasteen kokeiden lämpötiloja 1–2 °C:lla vuorokaudessa. Funktionaalisen vasteen kokeet tehtiin täpläravulla ( $n = 28$ ,  $\bar{x}_t = 39,7$  g, S.D. = 5,1 g) 6 ja 16 °C:ssa ja jokiravulla ( $n = 27$ ,

$\bar{x}_t = 32,6$  g, S.D. = 7,0 g) 16 °C:ssa. Lämpötilat olivat koejaksoilla 6 °C:een kokeissa  $6,5 \pm 0,4$  °C ja 16 °C:een kokeissa  $15,9 \pm 0,5$  °C. Kokeissa käytetyt yksilöt olivat täpläravulla osittain ja jokiravulla täysin samoja kuin ravinnonvalintakokeissa käytetyt. Koeyksilöille tarjottiin erillisissä kokeissa surviaissääsken toukkia erilaisilla ravintokohdetiheyksillä, joita oli kummallekin sukupuolelle 14 kpl. Koeyksilöt saivat syödä raekooltaan 0–3 mm pohjahiekan päälle satunnaisesti levitettyjä surviaissääsken toukkia vapaasti 12 h ajan. Surviaissääsken toukkien biomassa vaihteli kokeiden alussa välillä 0,20–23,05 g, jolloin suurin tarjottu tiheys oli 1399 yksilöä m<sup>-2</sup>. Kulutettuja ravintokohteita ei korvattu kokeiden aikana. Ravinnonkulutuksen oletettiin olleen jatkuvaa 12 h koejaksoilla.

### 3.3.1. Funktionaalisen vasteen aineiston tilastollinen analyysi

Funktionaalisen vasteen aineistosta laskettiin jokaiselle yksittäiselle kokeelle kulutettujen ravintokohteiden osuus tarjottujen ravintokohteiden määrästä. Aineistoon sopivan funktionaalisen vasteen tyyppin valinta tehtiin sovittamalla pienimmän neliösumman menetelmällä polynomifunktio kulutettujen ravintokohteiden osuuksien aineistoon. Valinta tyyppin II ja III vasteiden välillä tehtiin tutkimalla funktion kulmakertoimen etumerkkiä pienillä ravintokohdetiheyksillä. Siksi vasteen valintaan liittyvän funktion sovitus tehtiin aineistosta, jossa tarjottu ravintokohteiden biomassa oli alle 6 g.

Kummankin lajin naaraille ja koiraille sovitettiin kaksi funktionaalisen vasteen tyyppiä II kuvaavaa mallia. Täpläravulla sovitus tehtiin 6 ja 16 °C:ssa ja jokiravulla 16 °C:ssa. Hollingin (1966) alkuperäinen yhtälö on muotoa

$$N = (aN_0) / (1 + ahN_0),$$

jossa  $N$  = kulutettujen ravintokohteiden määrä,  $a$  = hyökkäysvakio tai hetkellinen onnistuneen etsinnän taso, joka liittyy saaliin kohtaamisen todennäköisyyden saalistetiheyteen,  $N_0$  = tarjottujen ravintokohteiden määrä ja  $h$  = yhden ravintokohteen seuraamiseen, kiinnisaamiseen ja käsittelyyn kuluva aika. Yhtälö ei huomioi saaliskohteiden esiintymistiheyden laskua koejakson aikana.

Rogersin (1972) tyyppin II funktionaalista vastetta kuvaava malli ottaa huomioon saaliskohteiden määrän vähenemisen koejakson aikana. Rogersin yhtälö on Hollingin yhtälön integraali ja muotoa

$$N = N_0(1 - e^{-a(Nh)}),$$

jossa  $N_0$  = tarjottujen saaliskohteiden alkuperäinen määrä ja muut parametrit kuten yllä. Koska kulutettujen ravintokohteiden määrä  $N$  esiintyy yhtälön kummallakin puolella, yhtälö ratkaistaan käyttämällä Lambert  $W$  -funktiota (Bolker 2008). Tällöin

$$N = N_0 - ((W(ahN_0 e^{-a(-hN_0)})) / ah),$$

jossa  $W$  on Lambert  $W$  -funktio ja muut parametrit kuten yllä. Mallit sovitettiin R-tilasto-ohjelman stats- ja frair-paketeilla. Hollingin malli sovitettiin epälineaarilla regressioanalyysillä pienimmän neliösumman menetelmällä (NLS, `nls()`) ja Rogersin malli maximum likelihood -menetelmällä (MLE, `frair_fit()`), mallin sovituksessa vakio  $T=1$ ). Mallien sopivuutta aineistoihin verrattiin Akaiken informaatiokriteerillä (AIC). Aineiston muuhun käsittelyyn ja tilastolliseen testaamiseen käytettiin Microsoft Office Excel 2010 ja IBM SPSS Statistics 22 -ohjelmia.

## 4. TULOKSET

### 4.1. Täpläravun kasvu

Kasvukokeen aikana (30 vrk) kaksi 10 °C:een lämpötilassa kasvanutta yksilöä vaihtoi kuoren. Kuorenvaihtojen absoluuttiset tuoremassanlisäykset olivat 2,2 g ja 6,5 g, alkumassaan suhteutettuina massanmuutoksina 7,2 % ja 10,5 %.

Alkumassaan suhteutettu tuoremassan kasvu (ANOVA:  $F_{2,11} = 1,169$ ,  $p = 0,346$ , logaritlimuunnos) ja spesifinen kasvunopeus (Kruskal-Wallis:  $\chi^2 = 1,003$ ,  $df = 2$ ,  $p = 0,606$ ) eivät eronneet tilastollisesti merkitsevästi eri lämpötiloissa (Taulukko 1). Kasvu oli suurinta 10 °C:ssa kasvaneella yksilöllä, joka vaihtoi kokeen aikana kuoren ja jonka suhteellinen kasvu 30 vrk:n aikana oli 16,5 % (Liite 1). Heikoimmin kasvaneella yksilöllä 22 °C:ssa kasvu jäi negatiiviseksi tuoremassan suhteellisen muutoksen ollessa -1,0 %. Kuivamassa ei eronnut tilastollisesti merkitsevästi käsittelyryhmien välillä (ANOVA:  $F_{3,14} = 0,167$ ,  $p = 0,917$ ). Kuiva- ja tuoremassojen suhteessa ei ollut eroa, kun kovariaattina oli yksilön tuoremassa koejakson alussa (ANCOVA:  $F_{4,18} = 3,082$ ,  $p = 0,055$ ). Ravinnon muuntotehokkuus oli korkeampi lämpötilan 10 °C käsittelyryhmässä (Kruskal-Wallis:  $\chi^2 = 6,806$ ,  $df = 2$ ,  $p = 0,033$ ) kuin 16 °C:een (Conover:  $t = 6,400$ ,  $n = 14$ ,  $p < 0,05$ ) tai 22 °C:een lämpötilassa (Conover:  $t = 5,800$ ,  $n = 14$ ,  $p < 0,05$ ) (Taulukko 1).

Taulukko 1. Yksilöiden lukumäärä kussakin käsittelyssä (n), alkumassaan suhteutettu tuoremassan kasvu (WG), tuoremassan spesifinen kasvunopeus (SGR), kuivamassa (dw), kuivamassan ja tuoremassan suhde (dw/ww) ja ravinnonmuuntotehokkuus (FE) täpläravulla kasvatuslämpötiloissa 10, 16 ja 22 °C 30 vrk koejakson aikana. Arvojen alla suluisissa keskiarvon keskivirhe S.E.

Käsittely	n	WG, % (S.E.)	SGR, g vrk <sup>-1</sup> (S.E.)	dw, g (S.E.)	dw/ww (S.E.)	FE, g g <sup>-1</sup> (S.E.)
kontrolli	4	-	-	12,05 (2,381)	0,23 (0,019)	-
10 °C	5	7,23 (3,093)	0,23 (0,095)	12,91 (3,581)	0,26 (0,019)	0,20 <sup>a</sup> (0,083)
16 °C	4	2,82 (1,364)	0,09 (0,044)	10,27 (2,664)	0,30 (0,009)	0,02 <sup>b</sup> (0,009)
22 °C	5	2,28 (0,977)	0,07 (0,032)	13,15 (3,190)	0,27 (0,011)	0,02 <sup>b</sup> (0,014)

<sup>a,b</sup> Conoverin testi:  $p < 0,05$

Käsittelyryhmien keskimääräiset palamislämpöarvot ( $\Delta H$ ) olivat kontrolliryhmää korkeampia (Taulukko 2). Palamislämpöarvojen perusteella lasketut energiasisällöt ( $E_1$ ) erosivat käsittelyryhmien välillä tilastollisesti merkitsevästi toisistaan (Kruskal-Wallis:  $\chi^2 = 25,775$ ,  $df = 3$ ,  $p < 0,001$ ) (Taulukko 3). Palamislämpöarvoiltaan lämpötilakäsittelyt 10 °C ja 16 °C erosivat sekä kontrolliryhmästä että lämpötilakäsittelystä 22 °C (Kuva 2).

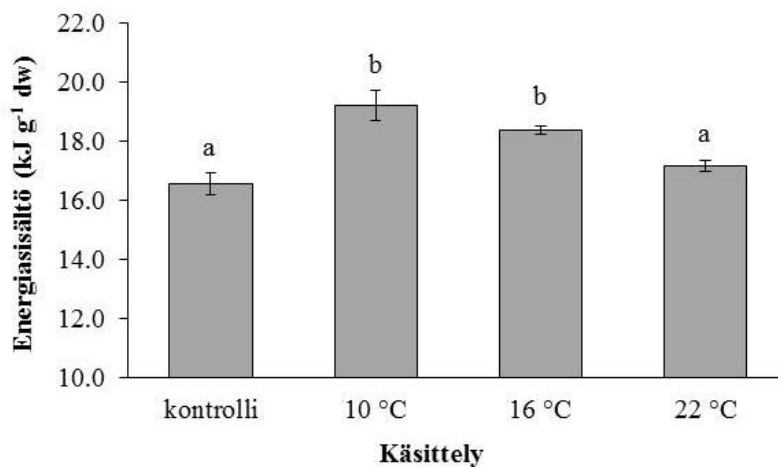


Taulukko 2. Palamislämpöarvot  $\Delta H$  keskiarvon keskivirheineen (S.E.) täpläravulla kasvatuslämpötiloissa 10, 16 ja 22 °C 30 vrk koejakson jälkeen.

Käsittely	n	$\Delta H$ , kJ g <sup>-1</sup> dw	S.E.
kontrolli	4	-16,54	0,653
10 °C	5	-17,99	0,329
16 °C	4	-18,36	0,233
22 °C	5	-17,17	0,288

Taulukko 3. Conoverin testin testisuureet (yllä) ja tilastollinen merkitsevyys (testisuureen alla suluissa) eri käsittelyryhmien energiasisältöjen  $E_1$  välillä täpläravulla kasvatuslämpötiloissa 10, 16 ja 22 °C 30 vrk koejakson jälkeen. n = 54 kaikille vertailupareille.

Käsittely	kontrolli	10°C	16°C
10 °C	24,533 (< 0,001)		
16 °C	24,500 (< 0,001)	0,033 (> 0,05)	
22 °C	5,667 (> 0,05)	18,867 (< 0,001)	18,833 (< 0,001)



Kuva 2. Energiasisällöt ( $E_1$ ) keskiarvon keskivirheineen (S.E.) täpläravulla kontrolliryhmässä sekä kasvatuslämpötiloissa 10, 16 ja 22 °C 30 vrk koejakson jälkeen. Ryhmät a ja b eroavat toisistaan tilastollisesti merkitsevästi.

Kontrolliryhmän perusteella koeyksilöille arvioidut koejakson alun energiasisällöt  $\bar{E}_0$  eivät eronneet koeryhmien välillä (Kruskal-Wallis:  $\chi^2 = 0,568$ ,  $df = 2$ ,  $p = 0,753$ ) (Liite 2). Koejaksolla energiasisällön kasvu  $G$  oli suurempaa lämpötilakäsittelyryhmässä 10 °C kuin lämpötiloissa 16 ja 22 °C (Taulukko 4). Koska ravinnonkulutus oli korkeinta käsittelyryhmän 16 °C yksilöillä, myös ravinnosta saadun energian määrä  $R$  oli korkeampi lämpötilassa 16 °C kuin lämpötiloissa 10 ja 22 °C kasvaneilla yksilöillä. Ravinnosta saadun energian määrä ei kuitenkaan eronnut tilastollisesti merkitsevästi käsittelyryhmien

välillä, kun energiansaanti suhteutettiin yksilön kuivamassaan (Kruskal-Wallis:  $\chi^2 = 3,746$ ,  $df = 2$ ,  $p = 0,154$ ).

Taulukko 4. Yksilöiden lukumäärä kussakin käsittelyssä (n), arvioitu energiasäiltö koejakson alussa ( $\bar{E}_0$ ,  $\text{kJ g}^{-1} \text{dw}$ ), mitattu energiasäiltö koejakson lopussa ( $E_1$ ,  $\text{kJ g}^{-1} \text{dw}$ ), koejakson aikainen kasvu (G,  $\text{kJ g}^{-1} \text{dw 30 vrk}^{-1}$ ), ravinnosta saatu kokonaisenergia ( $C_{\text{kok}}$ ,  $\text{kJ 30 vrk}^{-1}$ ) sekä ravinnosta saatu kokonaisenergia yksilöiden kuivamassaan suhteutettuna ( $C_{\text{dw}}$ ,  $\text{kJ g}^{-1} \text{dw 30 vrk}^{-1}$ ) täpläravulla kasvatuslämpötiloissa 10, 16 ja 22 °C. Arvojen alla suluisissa keskiarvon keskivirhe S.E.

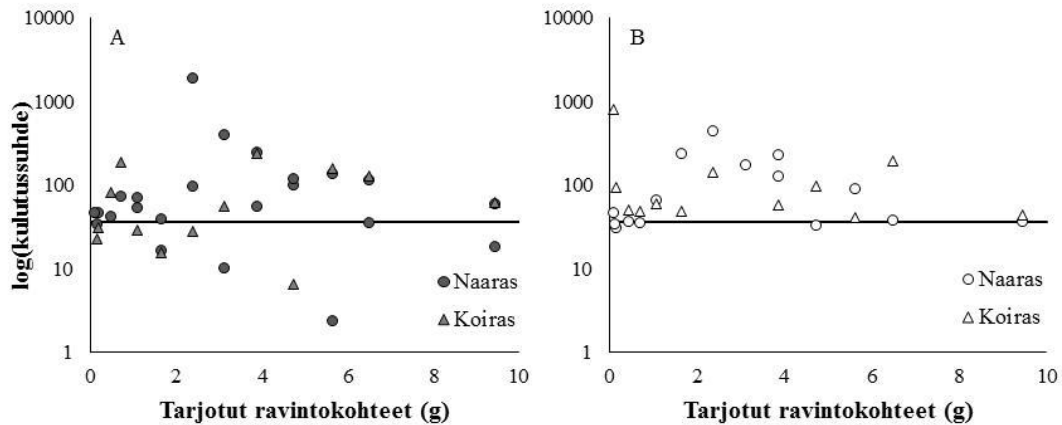
Käsittely	n	$\bar{E}_0$ (S.E.)	G (S.E.)	$C_{\text{kok}}$ (S.E.)	$C_{\text{dw}}$ (S.E.)
10 °C	5	17,043 (0,578)	2,157 (1,355)	36,839 (11,090)	3,404 (1,109)
16 °C	4	17,296 (0,694)	1,067 (0,471)	64,803 (8,338)	7,234 (1,511)
22 °C	5	17,054 (0,617)	0,111 (0,416)	86,532 (28,123)	6,870 (1,518)

#### 4.2. Täpläravun ja jokiravun ravinnonvalinta

Suurella osalla jokirapunaaraista oli koejaksolla mätimunia, mutta koska mätimunien kantamisella ei ollut vaikutusta naaraiden kuluttaman ravinnon kokonaismäärään (Mann-Whitney:  $U = 85,5$ ,  $n = 27$ ,  $p = 0,826$ ) tai kulutussuhteella mitattuun ravinnonvalintaan (Mann-Whitney:  $U = 68,0$ ,  $n = 27$ ,  $p = 0,283$ ), kaikki jokirapunaaraat käsiteltiin yhtenä ryhmänä.

Surviaissääsken toukkia ja mätimunia tarjottiin ravuille biomassasuhteessa 37:1, jolloin rapujen ravintokohteiden kulutus tästä poikkeavassa suhteessa viittaa aktiiviseen ravintokohteiden valintaan. Sekä täplärapu (Wilcoxon:  $Z = -3,433$ ,  $n = 39$ ,  $p < 0,001$ ) että jokirapu (Wilcoxon:  $Z = -3,977$ ,  $n = 27$ ,  $p < 0,001$ ) valikoivat kahdesta ravintokohteesta surviaissääsken toukkia, eivätkä kulutussuhteen arvot eronneet täpläravun ja jokiravun välillä tilastollisesti merkitsevästi (Mann-Whitney:  $U = 495,0$ ,  $n = 66$ ,  $p = 0,681$ ). Pienillä ravintotiheyksillä jokiravut kuluttivat lähes kaikki tarjolla olevat ravintokohteet, jolloin kulutussuhde noudatti tarkasti tarjottujen ravintokohteiden suhdetta. Täpläravulla yksilöiden välinen vaihtelu oli jokirapua suurempaa, osan täplärapuyksilöistä (26 %) valikoidessa surviaissääsken toukkien sijaan mätimunia (Kuva 3).

Yksilön laji, sukupuoli, tuoremassa ja tarjottu ruokintataso eivät selittäneet täpläravun ja jokiravun ravinnonvalintaa surviaissääsken toukkien ja mätimunien välillä (logistinen regressio,  $\chi^2 = 11,868$ ,  $df = 10$ ,  $p = 0,294$ , Nagelkerke  $R^2 = 0,289$ ). Muuttujista yksilön laji oli regressiomallissa tilastollisesti merkitsevä, mutta koeyksilön sukupuoli, tuoremassa ja tarjottu ruokintataso eivät (Taulukko 4).



Kuva 3. Erilaisilla tarjottujen ravintokohteiden määrillä havaitut kulutussuhteet täplärapulla (A) ja jokiravulla (B) lämpötilassa 6 °C. Kulutussuhde on saatu jakamalla kulutettujen surviaissääsken toukkien tuoremassa kulutettujen mätimunien tuoremassalla (logaritmiasteikko). Ravintokohteita on tarjottu vaakaviivan mukaisessa suhteessa 37:1.

Taulukko 4. Ravinnonvalinta-aineistoon sovitetun logistisen regressiomallin ( $n = 66$ ,  $\chi^2 = 11,868$ ,  $df = 10$ ,  $p = 0,294$ ) termien testisuureet (Wald), vapausasteet (df) ja tilastollinen merkitsevyys (p). Mallin Nagelkerke  $R^2 = 0,289$ .

Termi	Wald	df	p
Laji	5,054	1	0,025
Sukupuoli	0,293	1	0,588
Tuoremassa	2,756	1	0,097
Tarjottu ruokintataso	5,572	7	0,590

Regressioanalyysissä surviaissääsken toukkien ja mätimunien kokonaiskulutukseen vaikuttivat yksilön laji ja tuoremassa sekä tarjottu ruokintataso (usean selittäjän regressio,  $F = 19,271$ ,  $df = 4$ ,  $p < 0,001$ ,  $R^2 = 0,558$ ). Jokiravun kokonaiskulutus oli täplärapua korkeampi, minkä lisäksi yksilön tuoremassan ja tarjotun ruokintatason kasvu nosti ravinnonkulutusta (Taulukko 5). Sukupuoli ei vaikuttanut ravinnonkulutukseen. Jokiravun yksilökohtainen kokonaiskulutus tuoremassana mitattuna oli täplärapua korkeampi (Mann-Whitney:  $U = 355,0$ ,  $n = 66$ ,  $p = 0,025$ ). Lajien välillä ei ollut tilastollisesti merkitsevää eroa kulutettujen mätimunien määrässä (Mann-Whitney:  $U = 406,5$ ,  $n = 66$ ,  $p = 0,117$ ), mutta jokirapu kulutti surviaissääsken toukkia täplärapua enemmän (Mann-Whitney:  $U = 310,5$ ,  $N = 66$ ,  $p = 0,004$ ).

Taulukko 5. Kokonaisravinnonkulutusta selittävän regressiomallin ( $F = 19,271$ ,  $p < 0,001$ ) termien testisuureet (t) ja tilastollinen merkitsevyys (p). Mallin  $R^2 = 0,558$ .

Termi	t	df	p
Laji	-3,873	1	< 0,001
Sukupuoli	0,440	1	0,661
Tuoremassa	2,032	1	0,047
Tarjottu ruokintataso	7,807	1	< 0,001

Sovittujen regressiomallien perusteella yksilön tuoremassa, sukupuoli tai tarjottu ruokintatase eivät selittäneet täplärapujen (logistinen regressio,  $\chi^2 = 7,393$ ,  $df = 9$ ,  $p = 0,596$ ) ja jokirapujen ravinnonvalintaa (logistinen regressio,  $\chi^2 = 13,404$ ,  $df = 9$ ,  $p = 0,145$ ).

### 4.3. Täplärapun ja jokirapun funktionaalinen vaste

Ravintokohteina olleiden surviaissääsken toukkien tiheyden funktiona olevien kulutettujen toukkien ravintokohdeosuuksien aineistoon sovitettujen polynomifunktioiden kulmakertoimet olivat pienillä ravintokohdetiheyksillä negatiivisia täplärapulla sekä 6 °C:ssa että 16 °C:ssa, ja jokiravulla 16 °C:ssa (Taulukko 6), joten kumpikin laji ilmentää funktionaalisen vasteen tyyppiä II.

Hollingin mallin sovitteiden parametrin  $a$  arvot vaihtelivat välillä 0,566–2,578 ja parametrin  $h$  arvot välillä 0,011–0,026 (Taulukko 7). Malleissa parametrin  $a$  tilastollinen merkitsevyys vaihteli (NLS,  $t \geq 1,525$ ,  $p \leq 0,155$  kaikille sovitteille), mutta parametri  $h$  oli aina tilastollisesti merkitsevä (NLS,  $t \geq 3,598$ ,  $p \leq 0,001$ ).

Taulukko 6. Syötyjen surviaissääsken toukkien suhteellisten osuuksien aineistoon sovitettujen polynomifunktioiden selityskertoimet ( $R^2$ ) täplärapulla 6 ja 16 °C:ssa ja jokiravulla 16 °C:ssa. Funktiot sovitettiin vain aineistoon, jossa tarjottujen ravintokohteiden biomassa oli < 6 g.

Laji	Lämpötila (°C)	Funktio	$R^2$
Täplärapu	6	$y = -0,0121x^2 - 0,0171x + 0,9835$	0,694
	16	$y = 0,0201x^2 - 0,2832x + 1,04$	0,728
Jokirapu	16	$y = 0,004x^2 - 0,1509x + 1,0716$	0,631

Taulukko 7. Hollingin tyyppin II funktionaalisen vasteen sovitteiden parametrin  $a$  ja  $h$  arvot keskivirheineen (S.E.) täplärapulla 6 ja 16 °C:ssa ja jokiravulla 16 °C:ssa kummallekin sukupuolelle yhdessä sekä erikseen.

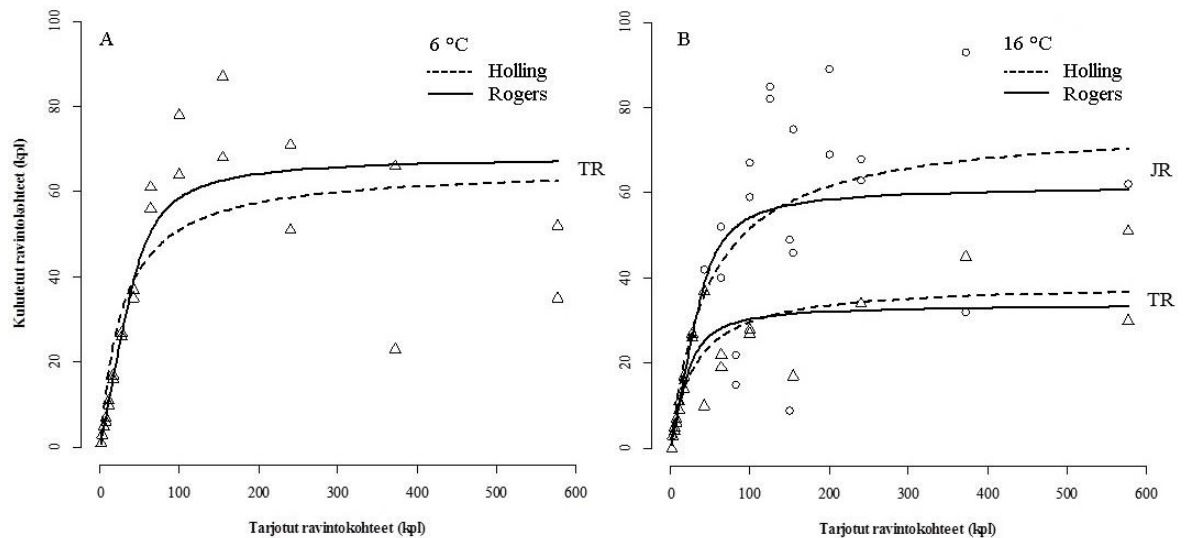
Laji	Lämpötila (°C)	Sukupuoli	n	$a$	S.E.	$h$	S.E.
Täplärapu	6	molemmat	28	2,295	0,725	0,015	0,002
	6	naaras	14	2,578	1,649	0,017	0,003
	6	koiras	14	2,013	0,481	0,013	0,001
Täplärapu	16	molemmat	26	1,285	0,347	0,026	0,003
	16	naaras	13	0,566	0,207	0,020	0,004
	16	koiras	13	1,853	0,577	0,026	0,003
Jokirapu	16	molemmat	25	1,601	0,745	0,013	0,002
	16	naaras	12	2,296	1,505	0,016	0,003
	16	koiras	13	1,224	0,764	0,011	0,003

Rogersin mallin sovitteiden parametrin  $a$  arvot vaihtelivat välillä 2,539–26,149 ja parametrin  $h$  arvot välillä 0,013–0,034 (Taulukko 8). Malleissa molemmat parametrit  $a$  (MLE,  $z \geq 3,711$ ,  $p < 0,001$ ) ja  $h$  (MLE,  $z \geq 10,100$ ,  $p < 0,001$ ) olivat aina tilastollisesti merkitseviä.

Taulukko 8. Rogersin tyyppin II funktionaalisen vasteen sovitteiden parametrien  $a$  ja  $h$  arvot keskivirheineen (S.E.) täpläravulla 6 ja 16 °C:ssa ja jokiravulla 16 °C:ssa kummallekin sukupuolelle yhdessä sekä erikseen.

Laji	Lämpötila (°C)	Sukupuoli	n	$a$	S.E.	$h$	S.E.
Täplärapu	6	molemmat	28	5,989	0,629	0,015	0,001
		naaras	14	6,160	0,915	0,016	0,001
		koiras	14	5,838	0,885	0,014	0,001
Täplärapu	16	molemmat	26	3,564	0,527	0,030	0,002
		naaras	13	2,870	0,715	0,034	0,003
		koiras	13	4,749	0,904	0,027	0,002
Jokirapu	16	molemmat	25	6,336	1,707	0,016	0,001
		naaras	12	26,149	< 0,001	0,019	0,001
		koiras	13	2,539	0,525	0,013	0,001

Täpläravun ravinnonkulutus oli korkeammalla tasolla 6 °C:ssa kuin 16 °C:ssa (Kuva 4). Jokiravun ravinnonkulutus oli lähes kaksinkertaisesti täplärapua suurempaa 16 °C:ssa mallien vakiintuessa suuremmilla ravintokohdetyksillä tietyllä saturaatiotasolle. Täpläravulla 6 °C:ssa Rogersin malli sopi Hollingin mallia paremmin ravinnonkulutusaineistoon, kun taas sekä täpläravulla että jokiravulla 16 °C:ssa Hollingin malli tuotti matalamman AIC-arvon (Taulukko 9).



Kuva 4. Täpläravun ( $\Delta$ ) ja jokiravun (O) ravinnonkulutushavainnot sekä Hollingin ja Rogersin tyyppin II funktionaalisen vasteen mallit täpläravulla (TR) ja jokiravulla (JR) lämpötiloissa 6 °C (A) ja 16 °C (B).

Taulukko 9. Hollingin ja Rogersin tyypin II funktionaalisen vasteen mallien vapausasteet (df) ja Akaiken informaatiokriteerin arvot (AIC) täpläravulla 6 ja 16 °C:ssa ja jokiravulla 16 °C:ssa.

Laji	Lämpötila (°C)	Vasteen malli	df	AIC
Täplärapu	6	Holling	3	233,0
	6	Rogers	2	221,6
Täplärapu	16	Holling	3	173,2
	16	Rogers	2	188,1
Jokirapu	16	Holling	3	233,4
	16	Rogers	2	459,9

## 5. TULOSTEN TARKASTELU

### 5.1. Täpläravun kasvu

Täplärapujen kasvukokeessa yksilöiden kasvua ei voitu havaita tuoremassan mittauksen perusteella. Jos kahta kuorta vaihtanutta yksilöä ei huomioida, koeyksilöiden tuoremassa oli kasvanut keskimäärin 0,7 g 30 vrk:n aikana. Tämä on hyvin lähellä tulosta 0,8 g, jonka Keskinen (1992) määrittä jokiravulle 30 vrk:n koejaksolla hyvin samantyyppisessä kokeessa. Pienen tuoremassan muutoksen takia käsittelyryhmien välillä ei voitu havaita tilastollisesti merkitsevää eroa massanmuutoksen tai spesifisen kasvunopeuden kohdalla.

Tuoremassan lisääntyminen voi kuitenkin olla suhteellisesti suurta, jos tutkittavalle ajanjaksolle osuu kuorenvaihto. Kuorenvaihtosykliin liittyvä yksilön vesipitoisuuden vaihtelu aiheuttaa tuoremassan nopean kasvun kuorenvaihdon yhteydessä, kun rapuyksilö absorboi runsaasti vettä juuri ennen kuorenvaihtoa (Wheatly & Ayers 1995). Rapujen porrasmaisen kasvutavan mukaisesti kahdella kuorta vaihtaneella yksilöllä tuoremassan kasvu 30 vrk:n aikana oli paljon muita koeyksilöitä suurempaa. Reynolds (2002) ilmoittaa keskimääräisiksi kuorenvaihdossa havaituiksi massanlisäyksen arvoiksi 5–10 % yksilön alkumassasta, joten koeyksilöiden massanlisäykset 7,2 % ja 10,5 % ovat tyyppillisellä tasolla. Kuorta vaihtaneet yksilöt olivat 10 °C:een lämpötiläkäsittelyryhmästä, mikä selittää kyseisen käsittelyn suuren alkumassaan suhteutetun kasvun ja spesifisen kasvunopeuden arvot, mutta näkyy samalla suurena ryhmän sisäisenä hajontana. Ravuilla tuoremassan mittaus sisältää aina epätarkkuutta, sillä vaikka mittauksessa noudatettaisiin vakioitua käytäntöä, ravun yhteen sulautumattomien kuorensien väliin jää helposti virhettä aiheuttavaa vettä.

Täpläravun poikasilla kasvukokeita on tehty runsaasti kontrolloiduissa olosuhteissa lähinnä kasvatustarkoituksiin liittyen (mm. Sáez-Royuela ym. 1995). Sukukypsyyden saavuttaneilla yksilöillä kasvutietoja on lähinnä erilaisista luonnonaltaista, joissa kasvua on mitattu yksilöiden pituuteen perustuen (mm. Abrahamsson 1971, Kirjavainen & Westman 1994, Westman & Savolainen 2002). Nuorilla täpläravuilla spesifisen kasvunopeuden arvoiksi on raportoitu 1,5 g vrk<sup>-1</sup> (Westman & Nylund 1985), tiheydessä 50 kpl m<sup>-2</sup> 0,5–0,9 g vrk<sup>-1</sup> (Celada ym. 1993 ref Evans & Jussila 1997) ja kuuden kuukauden kasvatusjakson jälkeen 0,74 g vrk<sup>-1</sup> (Ulikowski ym. 2006). Tässä tutkimuksessa aikuisilla yksilöillä havaitut käsittelyryhmien keskimääräiset spesifisen kasvunopeuden arvot 0,23, 0,09 ja 0,07 g vrk<sup>-1</sup> lämpötiloissa 10, 16 ja 22 °C olivat oletetusti näihin verrattuina matalia. Todennäköisimpiä kasvua hidastavia tekijöitä voivat koeoloissa olla stressi, epäoptimaalinen ravinto sekä intensiiviset kasvatusolot ja sosiaalisen kanssakäymisen puute (Sáez-Royuela ym. 1995). Tässä tutkimuksessa parhaiten kasvaneiden, kuorta

vaihtaneiden yksilöiden spesifiset kasvunopeudet 0,40 ja 0,51 g vrk<sup>-1</sup> viittaavat siihen, että yltäminen aiempien tutkimusten spesifisen kasvunopeuden arvoihin vaatii kuoren vaihtamista tutkittavalla koejaksolla. Evans & Jussila (1997) huomauttavat, että mitattaessa kasvua tuoremassan tai muun vastaavan asteikon perusteella alle kahden kuukauden kasvukokeet eivät käytännössä anna luotettavaa arviota ravun kasvusta edellä jo mainitusta ravuille tyyppillisestä kasvutavasta johtuen. Tämä pätee varsinkin nuorilla yksilöillä, joilla kasvutapaan liittyy suurta vaihtelua.

Tutkimusjaksolla kuorta vaihtaneiden yksilöiden vesipitoisuuden nousu oli havaittavissa vielä kokeen lopussa, jolloin näiden yksilöiden kuivamassaosuudet (0,20 ja 0,24) olivat hieman koeyksilöiden keskiarvoa (0,28) pienemmät. Lajilla *Procamburus clarkii* (Girard) yksilöiden kuivamassaosuus oli ennen kuorenvaihtoa keskimäärin 27 %, mutta kuorenvaihdon aikainen voimakas veden absorbointi ja mineraalien häviö laskivat kuivamassaosuuden 14 %:iin (Wheatly & Ayers 1995). Lajin *Orconectes propinquus* (Girard) aikuisilla yksilöillä kuivamassaosuuksien keskiarvo oli 0,31 eikä yksilön koolla ollut tähän vaikutusta selkäkilven pituuden ylittäessä 20 mm (Stein & Murphy 1976). Epäorgaanisen aineksen määrä sen sijaan kasvoi lineaarisesti ravun koon kasvaessa, joten tässä tutkimuksessa mahdollinen tuoremassan vaikutus yksilön kuivamassaprosenttiin huomioitiin kovarianssianalyysillä ryhmiä vertailtaessa. Kuivamassaprosenteissa ei kuitenkaan ollut eroa ryhmien välillä. Pienet erot suhdeluvuissa yksilöiden kuivamassan ja tuoremassan välillä saattavat osittain johtua pienestä vaihtelusta koeyksilöiden koossa sekä yksilöiden pitkäaikaisesta olostyypistä yhtenevissä ylläpito-olosuhteissa.

Vaikka täpläravuilla kasvu ei kokeessa näkynyt tuoremassan lisäyksenä, kasvu voitiin havaita yksilöiden energiasisällön muutoksena, kun energiasisällön lähtötaso arvioitiin kontrolliryhmän yksilöiden perusteella. Koeyksilöiden kasvatusjaksoa edeltäviä energiasisältöjä arvioitaessa oletettiin, että energiasisältö riippuu yksilön tuoremassasta ja että kontrolliryhmän yksilöt ovat edustava otos koeravuista. Kasviperäisellä ylläpitoruokinnalla olleiden kontrolliryhmän yksilöiden energiasisältö oli alhaisempi kuin kasvukoejakson jälkeen mitatuilla koeravuilla. Kasvukokeessa surviaissääsken toukista koostunut ravinto nosti yksilöiden kokonaisenergisäilyä. Todellista rapujen yksilökohtaista energiasisällön muutosta ei kuitenkaan kyetty mittaamaan ja tulokset energiasisällön kasvusta jäivät suuntaa-antaviksi, koska kontrolliryhmän yksilöiden energiasisällön vaihtelu oli suurta ja rapujen massa perustuva energiasisällön lähtötason arviointi sisälsi epävarmuutta.

Kalorimetria tuottaa yleisesti luotettavia tuloksia, kun poltetusta materiaalista jäävän palamattoman aineksen eli tuhkan määrä on pieni. Korkeissa lämpötiloissa erilaiset endotermiset reaktiot saattavat kuitenkin aiheuttaa virhettä eliöillä, joilla palamattoman aineksen osuus poltettavasta biomassasta on merkittävä (Paine 1971). Ravuilla suuri osa yksilön biomassasta koostuu hiili- ja mineraalipitoisesta kuoresta, jonka runsain epäorgaaninen komponentti on kalsiumkarbonaatti CaCO<sub>3</sub>. Houp (1981) määrittäjä lajilla *Orconectes rusticus* (Girard) mm. kalsiumkarbonaatin hajoamisesta johtuvan massassa havaittavan häviön olevan noin 3 % samoissa lämpötiloissa, joissa rapunäytteitä poltettiin. Tällöin korjattu keskimääräinen energiasisältö koko ravulle oli keskimäärin 4,63 kcal g<sup>-1</sup> dw (19,39 kJ g<sup>-1</sup> dw). Tulos on hieman korkeampi kuin tässä tutkimuksessa saatu kaikkien yksilöiden keskimääräinen energiasisältö 17,52 kJ g<sup>-1</sup> dw. Ero tuloksissa selittyy luultavasti enemmän lajien välisillä eroilla ja yksilöiden ravinnonkulutushistorialla kuin häviökorjatuilla tutkimustuloksilla. Toisaalta Stein & Murphy (1976) päätyivät käyttämään epäorgaanisen materiaalin estimaatille korjauskerrointa 1,5 poltettuaan lajin *O. propinquus* näytteitä 650 °C:ssa ja havaittuaan epäorgaanisen materiaalin häviön olleen keskimäärin 34 %.

Keskinen (1992) käytti koeyksilön kokonaishiilipitoisuuteen perustuvaa menetelmää ja määrittäi 30 vrk:n kokeessa viidessä lämpötilassa kasvaneiden, kalaravintoa syöneiden jokirapujen energiapitoisuudeksi keskimäärin  $15,1 \text{ kJ g}^{-1} \text{ dw}$  ja tämän ryhmän energiasisällön nousuna tulkituksi kasvuksi  $0,3 \text{ kJ g}^{-1} \text{ dw}$ . Lämpötila-alueella  $8\text{--}26 \text{ }^\circ\text{C}$  suurin muutos jokirapujen energiapitoisuudessa,  $1,0 \text{ kJ g}^{-1} \text{ dw}$ , ilmeni  $13 \text{ }^\circ\text{C}$ :ssa. Tässä tutkimuksessa mitattu keskimääräinen täpläravun energiasisällön kasvu yhtä pitkässä kokeessa oli  $1,1 \text{ kJ g}^{-1} \text{ dw}$  energiasisällön kasvun ollessa suurinta  $10 \text{ }^\circ\text{C}$ :ssa. Täpläravun jokirapua suurempi energiasisällön kasvu vastaa Keskinen (1992) havaintoja, sillä täpläravun kasvu ja kasvun optimilämpötila ovat jokiravun kasvua ja optimilämpötilaa korkeampia (Abrahamsson 1971, Kirjavainen & Westman 1994, Nyström 2002).

Tämän tutkimuksen matalin lämpötilakäsittely oli lähellä matalimpia lämpötiloja, joita täpläravun alkuperäisillä elinalueilla esiintyy (Smith 1973), ja korkein hyvin lähellä lämpötilaa  $22,8 \text{ }^\circ\text{C}$ , joka on määritetty täpläravulle parhaaksi kasvulämpötilaksi (Nyström 2002). Becker ym. (1975) määrittivät korkeamman letaalin lämpötila-alueen alkavan täpläravulla vasta välillä  $28,5\text{--}31,5 \text{ }^\circ\text{C}$ , kun täpläravut oli ennen koetta akklimoitu lämpötiloihin, jotka vaihtelivat välillä  $5\text{--}30 \text{ }^\circ\text{C}$ . Hieman odottamattomasti kasvu oli kuitenkin energiasisältöjen perusteella suurempaa  $10 \text{ }^\circ\text{C}$ :ssa kuin  $16 \text{ }^\circ\text{C}$ :ssa tai  $22 \text{ }^\circ\text{C}$ :ssa. Tämä johtuu osittain kahdesta kuorta vaihtaneesta yksilöstä, joilla energiasisällön kasvu oli muihin koeyksilöihin verrattuna suurta. Kuorenvaihto on energeettisesti kallis prosessi, jonka aikana rapujen ravinnonhankinta estyy ja johon ravut valmistautuvat varastoimalla energiaa (Wheatly & Ayers 1995). Kuorta vaihtaneille yksilöille kontrolliryhmän perusteella arvioitu kokeen alun energiasisältö saattaa olla liian matala. Tästä syystä kasvun suuruus näillä yksilöillä saattaa olla yliestimoitu ja osaltaan selittää odottamattoman suurta kasvua  $10 \text{ }^\circ\text{C}$ :ssa.

Surviaissääsken toukkien massassa mitattuna täpläravun ravinnonkulutus kasvoi lämpötilan noustessa. Yksilön kuivamassaan suhteutettuna ravinnonkulutus oli kuitenkin suurinta  $16 \text{ }^\circ\text{C}$ :ssa, mikä johtuu osittain suuresta yksilöiden välisestä ravinnonkulutuksen vaihtelusta  $22 \text{ }^\circ\text{C}$ :ssa. Ravinnonkulutuksen kasvu lämpötilan noustessa on vaihtolämpöisillä eliöillä hyvin tunnettu ilmiö, jonka esim. Croll & Watts (2004) havaitsivat lajeilla *Procambarus zonangulus* (Hobbs & Hobbs) ja *P. clarkii* lämpötila-alueella  $8\text{--}32 \text{ }^\circ\text{C}$ . Vaikka rapuilla yksilöiden aktiivisuus ja ruokailuhalukkuus yleensä vähenee juuri ennen kuorenvaihtoa (Bubb ym. 2002), ilmiötä ei havaittu koejakson aikana kuorta vaihtaneilla yksilöillä. Luonnossa rapujen aktiivisuuden lasku kestää saalistuksen ja kannibalismien välttämiseksi lähes kahden viikon ajan (Westman & Nylund 1985), mutta tässä laboratoriokokeessa, jossa myös surviaissääsken toukkien kiinnisaanti oli helppoa, ravut ovat saattaneet aktivoitua syömään nopeammin.

Ravinnonmuuntotehokkuus oli korkeampi  $10 \text{ }^\circ\text{C}$ :ssa kuin lämpötilassa  $16 \text{ }^\circ\text{C}$  tai  $22 \text{ }^\circ\text{C}$ . Tämä selittyy jälleen osittain kuorta vaihtaneiden yksilöiden voimakkaalla veden absorboinnilla. Koejakson alun kuivamassatiedon puuttuessa tuoremassalla lasketun ravinnonmuuntotehokkuuden keskiarvo oli korkein  $10 \text{ }^\circ\text{C}$ :ssa, kun taas lämpötiloissa  $16 \text{ }^\circ\text{C}$  ja  $22 \text{ }^\circ\text{C}$  muuntotehokkuus oli yhtä suurta. Myöskään Guan & Wiles (1998) eivät havainneet täpläravun ravinnonmuuntotehokkuuden korreloivan merkitsevästi veden lämpötilan kanssa lämpötila-alueella  $4\text{--}18 \text{ }^\circ\text{C}$ , vaan olevan enemmän riippuvainen täpläravun koosta. Nuorilla täpläravuilla yksilöiden välinen ravinnonmuuntotehokkuuden ja syödyn ravinnon määrän vaihtelu voi kuitenkin olla suurta, osan yksilöistä kasvaessa hyvin keskimääräistä pienemmällä ravinnonkulutuksella (Ahvenharju & Ruohonen 2006). Lajeilla *P. zonangulus* ja *P. clarkii* proteiinien absorptiotehokkuus sen sijaan laski lämpötilan noustessa lämpötila-alueella  $8\text{--}32 \text{ }^\circ\text{C}$  (Croll & Watts 2004). Koska surviaissääsken toukat ovat proteiinipitoinen ravintolähde, käsittelylämpötilassa  $22 \text{ }^\circ\text{C}$



proteiinipitoisten surviaissääsken toukkien kulutus ja niiden assimiloinnin vaatima matalampia lämpötiloja korkeampi energiamäärä ovat saattaneet lisätä yksilöille tulleita energeettisiä kuluja.

Lämpötilassa 10 °C havaittu vähäinen ravinnonkulutus, mutta muita lämpötiloja suurempi kasvu, on luultavasti yksilön aiemman ravinnonkulutushistorian, proteiinin absorptiotehokkuuden vaihtelun ja yksilöiden välisen kuorenvaihtosykliin liittyvän ruumiin komponenttien koostumuksen vaihtelun summa. Matalassa lämpötilassa ja lyhyellä koejaksoilla altaiisiin kasvavat levä- ja bakteerikasvustot eivät voi tarjota merkittävää lisäravinnon lähdettä. Tässä kokeessa käytetyt surviaissääsken toukat olivat samalta alueelta kuin surviaissääsken toukat (Chironomidae), joille on aiemmin määritetty energiasisältö 1,77 kJ g<sup>-1</sup> ww (Tarvainen ym. 2008). Tämä laskutoimituksissa käytetty arvo on siis luultavasti oikealla tasolla, joskin Cummins & Wuycheck (1971) määrittivät surviaissääsken toukkien energiasisällöksi hieman korkeamman 2,22 kJ g<sup>-1</sup> ww.

Rapujen pituuteen tai tuoremassaan perustuvan kasvun vaikean mitattavuuden lisäksi äyriäisillä perusmetaboliatasoa luonnehtii suuri lajien sisäinen ja välinen vaihtelu, jolloin niiden perusmetaboliatason ja sen vaihtelun määrittäminen on osoittautunut erittäin hankalaksi (Oliveira ym. 2003). Vaihtelun suuruuteen voivat kuorenvaihtosyklin lisäksi vaikuttaa esimerkiksi aiempi ruokailuhistoria, kausivaihtelu sekä erityisesti naarailla sukukypsyys. Myös tässä kokeessa yksilöiden välinen lämpötilasta riippumaton vaihtelu yhdessä suhteellisen pienten käsittelyryhmien yksilömäärien kanssa johti ajoittain vaihteleviin tuloksiin. Pitkäkään koeyskilöiden pito yhtenevissä ylläpito-olosuhteissa ennen koejaksoa tai kohtuullinen kokovaihtelu eivät näyttäneet poistavan yksilöiden välisiä eroja.

## 5.2. Ravinnonvalinta

Ravinnonvalintakokeissa ei havaittu lajikohtaista eroa täpläravun ja jokiravun valikoinnissa selkärangattomia pohjaeläimiä edustavien surviaissääsken toukkien ja siikakalojen mätimunia edustavan muikunmädin välillä. Kummankin lajin yksilöt suosivat pääsääntöisesti surviaissääsken toukkia, joskaan täplärapu ei vaikuttanut osoittavan yhtä selvää preferenssiä surviaissääsken toukkia kohtaan kuin jokirapu. Osa täpläravuista valikoi mätimunia surviaissääsken toukkien sijaan. Lajitasolla täpläravun ravinnonkäyttöön liittyvän ekolokeron on havaittu olevan lähes kolme kertaa jokiravun ekolokeroa suurempi (Olsson ym. 2009). Myös Ercoli ym. (2014) raportoivat täpläravun ekolokeron olevan lajitasolla jokiravun ekolokeroa laajempi, mikä mahdollistaa vaihtelevamman elinympäristöjen ja ravintokohteiden käytön.

Ravintokohteiden valikointi on seurausta saalistajan pyrkimyksestä optimoida saaliskohteen käsittelyaika sekä energia- ja ravintosisältö. Muikun mätimunat ovat surviaissääsken toukkia rasva- ja energiapitoisempi ravintolähde, joskin niitä on kulutettava huomattavasti surviaissääsken toukkia useampia saman energiamäärän saamiseksi. Muikun mätimunien rasvapitoisuus on keskimäärin 38 % mätimunien kuivamassasta ja energiasisältö keskimäärin 27,3 kJ g<sup>-1</sup> dw (Lahti & Muje 1991), kun taas surviaissääsken toukan energiasisällöksi on mitattu 20,5 kJ g<sup>-1</sup> dw (Tarvainen ym. 2008). Kooltaan pienten saaliskohteiden, joita tulisi olla määrällisesti useampia, käsittely ei välttämättä ole saalistajalle kannattavaa, tai niiden käsittely saattaa muuttua vaikeaksi ravun koon kasvaessa (Alcorlo ym. 2004). Molempien lajien surviaissääsken toukkien valikointi tukee ajatusta, että surviaissääsken toukat olisivat olleet ravuille energeettisesti mätimunia kannattavampi vaihtoehto tässä tutkimuksessa käytetyillä esiintymistiheyksillä.

Toisaalta Morse ym. (2013) olettivat aurinkoahvenen *Lepomis macrochirus* (Rafinesque) mätimunien olevan kannattavampaa ravintoa juuri suurikokoisille kuin pienemmille yksilöille lajilla *O. rusticus*. Muissa tutkimuksissa rapujen mätimuniin kohdistama saalistus on koeolosuhteissa ollut tämän tutkimuksen tuloksiin verrattuna melko pientä. Lajilla *Orconectes virilis* (Hagen) harmaanieriän (*Salvelinus namaycush* Walbaum) ja kirjolohen (*Oncorhynchus mykiss* Walbaum) mätimunien kulutus oli selkäkilven pituudeltaan 50–100 mm:n yksilöillä keskimäärin 3 kpl vrk<sup>-1</sup> (Miller ym. 1992) ja 40–50 mm:n yksilöillä suurimmillaan 4 kpl vrk<sup>-1</sup> tasaisella alustalla (Savino & Miller 1991). Toisaalta täpläravulla muikun ja siian mätimunien kulutus kasvoi lineaarisesti mätimunien tiheyden kasvaessa ollen suurimmillaan useita satoja mätimunia 12 h<sup>-1</sup> (Karjalainen ym. 2015). Paitsi että mätimunat ovat ravintorikas saaliskohde, rapujen mätimuniin kohdistuvan saalistuksen on esitetty olevan sopeuma rapuja saalistavien kalalajien runsauden rajoittamiseksi (Morse ym. 2013).

Ravut ovat erityisesti hajuaistin perusteella aktiivisesti erilaisia saaliskohteita etsiviä saalistajia. Rapujen liikkuminen on kuitenkin melko hidasta suhteessa moniin muihin saalistajiin, jolloin saaliin kiinnisaamisen todennäköisyys riippuu paljon saaliin pakonopeudesta ja taipumuksesta kaivautua pohjasedimenttiin (Moore & Williams 1990). Tämän tutkimuksen ravintokohteet olivat kuitenkin yhtä lailla rapujen saatavilla, sillä surviaissäskien toukilla ei havaittu merkittävää piiloutumista pohjahiekkaan. Ravut olisivat myös pystyneet helposti kaivamaan surviaissäskien toukat noin 1 cm paksuisesta hiekkakerroksesta. Surviaissäskien toukkien aktiivinen liikehdintä ja mätimunia suurempi koko ovat kuitenkin saattaneet tehdä eroa ravintokohteiden välille. Luonnossa surviaissäskien toukkien valikointi on luultavasti seurausta suhteellisen hitaasta liikkumisesta ja pehmeästä ruumiinrakenteesta (Moore & Williams 1990). Erot ravintokohteiden ravintoarvoissa ja assimilaatiotehokkuudessa saattavat omalta osaltaan vaikuttaa tehtyyn valintaan. Annettaessa lajin *Austropotamobius pallipes* (Lereboullet) yksilöiden valita isonäkingsammalen (*Fontinalis antipyretica* Hedw.) ja hyönteistoukkien välillä, ravintoarvoltaan toukkia heikompi isonäkingsammal oli suosittu ravintokohde, mahdollisesti korkeamman assimilaatiotehokkuuden takia (Gherardi ym. 2004). Surviaissäskilajin *Chironomus riparius* (Meigen) toukkien assimilaatiotehokkuus on kuitenkin korkea, 92 % (Whitledge & Rabeni 1997).

Ravuilla reagoitua mahdollisten ravintokohteiden hajumolekyyleihin tapahtuu vain, kun jonkinlaista hajun ja maun yhdistävää oppimista on tapahtunut. Assosiaation kehittyminen vaatii useamman ruokailukokemuksen, mutta kestää ainakin kolme viikkoa (Hazlett 1994). Tutkimuksessa käytetyille täpläravuille ja jokiravuille tarjottiin sekä surviaissäskien toukkia että mätimunia kaksi kertaa ennen käyttäytymiskokeiden alkua, jolloin ravintokohteiden oletettiin olevan ravuille tuttuja. Näillä maistelukerroilla varsinaista surviaissäskien toukkien ja mätimunien kulutusta ei kuitenkaan seurattu, joten mahdollisesti vahvaa oppimista uusiin ravintolähteisiin ei syntynyt. Suhteellisen pienellä koeareenalla saalisyksilön luo siirtyminen ei ole kuitenkaan vaatinut pitkää hajuun perustuvaa siirtymää, vaan ravut ovat luultavasti törmänneet molempiin ravintokohteisiin liikkueensa areenalla. Ns. *search image* on ravinnonkuluttajan saaliskohteiden etsintää ohjaava, sopivista ravintokohteista muodostuva mielikuva, joka vaatii jatkuvaa vahvistusta pysyäkseen yllä. Renai & Gherardi (2004) tutkivat ravinnonvalintaa lajin *A. pallipes* ja laajaan leviämiseen kykenevän lajin *P. clarkii* välillä ja selittivät osan lajien välisistä eroista ravinnonvalinnassa lajien kyvyllä luoda tällainen saalistusmielikuva tutuista ravintokohteista. Alueella alkuperäinen *A. pallipes* pystyi todennäköisesti tunnistamaan erilaiset saalisajit kemiallisten ja visuaalisten signaalien avulla, kun taas lajilla *P. clarkii* ravintokohteiden kulutus perustui ruokailukäyttäytymisen plastisuuteen vieraista

ravintokohteista huolimatta. Täpläravulla ruokavalion joustavuus pohjautuu todennäköisesti yleisesti samaan ilmiöön, ja sen onkin havaittu oppivan kuluttamaan uusia ravintokohteita jokirapua nopeammin (Ahvenharju & Ruohonen 2007).

Tässä tutkimuksessa yksilön tuoremassalla ja sukupuolella ei ollut vaikutusta täpläravun ja jokiravun ravintokohteiden valintaan tai kulutetun ravinnon määrään. Jokiravulla myöskään mätimunien kantaneet naaraat eivät eronneet koiraista ja mädittömistä naaraista, vaikka mätiä kantavien naaraiden aktiivisuustaso ja ruokailuhalukkuus saattavat luonnonoloissa olla koiraita ja mädittömiä naaraita alhaisempia (Bubb ym. 2002). Ravintokohteiden tiheydellä sen sijaan tuntui olevan vaikutusta ravinnonvalinnan tasoon. Alhaisilla ravintotiheyksillä ravut söivät kaikki tai suurimman osan tarjolla olleista ravintokohteista, jolloin eri kohteiden kulutusmäärät noudattelivat kohteiden tarjottuja suhteellisia osuuksia. Tällöin myös yksilöiden välinen vaihtelu oli pientä. Kummallakin lajilla kulutussuhteen arvot ja niihin liittyvä yksilöiden välinen vaihtelu olivat suhteessa suurempia keskimääräisillä ravintokohteiden tiheyksillä, jolloin yksilön valikoivuus ravintokohteita kohtaan oli suurimmillaan. Yllättävästi suuremmilla ravintotiheyksillä oli jälleen havaittavissa valikoivuuden vähenemistä.

### 5.3. Funktionaalinen vaste

Tyyppin II funktionaalisen vasteen on havaittu olevan ravuille tyypillinen (mm. Fitzsimons ym. 2006, Haddaway ym. 2012), joskin myös tyyppin III vasteita on määritetty (Twardochleb ym. 2012). Tässä tutkimuksessa rapujen ravinnonkulutus oli pienilläkin ravintotiheyksillä korkeaa, joten aineistoon sovitettiin tyyppin II funktionaalisen vasteen mallit. Ravintokohteiden kulutus väheni suurilla ravintotiheyksillä eikä vakiintunut millekään asymptoottiselle tasolle, ilmentäen puhtaasti tyyppin II funktionaalisen vasteen teoreettista mallia. Myös Fitzsimons ym. (2006) havaitsivat 10–12 °C:ssa lajilla *O. propinquus*, että harmaanierian (*S. namaycush*) mätimunien kulutus viikon tutkimusjaksolla oli suurempaa keskimääräisillä kuin matalilla tai korkeilla ravintokohteitiheyksillä, jolloin aineistoon sovitettu malli oli huipukas.

Täpläravulla 16 °C:ssa määritetyt parametrien  $a$  ja  $h$  arvot (3,564 ja 0,030) ovat samalla tasolla kuin arvot, jotka Haddaway ym. (2012) määrittivät täpläravulla Rogersin funktionaalisen vasteen mallille 17 °C:ssa. Tutkimuksessa täpläravun saaliiseen kohdistuvan hyökkäyksen todennäköisyys oli yli 10 % korkeampi ja saaliin käsittelyaika 16 % lyhyempi kuin lajilla *A. pallipes*. Tässä työssä jokiravun ravintokohteiden kulutus oli 16 °C:ssa kaksinkertainen täplärapuun verrattuna. Samansuuntaiseen tulokseen päätyivät Lagrue ym. (2014), joiden tutkimuksessa jokiravun saaliskohteiden kulutus oli 14 °C:ssa täplärapuun verrattuna kolminkertainen. Lajien välillä ei kuitenkaan ollut eroa, kun saaliskohteina olleiden katkojen määrä akvaariossa ylitti tietyn tiheyden,  $6 \text{ kpl l}^{-1}$ , eikä eroa lajien välisessä ravinnonkulutuksessa voitu käytännössä havaita 6 vrk:n mikrokosmoskokeessa.

Muissa tutkimuksissa täpläravun ravinnonkulutuksen on kuitenkin havaittu olevan jokirapua korkeampi sekä manipuloidussa luonnonaltaassa pohjaeläimillä (Nyström ym. 1999) että akvaariossa ja luonnonaltaassa vesikasveilla (Nyström & Strand 1996). Vieraslajit voivat olla muita lajeja tehokkaampia saalistajia, minkä esimerkiksi Morse ym. (2013) havaitsivat tutkiessaan lajien *O. virilis* ja *O. rusticus* aurinkoahtavien *L. macrochirus* mätimunien kulutusta. Twardochleb ym. (2012) arvioivat funktionaalisen vasteen avulla täpläravun ravinnonkulutuksen 17 °C:ssa niin korkeaksi, että tietyillä saalistaja- ja saalistetiheyksillä täplärapu voi rajoittaa tutkimusalueella vieraslajina tavatun vaeltajakotilopopulaation (*Potamopyrgus antipodarum* Gray) kasvua ja siten muodostaa biologisen vastuksen kotilon leviämiseksi. Toisaalta Axelsson ym. (1997) eivät havainneet

eroa täpläravun ja jokiravun 7 sammakkoeläinlajin muniin kohdistamassa kulutuksessa 19 °C:ssa.

Täpläravun ravinnonkulutus vakiintui suurilla ravintokohdetiheyksillä mallien mukaan korkeammalle tasolle 6 °C:ssa kuin 16 °C:ssa. Tulos poikkeaa hieman oletetusta, sillä lämpötilan nousun positiivinen vaikutus ravinnonkulutukseen on havaittu rapujen saalistaessa mm. lohikalojen mätimunia lämpötila-alueella 2–12 °C (Ellrott ym. 2007), surviaissääsken toukkia lämpötiloissa 18–22 °C (Whitledge & Rabeni 2002) sekä teollista rehua lämpötiloissa 8–32 °C (Croll & Watts 2004). Myös kasvukokeessa täpläravun surviaissääsken toukkien kulutus kasvoi lämpötilan noustessa lämpötila-alueella 10–22 °C. Lämpötilan nousun ja siitä seuraavan metaboliatason kasvun olisi siis voinut olettaa näkyvän korkeampana ravinnonkulutuksena 16 °C:ssa. Täpläravun alkuperäisillä esiintymisalueilla Pohjois-Amerikassa järvien lämpötila ei laske alle 5 °C:een (Smith 1973), mihin suhteutettuna kokeen lämpötila 6 °C on matala.

Funktionaalisen vasteen mallit sovitettiin erikseen kummallekin sukupuolelle, mutta ravinnonvalintakokeiden tapaan kummallakaan lajilla sukupuolella ei ollut vaikutusta ravinnonkulutukseen. Jokirapunaarilla Rogersin funktionaalisen vasteen mallin parametrin  $a$  arvo poikkesi kuitenkin jokirapukoiraiden ja täpläravun molempien sukupuolten parametrin  $a$  arvoista 16 °C:ssa. Koska mallissa parametri  $a$  kuvaa hetkellistä onnistuneen saaliskohteen etsinnän tasoa ja käytännössä säättää funktion kulmakerrointa pienillä ravintotiheyksillä, mätimunien kantamisella tuskin on ollut vaikutusta tasoon, jolle ravinnonkulutus on naarailla vakiintunut. Findlay ym. (2015) havaitsivat lohen (*S. salar*) mätimunien kulutuksen olevan täplärapukoirailta naaraita korkeampaa, joskin tulokseen saattoi vaikuttaa koiraiden naaraita suurempi keskimassa. Samassa tutkimuksessa mätimunien kulutuksen arvioitiin voivan alkaa täplärapuyksilön selkäkilven pituuden ylittäessä 16,3 mm ja kulutuksen kasvavan siitä yksilön pituuden kasvaessa. Tässä tutkimuksessa yksilöiden tuoremassalla mitatulla koolla sen sijaan ei ollut vaikutusta ravinnonkulutukseen. Myöskään Miller ym. (1992) eivät havainneet kirjolohen (*O. mykiss*) mätimunien kulutuksen kasvavan ravun pituuden kasvaessa lajilla *O. virilis*.

Hollingin ja Rogersin funktionaalisen vasteen mallien sopivuutta aineistoihin tutkittiin AIC-arvolla. Suurimmassa osassa ravinnonvalintaa mittaavia metodeja saaliskohteiden tiheyksien oletetaan säilyvän muuttumattomina tutkitulla ajanjaksolla (Cock 1978). Ellei kohteita korvata samalla nopeudella kuin ne tulevat kulutetuiksi, ja elleivät kohteet tule kulutetuiksi samassa suhteessa kuin ne esiintyvät habitaatissa, eri ravintokohteiden tiheydet laskevat ja suhteelliset osuudet muuttuvat. Rogersin vasteen malli huomioi tämän saaliskohteiden tiheyden laskun, ja tämän työn kaltaisissa koeolosuhteissa, joissa ravintokohteita ei korvattu kokeen aikana, ja joissa tiheyden lasku vaikuttaa voimakkaasti, Rogersin malli on suositeltavin käyttää (Fenlon & Faddy 2006). Malli nousee hieman jyrkemmin pienillä ravintokohdetiheyksillä ja vakiintuu tietylle kylläisyystasolle aiemmin kuin Hollingin malli. Täpläravulla 6 °C:ssa Rogersin vasteen malli olikin AIC-arvoltaan Hollingin mallia matalampi, mutta Hollingin malli sopi paremmin mallintamaan molempien lajien surviaissääsken toukkien kulutusta 16 °C:ssa.

Funktionaalisen vasteen teoreettisten mallien mukaisesti ravinnonkulutuksen tulisi suurilla ravintotiheyksillä vakiintua tietylle tasolle, kun maksimaalinen ravinnonkulutus tietyssä aikayksikössä saavutetaan käsittelyajan rajallisuuden vuoksi tai saalistajan tullessa kylläiseksi. Kummallakaan lajilla surviaissääsken toukkien kulutus ei kuitenkaan tasaantunut millekään saturaatiotasolle, vaan väheni suurilla ravintotiheyksillä. Tästä syystä mallien sovitteet tuottavat suurilla ravintotiheyksillä ravinnonkulutukselle estimaatteja, jotka ovat keskimääräisillä ravintotiheyksillä havaittuja maksimaalisia

ravinnonkulutusarvoja matalampia. Testattaessa mallien sovitusta vain ravinnonkulutusaineiston osalle, jossa ravinnonkulutus nousi ravintotiheyden kasvaessa, sovitteiden kääntymistä millekään saturaatiotasolle ei tapahtunut, jolloin parametrien arvot yliestimoiduivat eivätkä mallin tuottamat tulokset olleet mielekkäitä. Tällaista ravinnonkulutuksen madaltumista suurilla saaliskohdettiheyksillä on selitetty ns. hämmentymisefektillä, joskin savuilla ns. sit-and-wait-saalistusstrategia vaikuttaisi estävän suuren ravintokohdettiheyden aiheuttamaa hämmentymistä (Renai & Gherardi 2004). Näissä funktionaalisen vasteen kokeissa hämmentymisefekti on kuitenkin omalta osaltaan voinut vaikuttaa alentavasti rapujen ravinnonkulutukseen, koska koareenalla ravut ovat voineet vain kerätä ravintokohteita ilman saaliin väijymistä.

Täpläravun kasvukokeessa kaikkien koeyksilöiden keskimääräinen surviaissääsken toukkien kulutus oli  $1,1 \text{ g ww vrk}^{-1}$ , ja funktionaalisen vasteen kokeiden perusteella niinkin korkeat hetkelliset ravinnonkulutusarvot kuin  $3,4 \text{ g ww } 12 \text{ h}^{-1}$  ovat mahdollisia. *Orconectes*-suvun lajeilla koko tutkitun populaation ravinnonkulutuksen ympärivuotiseksi tasoksi estimoidiin  $82,2 \text{ g orgaanista ainesta m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ , josta eläinperäisen ravinnon osuus oli  $7,8 \text{ g m}^{-2} \text{ a}^{-1}$  (Whitledge & Rabeni 1997). Tämä tekisi eläinperäisen ravinnon kulutukseksi  $0,02 \text{ g m}^{-2} \text{ vrk}^{-1}$ , jonka myös tutkijat arvioivat matalaksi. Säkylän Pyhäjärven keskimääräiseksi pohjaeläinselkärangattomien biomassaksi määritettiin  $8 \text{ g ww m}^{-2}$  (Ventelä ym. 2007). Tämän tutkimuksen tulosten perusteella täpläravun selkärangattomien kulutus  $16 \text{ }^\circ\text{C}$ :ssa olisi silloin  $2,7 \text{ g ww m}^{-2} 12 \text{ h}^{-1}$  ja jokiravun  $4,7 \text{ g ww m}^{-2} 12 \text{ h}^{-1}$ . Tulos on kuitenkin epärelevantti luonnonoloihin, sillä laboratorioestimaatti on saatu paastolla olleilla yksilöillä, joille saalislajin yksilötiheys ja kiinnisaamisen todennäköisyys olivat korkeita.

Luonnonoloissa, jotka poikkeavat tämän kokeen kontrolloiduista laboratorio-oloista, erot lajien välisessä saalistuspaineessa saattavat olla hyvin erilaiset. Täpläravun korkeampi kasvunopeus sekä suurempi ruumiinkoko ja yksilötiheys kasvattavat sen saalislajeihin kohdistamaa saalistuspainetta jokirapuun verrattuna. Toisaalta täplärapu on käytökseltään jokirapua aggressiivisempi (Söderbäck 1991), mihin liittyy rohkeampi käyttäytyminen ravinnonetsinnässä (Pintor ym. 2008), mutta myös jatkuva sosiaalinen vuorovaikutus toisten yksilöiden kanssa ja sitä kautta matalampi ravinnonkulutus (Ahvenharju & Ruohonen 2007). Luonnossa elinympäristön monimuotoisuus ja rikkonaisuus kuitenkin vähentävät saalistajien välistä vuorovaikutusta ja johtavat siten yleisesti korkeampaan ravinnonkulutukseen, joskin se myös vaikeuttaa saaliskohteiden havaitsemista ja vähentää saalistajan ja saaliin kohtaamisen todennäköisyyttä (Corkum & Cronin 2004). Toisaalta jokiravulla myös yksilön persoonallisuuden on havaittu vaikuttavan yksilön ravinnonottoon (Vainikka ym. 2011). Nilsson ym. (2000) havaitsivat täpläravun yksin ollessaan kuluttavan kaikkia piippolimakotilon (*Lymnaea stagnalis* L.) kokoluokkia, mutta ryhmässä valikoivan kooltaan ja saalisarvoltaan suurempia yksilöitä.

Näiden tulosten perusteella jokiravun ravinnonkulutus tuoremassaan suhteutettuna on täplärapua korkeammalla tasolla. Täplärapu on kuitenkin jokirapua potentiaalisempi siikkakalojen mätimunien saalistaja, vaikka surviaissääsken toukkien ja mätimunien välillä rapulajien ravinnonvalinta on hyvin yhtenevää. Molempien lajien preferenssi surviaissääsken toukkia kohtaan viittaa surviaissääsken toukkien mätimunia suurempaan saalisarvoon ja rapujen pyrkimykseen maksimoida energiansaanti. Luonnossa mätimunat voivat kuitenkin tarjota merkittävän lisäravinnonlähteen muuhun ravintoon.

## KIITOKSET

Lämmin kiitos ohjaajilleni Juha Karjalaiselle, Tapio Keskiselle ja Timo Ruokoselle kaikesta avusta ja lannistumattomasta kannustuksesta. Kiitos opastuksesta kalorimetrian käyttöön Toni Kiljuselle ja kaikesta teknisestä tuesta laboratoriomestareille Juha Ahoselle, Janne Koskiselle, Risto Latvaselle ja Jyrki Raatikaiselle. Suuri kiitos Tapsalle, Juhalle ja Jyrkille henkisestä tuesta vesitysjärjestelmien vedenpaisumusten ja sähkökatkojen aiheuttamien hankaluuksien aikoina. Lopuksi kiitokset Olvi-säätiölle työni rahallisesta tukemisesta sekä Jyväskylän yliopistolle Konnevesi-apurahasta, jonka turvin sain viimeistellä graduani Konneveden tutkimusaseman rauhassa.

## KIRJALLISUUS

- Abrahamsson S.A.A. 1971. Density, growth and reproduction in populations of *Astacus astacus* and *Pacifastacus leniusculus* in an isolated pond. *Oikos* 22: 373–380.
- Ahvenharju T. & Ruohonen K. 2006. Unequal division of food resources suggests feeding hierarchy of signal crayfish (*Pacifastacus leniusculus*) juveniles. *Aquaculture* 259: 181–189.
- Ahvenharju T. & Ruohonen K. 2007. Agonistic behaviour of signal crayfish (*Pacifastacus leniusculus* Dana) in different social environments: Effect of size heterogeneity on growth and food intake. *Aquaculture* 271: 307–318.
- Alcorlo P., Geiger W. & Otero M. 2004. Feeding preferences and food selection of the red swamp crayfish, *Procambarus clarkii*, in habitats differing in food item diversity. *Crustaceana* 77: 435–453.
- Anonyymi 2014. *Euroopan parlamentin ja neuvoston asetukset (EU) N:o 1143/2014, annettu 22 päivänä lokakuuta 2014, haitallisten vieraslajien tuonnin ja leviämisen ennalta ehkäisemisestä ja hallinnasta*. [http://eur-lex.europa.eu/legal-content/FI/NOT/?uri=uriserv:OJ.L\\_.2014.317.01.0035.01.FIN](http://eur-lex.europa.eu/legal-content/FI/NOT/?uri=uriserv:OJ.L_.2014.317.01.0035.01.FIN). Luettu 4.12.2015.
- Axelsson E., Nyström P., Sidenmark J. & Brönmark C. 1997. Crayfish predation on amphibian eggs and larvae. *Amphibia-Reptilia* 18: 217–228.
- Becker C.D., Genoway R.G. & Merrill J.A. 1975. Resistance of a northwestern crayfish, *Pacifastacus leniusculus* (Dana), to elevated temperatures. *T. Am. Fish. Soc.* 104: 374–387.
- Bolker B.M. 2008. *Ecological models and data in R*. Princeton University Press, New Jersey.
- Bubb D.H., Lucas M.C. & Thom T.J. 2002. Winter movements and activity of signal crayfish *Pacifastacus leniusculus* in an upland river, determined by radio telemetry. *Hydrobiologia* 483: 111–119.
- Buckup L., Dutra B.K., Ribarcki F.P., Fernandes F.A., Noro C.K., Oliveira G.T. & Vinagre A.S. 2008. Seasonal variations in the biochemical composition of the crayfish *Parastacus defossus* (Crustacea, Decapoda) in its natural environment. *Comp. Biochem. Phys. A*. 149: 59–67.
- Chang Y., Sun C., Yong C. & Yeh S. 2012. Modelling the growth of crustacean species. *Rev. Fish. Biol. Fisher.* 22: 157–187.
- Cock M.J.W. 1978. The assessment of preference. *J. Anim. Ecol.* 47: 805–816.
- Conover W.J. 1971. *Practical Nonparametric Statistics*. John Wiley & Sons, New York.
- Corkum L.D. & Cronin D.J. 2004. Habitat complexity reduces aggression and enhances consumption in crayfish. *J. Ethol.* 22: 23–27.
- Crandall K.A. & Buhay J.E. 2008. Global diversity of crayfish (Astacidae, Cambaridae, and Parastacidae — Decapoda) in freshwater. *Hydrobiologia* 595: 295–301.

- Croll S.L. & Watts S.A. 2004. The effect of temperature on feed consumption and nutrient absorption in *Procambarus clarkii* and *Procambarus zonangulus*. *J. World Aquacult. Soc.* 35: 478–488.
- Cummins K.W. 1973. Trophic relations of aquatic insects. *Annu. Rev. Entomol.* 18: 183–206.
- Cummins K.W. & Wuycheck J.C. 1971. *Caloric equivalents for investigations in ecological energetics*. Schweizerbart, Stuttgart.
- Dorn N.J. & Wojdak J.M. 2004. The role of omnivorous crayfish in littoral communities. *Oecologia* 140: 150–159.
- Edmonds N.J., Riley W.D. & Maxwell D.L. 2011. Predation by *Pacifastacus leniusculus* on the intra-gravel embryos and emerging fry of *Salmo salar*. *Fisheries Manag. Ecol.* 18: 521–524.
- Ellrott B.J., Marsden J.E., Fitzsimons J.D., Jonas J.L. & Claramunt R.M. 2007. Effects of temperature and density on consumption of trout eggs by *Orconectes propinquus* and *O. rusticus*. *J. Great Lakes Res.* 33: 7–14.
- 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.
- Evans L.H. & Jussila J. 1997. Freshwater crayfish growth under culture conditions: proposition for a standard reporting approach. *J. World Aquacult. Soc.* 28: 11–19.
- Fenlon J.S. & Faddy M.J. 2006. Modelling predation in functional response. *Ecol. model.* 198: 154–162.
- Fernandes M.A.S., Mendonça M.I.R., Marques J.C. & Madeira V.M. 1994. Seasonal changes in the biochemical composition and energy content of the red swamp crayfish *Procambarus clarkii* (Girard) in the lower Mondego river valley, Portugal. *J. Crustacean Biol.* 14: 736–736.
- Findlay J.D., Riley W.D. & Lucas M.C. 2015. Signal crayfish (*Pacifastacus leniusculus*) predation upon Atlantic salmon (*Salmo salar*) eggs. *Aquat. Conserv.* 25: 250–258.
- Fitzsimons J., Williston B., Williston G., Bravener G., Jonas J.L., Claramunt R.M., Marsden J.E. & Ellrott B.J. 2006. Laboratory estimates of salmonine egg predation by round gobies (*Neogobius melanostomus*), sculpins (*Cottus cognatus* and *C. bairdi*), and crayfish (*Orconectes propinquus*). *J. Great Lakes Res.* 32: 227–241.
- Fitzsimons J.D., Jonas J.L., Claramunt R.M., Williston B., Williston G., Marsden J.E., Ellrott B.J. & Honeyfield D.C. 2007. Influence of egg predation and physical disturbance on lake trout *Salvelinus namaycush* egg mortality and implications for life-history theory. *J. Fish Biol.* 71: 1–16.
- García-Guerrero M., Racotta I.S. & Villarreal H. 2003. Variation in lipid, protein, and carbohydrate content during the embryonic development of the crayfish *Cherax quadricarinatus* (Decapoda: Parastacidae). *J. Crustacean Biol.* 23: 1–6.
- Gherardi F., Acquistapace P. & Santini G. 2004. Food selection in freshwater omnivores: a case study of crayfish *Austropotamobius pallipes*. *Arch. Hydrobiol.* 159: 357–376.
- Gladman Z.F., Adams C.E., Bean C.W., Long J. & Yeomans W.E. 2012. Investigating the threat of non-native North American signal crayfish (*Pacifastacus leniusculus*) to salmon redds. *Aquat. Conserv.* 22: 134–137.
- Griffiths D. 1975. Prey availability and the food of predators. *Ecology* 56: 1209–1214.
- Guan R.Z. & Wiles P.R. 1998. Feeding ecology of the signal crayfish *Pacifastacus leniusculus* in a British lowland river. *Aquaculture* 169: 177–193.
- Gulland J.A. & Rosenberg A.A. 1992. A review of length-based approaches to assessing fish stocks. *FAO Fisheries Technical Paper* 323: 1–100.

- 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: E32229, doi:10.1371/journal.pone.0032229.
- Hartnoll R.G. 2001. Growth in Crustacea - twenty years on. *Hydrobiologia* 449: 111–122.
- Hazlett B.A. 1994. Crayfish feeding responses to zebra mussels depend on microorganisms and learning. *J. Chem. Ecol.* 20: 2623–2630.
- Hein C.L., Roth B.M., Ives A.R. & Zanden M.J.V. 2006. Fish predation and trapping for rusty crayfish (*Orconectes rusticus*) control: a whole-lake experiment. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 63: 383–393.
- Holling C.S. 1959. The components of predation as revealed by a study of small-mammal predation of the European pine sawfly. *Can. Entomol.* 91: 293–320.
- Holling C.S. 1966. The functional response of invertebrate predators to prey density. *Mem. Entomol. Soc. Can.* 98: 5–86.
- Hopkins C.L. 1967. Growth rate in a population of the freshwater crayfish, *Paranephrops planifrons* White. *New Zeal. J. Mar. Fresh.* 1: 464–474.
- Houp K.H. 1981. *Growth, production and caloric content of Orconectes rusticus (Girard, 1852)*. The Graduate School of University of Kentucky. 1–176.
- Jeschke J.M., Kopp M. & Tollrian R. 2002. Predator functional responses: discriminating between handling and digesting prey. *Ecol. Monogr.* 72: 95–112.
- Jussila J. & Evans L.H. 1996. On the factors affecting marron, *Cherax tenuimanus*, growth in intensive culture. *Freshwater Crayfish* 11: 428–440.
- Kirjavainen J. & Westman K. 1994. Comparative growth from length composition and mark-recapture experiments for noble crayfish (*Astacus astacus*) and signal crayfish (*Pacifastacus leniusculus*) in Finland. *Nordic J. Freshw. Res.* 69: 153–161.
- Karjalainen J., Ruokonen T.J., Marjomäki T.J., Martikainen A., Pursiainen M., Sarvala J., Tarvainen M. & Ventelä A.M. 2015. Predation by signal crayfish *Pacifastacus leniusculus* on fish eggs and its consequences for coregonid recruitment. *J. Fish Biol.* 86: 651–667.
- Keskinen T. 1992. *Ravinnon ja lämpötilan vaikutus ravun (Astacus astacus L.) kasvuun, hapenkulutukseen sekä ravinnonkulutukseen ja sulavuuteen*. Hydrobiologian ja limnologian osaston Pro gradu –tutkielma, Jyväskylän yliopisto, 38 s.
- Kuokkanen M., Kolppanen R. & Kuokkanen T. 2011. Nesteiden ja kiinteiden aineiden lämpöarvojen määrittäminen. *Projekti INFO* 9: 1–6.
- Lagerspetz K.Y.H. & Vainio L.A. 2006. Thermal behaviour of crustaceans. *Biol. Rev.* 81: 237–258.
- Laguerre 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. *Freshwater Biol.* 59: 1982–1995.
- Lahti E. & Muje P. 1991. Egg quality and female condition in vendace (*Coregonus albula* L.) before and during spawning. *Hydrobiologia* 209: 175–182.
- Meade M.E., Doeller J.E., Kraus D. & Watts S.A. 2002. Effects of Temperature and Salinity on Weight Gain, Oxygen Consumption Rate, and Growth Efficiency in Juvenile Red-Claw Crayfish *Cherax quadricarinatus*. *J. World Aquacult. Soc.* 33: 188–198.
- Miller J.E., Savino J.F. & Neely R.K. 1992. Competition for food between crayfish (*Orconectes virilis*) and the slimy sculpin (*Cottus cognatus*). *J. Freshwater Ecol.* 7: 127–136.
- Momot W.T., Gowing H. & Jones P.D. 1978. The dynamics of crayfish and their role in ecosystems. *Am. Midl. Nat.* 99: 10–35.



- Moore K.A. & Williams D.D. 1990. Novel strategies in the complex defense repertoire of a stonefly (*Pteronarcys dorsata*) nymph. *Oikos* 57: 49–56.
- Moore P.A. & Grills J.L. 1999. Chemical orientation to food by the crayfish *Orconectes rusticus*: influence of hydrodynamics. *Anim. Behav.* 58: 953–963.
- Morse J.W., Baldrige A.K. & Sargent L.W. 2013. Invasive crayfish *Orconectes rusticus* (Decapoda, Cambaridae) is a more effective predator of substrate nesting fish eggs than native crayfish (*O. virilis*). *Crustaceana* 86: 387–402.
- Murdoch W.W. 1969. Switching in General Predators: Experiments on Predator Specificity and Stability of Prey Populations. *Ecol. Monogr.* 39: 335–354.
- Nilsson P.A., Nilsson K. & Nyström P. 2000. Does risk of intraspecific interactions induce shifts in prey-size preference in aquatic predators?. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 48: 268–275.
- Nissinen T. 1972. The egg density and the survival of eggs on the spawning grounds of the vendace (*Coregonus albula* L.) in lakes Puruvesi and Oulujärvi. *Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitoksen kalantutkimusosaston tiedonantoja* 1: 1–114.
- Nyström P. 2002. Ecology. Teoksessa: Holdich D.M. (toim.), *Biology of freshwater crayfish*, s. 192–234.
- Nyström P. & Strand J. 1996. Grazing by a native and an exotic crayfish on aquatic macrophytes. *Freshwater Biol.* 36: 673–682.
- Nyström P., Brönmark C. & Granéli W. 1996. Patterns in benthic food webs: a role for omnivorous crayfish?. *Freshwater Biol.* 36: 631–646.
- Nyström P., Brönmark C. & Granéli W. 1999. Influence of an exotic and a native crayfish species on a littoral benthic community. *Oikos* 85: 545–553.
- Oaten A. & Murdoch W.W. 1975. Functional response and stability in predator-prey systems. *Am. Nat.* 109: 289–298.
- Oliveira G.T., Fernandes F.A., Bond-Buckup G., Bueno A.A. & Silva R.S.M. 2003. Circadian and seasonal variations in the metabolism of carbohydrates in *Aegla ligulata* (Crustacea: Anomura: Aeglidae). *Memoirs of Museum Victoria* 60: 59–62.
- Olsson K., Nyström P., Stenroth P., Nilsson E., Svensson M. & Granéli W. 2008. The influence of food quality and availability on trophic position, carbon signature, and growth rate of an omnivorous crayfish. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 65: 2293–2304.
- 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?. *Freshwater Biol.* 54: 1731–1740.
- Paine R.T. 1971. The measurement and application of the calorie to ecological problems. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 2: 145–164.
- Pankhurst N.W. & King H.R. 2010. Temperature and salmonid reproduction: implications for aquaculture. *J. Fish Biol.* 76: 69–85.
- Parkyn S.M., Collier K.J. & Hicks B.J. 2001. New Zealand stream crayfish: functional omnivores but trophic predators?. *Freshwater Biol.* 46: 641–652.
- Pintor L.M., Sih A. & Bauer M.L. 2008. Differences in aggression, activity and boldness between native and introduced populations of an invasive crayfish. *Oikos* 117: 1629–1636.
- Pyke G.H., Pulliam H.R. & Charnov E.L. 1977. Optimal foraging: a selective review of theory and tests. *Q. Rev. Biol.* 52: 137–154.
- Reynolds J.D. 2002. Growth and reproduction. Teoksessa: Holdich D.M. (toim.), *Biology of freshwater crayfish*, s. 152–191.
- Renai B. & Gherardi F. 2004. Predatory efficiency of crayfish: comparison between indigenous and non-indigenous species. *Biol. Invasions* 6: 89–99.
- Rogers D. 1972. Random search and insect population models. *J. Anim. Ecol.* 41: 369–383.

- Ruokonen T.J., Kiljunen M., Karjalainen J. & Hämäläinen H. 2012. Invasive crayfish increase habitat connectivity: a case study in a large boreal lake. *Knowl. Manag. Aquat. Ec.* 407: 08.
- Sáez-Royuela M., Carral J.M., Celada J.D. & Muñoz C. 1995. Effects of management on survival and growth of stage 2 juvenile freshwater signal crayfish (*Pacifastacus leniusculus* Dana) under laboratory conditions. *Aquaculture* 133: 123–133.
- Savino J.F. & Miller J.E. 1991. Crayfish (*Orconectes virilis*) feeding on young lake trout (*Salvelinus namaycush*): effect of rock size. *J. Freshwater Ecol.* 6: 161–170.
- Seiler S.M. & Turner A.M. 2004. Growth and population size of crayfish in headwater streams: individual- and higher-level consequences of acidification. *Freshwater Biol.* 49: 870–881.
- Setzer M., Norrgård J.R. & Jonsson T. 2011. An invasive crayfish affects egg survival and the potential recovery of an endangered population of Arctic charr. *Freshwater Biol.* 56: 2543–2553.
- Sheehy M.R.J. 1990. Potential of morphological lipofuscin age-pigment as an index of crustacean age. *Mar. Biol.* 107: 439–442.
- Simon K.S. & Townsend C.R. 2003. Impacts of freshwater invaders at different levels of ecological organisation, with emphasis on salmonids and ecosystem consequences. *Freshwater Biol.* 48: 982–994.
- Skalski G.T. & Gilliam J.F. 2001. Functional responses with predator interference: viable alternatives to the Holling type II model. *Ecology* 82: 3083–3092.
- Solomon M.E. 1949. The natural control of animal populations. *J. Anim. Ecol.* 18: 1–35.
- Smith R.C., Tyler J.E. & Goldman C.R. 1973. Optical properties and color of lake Tahoe and Crater lake. *Limnol. Oceanogr.* 18: 189–199.
- Stein R.A. & Murphy M.L. 1976. Changes in proximate composition of the crayfish *Orconectes propinquus* with size, sex, and life stage. *J. Fish. Res. Board Can.* 33: 2450–2458.
- Stenroth P. & Nyström P. 2003. Exotic crayfish in a brown water stream: effects on juvenile trout, invertebrates and algae. *Freshwater Biol.* 48: 466–475.
- Stephens G.C. 1955. Induction of molting in the crayfish, *Cambarus*, by modification of daily photoperiod. *Biol. Bull.* 108: 235–241.
- Söderbäck B. 1991. Interspecific dominance relationship and aggressive interactions in the freshwater crayfishes *Astacus astacus* (L.) and *Pacifastacus leniusculus* (Dana). *Can. J. Zoolog.* 69: 1321–1325.
- Tarvainen M., Vuorio K. & Sarvala J. 2008. The diet of ruffe *Gymnocephalus cernuus* (L.) in northern lakes: new insights from stable isotope analyses. *J. Fish Biol.* 72: 1720–1735.
- Twardochleb L.A., Novak M. & Moore J.W. 2012. Using the functional response of a consumer to predict biotic resistance to invasive prey. *Ecol. Appl.* 22: 1162–1171.
- Ulikowski D., Krzywosz T. & Śmietana P. 2006. A comparison of survival and growth in juvenile *Astacus leptodactylus* (Esch.) and *Pacifastacus leniusculus* (Dana) under controlled conditions. *Bull. Fr. Pêche Piscic.* 380–381: 1245–1253.
- Vainikka A., Rantala M.J., Niemelä P., Hirvonen H. & Kortet R. 2011. Boldness as a consistent personality trait in the noble crayfish, *Astacus astacus*. *Acta ethol.* 14: 17–25.
- Valkeajärvi P., Riikonen R. & Keskinen T. 2001. Spawning depth of whitefish and impact of water level regulation on whitefish in Lake Päijänne. *Kala- ja riistaraportteja* 232: 1–25.

- Van Herp F. & Bellon-Humbert C. 1978. Setal development and molt prediction in the larvae and adults of the crayfish, *Astacus leptodactylus* (Nordmann, 1842). *Aquaculture* 14: 289–301.
- Ventelä A.M., Tarvainen M., Helminen H. & Sarvala J. 2007. Long-term management of Pyhäjärvi (southwest Finland): eutrophication, restoration – recovery? *Lake Reserv. Manage.* 23: 428–438.
- Vogt G. 2002. Functional anatomy. Teoksessa: Holdich D.M. (toim.), *Biology of freshwater crayfish*, s. 53–151.
- Werner E.E. & Gilliam J.F. 1984. The ontogenetic niche and species interactions in size-structured populations. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 15: 393–425.
- Westman K. & Nylund V. 1985. *Rapu ja ravustus*. Weilin+Göös, Espoo.
- Westman K. & Savolainen R. 2002. Growth of the signal crayfish, *Pacifastacus leniusculus*, in a small forest lake in Finland. *Boreal Environ. Res.* 7: 53–62.
- Westman K., Savolainen R. & Julkunen M. 2002. Replacement of the native crayfish *Astacus astacus* by the introduced species *Pacifastacus leniusculus* in a small, enclosed Finnish lake: a 30-year study. *Ecography* 25: 53–73.
- Wheatly M.G. & Ayers J. 1995. Scaling of calcium, inorganic contents, and organic contents to body mass during the molting cycle of the fresh-water crayfish *Procambarus clarkii* (Girard). *J. Crustacean Biol.* 15: 409–417.
- Whitledge G.W. & Rabeni C.F. 1997. Energy sources and ecological role of crayfishes in an Ozark stream: insights from stable isotopes and gut analysis. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 54: 2555–2563.
- Whitledge G.W. & Rabeni C.F. 2002. Maximum daily consumption and respiration rates at four temperatures for five species of crayfish from Missouri, USA (Decapoda, *Orconectes* spp.). *Crustaceana* 75: 1119–1132.
- Willman E.J., Hill A.M. & Lodge D.M. 1994. Response of three crayfish congeners (*Orconectes* spp.) to odors of fish carrion and live predatory fish. *Am. Midl. Nat.* 132: 44–51.

## LIITTEET

Liite 1. Kasvukokeen (30 vrk) mitattu aineisto täpläravulla kontrolliryhmässä sekä kasvatuslämpötiloissa 10, 16 ja 22 °C. Koejakson aikana kuorta vaihtaneet yksilöt on merkitty tähdellä (\*).

Käsittely (°C)	W <sub>0</sub> (g)	W <sub>1</sub> (g)	DW (g)	$\Delta H$ (kJ g <sup>-1</sup> dw)	S.D.	E <sub>1</sub> (kJ g <sup>-1</sup> dw)	S.D.
kontrolli	69,45		14,60	-14,989	0,206	14,989	0,206
kontrolli	47,95		13,21	-16,236	0,165	16,236	0,165
kontrolli	81,26		15,35	-16,777	0,784	16,777	0,784
kontrolli	21,57		5,03	-18,143	0,700	18,143	0,700
10	16,41	17,04	5,01	-18,106	0,190	18,106	0,190
10	88,23	90,18	25,97	-16,901	0,060	16,901	0,060
10 *	30,88	34,78	8,51	-17,698	0,341	17,698	0,341
10	38,09	38,45	11,15	-18,472	0,665	18,472	0,665
10 *	61,02	71,09	13,93	-18,797	0,182	18,797	0,182
16	60,19	59,91	17,69	-17,876	0,179	17,876	0,179
16	17,22	18,29	5,17	-18,977	0,629	18,977	0,629
16	27,10	27,86	8,27	-18,423	0,182	18,423	0,182
16	29,91	30,73	9,96	-18,178	0,107	18,178	0,107
22	66,69	68,88	16,73	-17,150	0,364	17,150	0,364
22	47,86	48,41	14,82	-16,348	0,639	16,348	0,639
22	23,96	24,96	7,05	-17,348	0,353	17,348	0,353
22	87,50	86,61	22,24	-16,879	0,518	16,879	0,518
22	17,59	18,26	4,90	-18,103	0,168	18,103	0,168

Liite 2. Kasvukokeen (30 vrk) aineisto täpläravulla kasvatuslämpötiloissa 10, 16 ja 22 °C. Koejakson aikana kuorta vaihtaneet yksilöt on merkitty tähdellä (\*).

Käsittely (°C)	$E_0$ (kJ g <sup>-1</sup> dw)	G (kJ g <sup>-1</sup> dw 30 vrk <sup>-1</sup> )	FI (g)	R (kJ 30 vrk <sup>-1</sup> )	FE (g g <sup>-1</sup> )
10	19,053	-0,947	19,58	34,690	0,03
10	17,122	-0,221	40,91	72,493	0,05
10 *	17,087	3,228	21,38	37,877	0,18
10	16,405	2,067	1,38	2,445	0,26
10 *	15,547	6,657	20,71	36,691	0,49
16	15,544	2,333	49,24	87,244	-0,01
16	18,922	0,055	32,67	57,891	0,03
16	17,524	0,899	37,27	66,044	0,02
16	17,194	0,984	27,11	48,032	0,03
22	15,643	1,506	77,18	136,759	0,03
22	15,795	0,553	96,04	170,188	0,01
22	17,928	-0,580	27,36	48,477	0,04
22	17,043	-0,164	28,19	49,960	-0,03
22	18,863	-0,760	15,39	27,278	0,04