

Jokiravun ja täpläravun aktiivisuus, rohkeus ja eksploratiivisuus: käyttäytymiserojen
toistuvuus ja sukupuolen vaikutus

Pro gradu -tutkielma

Auri Koskenmäki
Ekologia ja evoluutiobiologia
Bio- ja ympäristötieteiden laitos
Helsingin yliopisto
Huhtikuu 2008



Tiedekunta/Osasto Fakultet/Sektion – Faculty biotieteellinen tiedekunta		Laitos Institution – Department Bio- ja ympäristötieteiden laitos	
Tekijä/Författare – Author Auri Koskenmäki			
Työn nimi Arbetets titel – Title Jokiravun ja täpläravun aktiivisuus, rohkeus ja eksploraatiivisuus: käyttäytymiserojen toistuvuus ja sukupuolen vaikutus			
Oppiaine Läroämne – Subject Ekologia ja evoluutiobiologia			
Työn laji Arbetets art – Level Pro gradu -tutkielma		Aika Datum – Month and year huhtikuu 2008	
		Sivumäärä Sidoantal – Number of pages	
Tiivistelmä Referat – Abstract			
<p>Jokirapu (<i>Astacus astacus</i>) on Suomessa alkuperäislaji. Rapuruttoa hyvin sietävää täplärapua (<i>Pacifastacus leniusculus</i>) on istutettu lähinnä Etelä-Suomeen vuodesta 1967 lähtien. Täplärapu on kookkaampi, aggressiivisempi ja lisääntymiskykyisempi kuin jokirapumme. Yleensä täplärapu dominoi jokirapua, kun rapujen elinympäristöt kohtaavat. Täpläravun dominoiva otetta voidaan selittää tiettyjen käyttäytymispiirteiden ollessa korreloituneena. Tietyt käyttäytymispiirteet voidaan liittää yleisesti tulokaslajien dominoivaan levittäytymiseen uusille alueille. Tulokaslajin täytyy levittäytyä epäröimättä, lisääntyä hyvin pienestä alkupopulaatiosta huolimatta sekä runsastuessaan aiheuttaa suuria vaikutuksia tunkeutumaansa yhteisöön. Tulokaslajiin käyttäytymisessä voisi siis olla korreloituneena aktiivisuus, rohkeus ja eksploraatiivisuus.</p> <p>Käyttäytymissyndroomalla viitataan korreloituneisiin yksilön yhdenmukaisiin käyttäytymispiirteiden eroihin, jotka ilmenevät tietyssä tilanteessa ja/tai läpi tiettyjen kontekstien. Kontekstilla tarkoitetaan toiminnallista käyttäytymiseen liittyvää kategoriaa (esim. levittäytyminen). Populaatio tai laji voi ilmentää käyttäytymissyndroomaa. Jokaisella yksilöllä on oma käyttäytymistyyppinsä käyttäytymissyndrooman sisällä. Saman käyttäytymistyyppin omaavien yksilöiden käyttäytyminen korreloi muiden yksilöiden käyttäytymisen kanssa järjestysluvullisen arvoasteikon mukaan. Käyttäytymissyndroomat voivat vähentää käyttäytymiseen liittyvää plastisuutta tai ylläpitää yksilöiden käyttäytymisen välistä vaihtelua.</p> <p>Pro gradu –työni tavoitteeni on tutkia joki- ja täplärapujen käyttäytymiseroja. Olen valinnut tutkimuksen kohteeksi aktiivisen, rohkean ja eksploraatiivisen käyttäytymisen, joiden korrelaatioita on jo löydetty muutamilla lajeilla. Tutkin käyttäytymiserojen toistuvuutta sekä sukupuolen vaikutusta. Oletin löytäväni positiivisen korrelaation aktiivisessa, rohkeassa ja eksploraatiivisessa käyttäytymisessä ravuilla (käyttäytymissyndrooma), ja oletin näiden käyttäytymispiirteiden välisten erojen olevan täpläravuilla suuremmat.</p> <p>Käyttäytymispiirrekokeet suoritin Viikissä kahteen kertaan käyttäytymisen toistuvuuden testaamiseksi. Käyttäytymisen toistuvuus osoittautui melko hyväksi, vaikka jälkimmäisen kokeen (=samaa käyttäytymistä mittaava koe tehty toiseen kertaan) tulokset olivatkin usein merkittävästi erilaisia ensimmäisen kokeen tuloksiin verrattuna. Aktiivisuus toistui hyvin käyttäytymispiirrekokeiden kesken. Jokirapujen aktiivisena olo aika on suurempi kuin täpläravuilla aktiivisuuskokeessa ja eksploraatiivisuuskokeessa. Täplärapujen aktiivisuus yleensä nousi jälkimmäisessä, kun taas jokirapujen aktiivisuus laski. Sukupuoleen sidottuja käyttäytymiseroja ei juurikaan löytynyt. Rohkeaa ja eksploraatiivista käyttäytymistä ilmentävät kokeet osoittautuivat epäonnistuneiksi mittaamaan näitä käyttäytymispiirteitä.</p> <p>En voi saamieni tulosten perusteella todeta joki- tai täpläravuilla olevan käyttäytymissyndroomaa, jossa aktiivisuus, rohkeus ja eksploraatiivisuus olisivat korreloituneena.</p>			
Avainsanat – Nyckelord – Keywords käyttäytymissyndrooma, korrelaatioissa olevat käyttäytymispiirteet, käyttäytymisen toistuvuus, <i>Astacus astacus</i> , <i>Pacifastacus leniusculus</i> ,			
Säilytyspaikka – Förvaringställe – Where deposited			
Muita tietoja – Övriga uppgifter – Additional information			

SISÄLLYSLUETTELO

1. JOHDANTO	3
1.1. Eläinten käyttäytyminen ja käyttäytymissyndroomat	3
1.2. Käyttäytymissyndroomien tutkiminen	4
1.3. Joki- ja täplärapujen ekologiaa	4
1.3.1. Rapujen morfologia	4
1.3.2. Rapujen aistit ja liikkuminen	5
1.4. Jokirapu vs. täpläraju	6
1.5. Tulokaslajin levittäytyminen ja käyttäytymispiirteet	7
1.6. Yksilön proaktiivisuus-reaktiivisuus	7
1.7. Pro gradu -työn tavoitteet	8
2. AINEISTO JA MENETELMÄT	9
2.1. Koepaikkajärjestelyt ja koe-eläimet	9
2.2. Yleisesti käyttäytymispiirrekokeista	9
2.3. Aktiivisuutta mittaava käyttäytymispiirrekoe	12
2.4. Eksploratiivisuutta mittaava käyttäytymispiirrekoe	14
2.5. Rohkeutta mittaava käyttäytymispiirrekoe	15
3. TULOKSET	18
3.1. Aktiivisuus	18
3.1.1. Aktiivisuuden toistuvuus	18
3.1.2. Lajin ja sukupuolen väliset erot aktiivisuudessa	19
3.1.3. Aktiivisuus ja koko	22
3.1.4. Aktiivisuuden korrelaatiot käyttäytymispiirrekokeiden kesken	23
3.2. Rohkea käyttäytyminen	26
3.2.1. Rohkean käyttäytymisen toistuvuus	26
3.2.2. Lajin ja sukupuolen väliset erot rohkeudessa	29

3.3. Eksploratiivinen käyttäytyminen	30
3.3.1. Eksploratiivisen käyttäytymisen toistuvuus.....	31
3.3.2. Lajin ja sukupuolen väliset erot eksploratiivisessa käyttäytymisessä..	32
3.3.3. Viiveajan korrelaatiot käyttäytymispiirrekokeiden kesken	35
3.4. Käyttäytymispiirteiden väliset korrelaatiot	35
3.4.1. Rohkeus vs. aktiivisuus	35
3.4.2. Rohkeus vs. eksploratiivisuus.....	36
3.4.3. Eksploratiivisuus vs. aktiivisuus.....	36
4. TULOSTEN TULKINTA	37
4.1. Tutkimustuloksia mahdollisesti vääristävät tekijät	37
4.2. Tutkimustuloksiini perustuva yhteenveto	38
4.2.1. Käyttäytymisen toistuvuus.....	38
4.2.2. Lajin ja sukupuolen väliset erot.....	39
4.2.3. Käyttäytymispiirteiden väliset korrelaatiot	40
5. LOPPUSANAT JA KIITOKSET	41
6. LÄHTEET	42

1. JOHDANTO

1.1. Eläinten käyttäytyminen ja käyttäytymissyndroomat

Eläinten, kuten ihmistenkin, käyttäytymisessä on yksilöllistä vaihtelua. Tätä vaihtelua voidaan kuvata monella eri termillä (mm. persoonallisuus, käyttäytymismalli, temperamentti, strategia, syndroomat). Gosling (2001) on koonnut artikkeliinsa kaikki (vajaat 200 kpl) eläinten persoonallisuuteen tai temperamenttiin liittyvät tutkimukset; koe-eläimet ovat suurimmaksi osaksi olleet nisäkkäitä. Tällä hetkellä eläinten käyttäytymistä tutkitaan kiihtyvällä mielenkiinnolla, ja etenkin uusi teoria käyttäytymissyndroomista on tutkimuksen polttopisteessä.

Käyttäytymissyndroomalla (behavioural syndrome) viitataan korreloituneisiin yksilöiden yhdenmukaisiin (consistent) käyttäytymispiirteiden eroihin, jotka tapahtuvat tietyssä tilanteessa ja/tai läpi tiettyjen kontekstien. Kontekstilla tarkoitetaan toiminnallista käyttäytymiseen liittyvää kategoriaa (esim. kilpailu, ruokailu, levittäytyminen). Tilanteella tarkoitetaan tietynlaisia olosuhteita tietyssä ajassa (esim. lisääntymiskausi, saalistusriskin eri tasot). Samassa kontekstissa ja eri tilanteissa esiintyvä käyttäytymissyndrooma voisi olla esimerkiksi yksilöiden ilmentämä korrelaatio ravinnonhankinta-aktiivisuudessa pedon ollessa läsnä ja ilman petoa. Eri kontekstien ja eri tilanteiden välillä esiintyvä käyttäytymissyndrooma voisi liittyä yksilöiden ilmentämään aggressiotasoon lajitoveria kohtaan pedon ollessa poissa, joka korreloisi yksilön ilmentämään ravinnonhankinta-aktiivisuustasoon pedon ollessa läsnä. Populaatio tai laji voi ilmentää tiettyä käyttäytymissyndroomaa. Jokaisella yksilöllä on oma käyttäytymistyyppinsä (behavioural type) käyttäytymissyndrooman sisällä (esim. aggressiivinen vs. ei aggressiivinen käyttäytymistyyppi). Käyttäytymistyyppin sisällä yksilöiden käyttäytyminen korreloi muiden yksilöiden käyttäytymisen kanssa järjestysluvullisen arvoasteikon mukaan (Sih ym. 2004a).

1.2. Käyttäytymissyndroomien tutkiminen

Käyttäytymissyndroomien tutkiminen on tärkeää, sillä etenkin eri elinkierron vaiheiden välillä olevat käyttäytymissyndroomat pakottavat tutkimaan eläinten käyttäytymistä suurempana kokonaisuutena.

Käyttäytymissyndroomat voivat selittää monia evoluutioon liittyviä kysymyksiä. Yksi suurimmista lienee se, miksi yksilö ei aina käyttydy optimaalisesti eri tilanteissa? Käyttäytymissyndroomat voivat vähentää käyttäytymiseen liittyvää plastisuutta, mikä olisi eräs vastaus edellä mainittuun kysymykseen. Käyttäytymissyndroomat voivat toisaalta myös ylläpitää yksilöiden käyttäytymisen välistä vaihtelua (Sih ym. 2004a).

Bell (2007) on asettanut käyttäytymissyndroomien tutkimiselle tiettyjä reunaehtoja: Käyttäytymisen suhteen on esiinnyttävä vaihtelua ja tutkimusyksilöt on mitattava käyttäytymisen suhteen useammin kuin vain yhden kerran (repeatability). Perusmenettelytavan mukaan yksilöt käyvät läpi standardoituja kokeita. Tulosten perusteella voidaan arvioida, ovatko yksilölliset erot johdonmukaisia. Käyttäytymissyndroomaa voidaan lähteä tutkimaan eri näkökohtien perusteella. Minun tutkimukseni peruspohjana toimii "the candidate behaviour approach", jossa käytetään tutkimuspohjana jo muilla eläimillä todettuja riippuvuussuhteita (ks. tarkemmin Pro gradu – työn tavoitteet).

1.3. Joki- ja täplärapujen ekologiaa

1.3.1. Rapujen morfologia

Jokirapu (*Astacus astacus*) ja täplärapu (*Pacifastacus leniusculus*) kuuluvat kymmenjalkaisten (Decapoda) lahkoon, rapujen (Astacidae) heimoon. Vaihtolämpöisen ravun (tässä yhteydessä jokirapu ja täplärapu) ruumista peittää kalkin lujittama kitiinikuori; sisäinen tukiranka ravuilta puuttuu. Ravun

ruumis (pää-, keski- ja takaruumis) muodostuu 19 jaokkeesta, joissa kussakin on 1 pari hankajalkatyyppejä olevia raajalisäkkeitä. Pään viisi jaoketta ja rinnan kahdeksan jaoketta muodostavat eturuumiin (*cephalothorax*), jota peittää yhtenäinen selkakilpi (*carapax*). Päässä selkakilpi kapenee silmien väliin työntyväksi otsapiikiksi. Takaruumis päättyy leveään pyrstöön, jossa keskilevyn (*telson*) kummallakin puolella on uimaeviä. Raajalisäkkeet ovat kehittyneet hyvin erilaisiin tehtäviin, joita ovat mm. käveleminen, aistiminen, ravinnonotto, puolustautuminen, lisääntyminen ja uiminen. Saksiraajat luetaan kävelyraajoihin, joita rapuilla on yhteensä viisi paria. Ravut pystyvät kasvattamaan menetetyn raajan tilalle uuden. Rapu joutuu vaihtamaan kuorta kasvun edetessä. Kuorenvaihto sijoittuu lämpimään vuodenaikaan (Etelä-Suomessa yleensä heinäkuun alkupuoliskolla). Nuoret ravut vaihtavat kuorta useamman kerran vuodessa, kun taas aikuiset tyytyvät yhteen kertaan. Rapu on kaikkiruokainen syöden mm. kasvinosia, pohjaeläimiä ja tilaisuuden salliessa lajikumppaneitaankin (Westman 1985).

1.3.2. Rapujen aistit ja liikkuminen

Ravun ruumiissa on kaksi tuntosarviparia. Pisimmät tuntosarvet ovat ravun tärkein tuntoelin. Ravulla on kosketusherkkiä sukasia etenkin saksissa ja tuntosarvissa, joiden avulla rapu mm. aistii veden värähtelyä. Lyhyempien tuntosarvien tyvessä sijaitsee tasapainorakkula, jonka avulla rapu aistii asentonsa. Hajua ja makua rapu aistii suuosilla, saksien kärjillä ja tuntosarvilla. Rapu pystyy näkemään samanaikaisesti eteenpäin ja taaksepäin varsien päässä sijaitsevien verkkosilmiensä avulla. Kirkaassa vedessä näköaistin merkitys korostuu.

Ravut pystyvät liikkumaan viistosti ja sivuttain, mutta liikesuunta on usein eteenpäin saksen menosuuntaan ojennettuina ja takaruumis irti pohjasta. Ravut pystyvät perääntymään takaperin nopeasti ja pyrähdysmäisesti iskemällä voimakkaasti pyrstöllään vettä (Westman 1985).

1.4. Jokirapu vs. täplärapu

Jokirapu on Suomessa alkuperäislaji. Ravuilla esiintyvä sienitauti nimeltään rapurutto alkoi levitä 1800-luvun lopulla Suomeen, jolloin jokirapusaaliit romahtivat 1900-luvun alussa. Vuonna 1967 rapuruttoa hyvin sietävää Pohjois-Amerikasta kotoisin olevaa täplärapua alettiin istuttaa Suomeen rapuruton tuhonneisiin rapuvesiin (Järvenpää & Kirjavainen 1992). Täplärapu pystyy syrjäyttämään jokiravun samassa järvessä esiintyessään (Söderbäck 1995, Westman ym. 2002). Suomessa tavataan jokiravun lisääntyviä kantoja kaikkialla muualla paitsi Ylä-Lapissa ja Koillismaalla. Tällä hetkellä täpläravun istutukset on rajattu Etelä-Suomeen. Suomessa tulokaslajina esiintyvän täpläravun ja jokiravun välillä on monia kasvuun ja lisääntymiseen liittyviä eroja (taulukko 1). Täplärapu on kookkaampi kuin jokirapu ja saavuttaa lisääntymisiään aikaisemmin. Täplärapunaaras voi myös munia puolet enemmän munia kuin jokirapunaaras (Kilpinen 2003). Täplärapujen voimakkaampi aggressiivisuus jokirapuihin verrattuna on jo todettu laboratorio-olosuhteissa (Tsukerzis 1976, Söderbäck 1991). Täplärapujen dominoivaa otetta jokirapuja kohtaan voidaan myös mahdollisesti selittää muilla käyttäytymispiirteillä, joita esiintyy tulokaslajeilla (ks. seuraava kappale).

Taulukko 1. Jokiravun ja täpläravun väliset kasvuun ja lisääntymiseen liittyvät erot (muokattu Kilpinen 2003).

Ominaisuus	Jokirapu	Täplärapu
Kasvu luonnossa 10 cm:n pituuteen	4-9 vuotta	3-5 vuotta
Lisääntymisikä	3-5 vuotta	2-4 vuotta
Naaraan munamäärä syksyllä	40-190	220-280
Koiraan paino (10 cm)	33 g	40 g

1.5. Tulokaslajin levittäytyminen ja käyttäytymispiirteet

Tiettyjen käyttäytymispiirteiden väliset korrelaatiot saattavat olla yhteydessä useimpien tulokaslajien dominoivaan levittäytymiseen uusille alueille (Sih ym. 2004a,b). Menestyäkseen kilpailussa tulokaslajin pitää olla tehokas jokaisessa levittäytymisen vaiheessa: täytyy levittäytyä epäröimättä, lisääntyä hyvin pienestä alkupopulaatiosta huolimatta sekä runsastuessaan aiheuttaa suuria vaikutuksia tunkeutumaansa yhteisöön (Kolar & Lodge 2001). Tällaista tilannetta voi selittää käyttäytymissyndrooma, jossa rohkeus, eksploratiivisuus ja aktiivisuus korreloivat. Rohkeat ja eksploratiiviset yksilöt levittäytyvät hyvin uusille alueille ja aktiiviset yksilöt voivat vaikuttaa huomattavasti elinyhteisöönsä. Dingemanse ym. (2003) ovat lintuja koskevassa tutkimuksessaan todenneet eksploratiivisen käyttäytymisen korreloivan positiivisesti syntymälevittäytymisen kanssa. Rohkeuden on myös todistettu korreloivan levittäytymisen kanssa kaloilla tehdyssä tutkimuksessa (Fraser ym. 2001).

1.6. Yksilön proaktiivisuus-reaktiivisuus

Rohkea ja eksploratiivinen käyttäytyminen voivat liittyä myös joillakin lajeilla esiintyvään ns. proaktiiviseen/reaktiiviseen käyttäytymiseen. Proaktiiviset yksilöt ovat käyttäytymiseltään rohkeampia, aggressiivisempia sekä uuden ympäristön suhteen uteliaimpia (eksploratiivisempia). Proaktiiviset yksilöt muodostavat nopeasti rutiineja ja manipuloivat ympäristöään, kun taas reaktiiviset yksilöt keskittyvät enemmän olosuhteiden tarkkailemiseen. Proaktiiviset yksilöt yleensä dominoivat reaktiivisia yksilöitä homogeenisessa ympäristössä. Ympäristön ollessa heterogeeninen reaktiiviset yksiköt ovat etuasemassa, sillä reaktiiviset yksilöt sopeutuvat uusiin elinympäristön olosuhteisiin nopeammin (Sih ym. 2004b). Tulokaslajien ja proaktiivisen käyttäytymisen välillä voi olla positiivista korrelaatiota.

1.7. Pro gradu –työn tavoitteet

Pro gradu –työni tavoitteena on tutkia käyttäytymispiirteiden eroja jokiravuilla ja täpläravuilla. Tutkimuskohteena olevat käyttäytymispiirteet ovat aktiivisuus, rohkeus (boldness) ja eksploratiivinen käyttäytyminen (explorative behaviour). Tutkin näiden käyttäytymispiirteiden yksilöiden välistä vaihtelua suhteessa lajiin ja sukupuoleen. Jokainen tutkimusyksilö käy jokaisen käyttäytymispiirrekokeen kaksi kertaa läpi tietyssä ajassa käyttäytymispiirteen toistettavuuden (repeatability) testaamiseksi. Näin voin arvioida, ovatko yksilölliset erot johdonmukaisia. Rohkean ja eksploratiivisen käyttäytymisen on aikaisemmissa tutkimuksissa todettu olevan toistettavia sekä perinnöllisiä (Dingemanse ym. 2002, van Oers ym. 2004).

Tutkimukseni kohteena olevista käyttäytymispiirteistä on löydetty aikaisemmin suoritettujen kokeiden perusteella korrelaatiota sekä yksilötasolla että lajien välillä. 13 sammakolajia erosi aktiivisuudessa, kun tutkittiin nuijapäiden aktiivisuutta pedon ollessa läsnä ja ilman petoa (Richardson 2001). Yksilöllisiä eroja rohkeassa käyttäytymistä on havaittu olevan kaloilla (Coleman & Wilson 1998) ja lampailla (Reale ym. 2000). Eksploratiivisen käyttäytymisen suhteen on eroja mm. talitiaisilla (Dingemanse ym. 2003). Proaktiivisuutta-reaktiivisuutta on tutkittu talitiaisella, ja korrelaatiota on löytynyt eksploratiivisen käyttäytymisen ja rohkean käyttäytymisen välille (Verbeek ym. 1994).

Oletan löytäväni korrelaation kaikkien kolmen käyttäytymispiirteen välille sekä joki- että täpläravuilla. Tulen myös etsimään lajien välillä mahdollisesti olevaa käyttäytymissyndroomaa. Odotusarvonani on, että tulokaslajina täpläravujen käyttäytyminen osoittautuu rohkeammaksi, aktiivisemmaksi ja eksploratiivisemmaksi kuin jokiravujen. Toivon voivani tulosten perusteella todeta täpläravujen ja jokiravujen välillä olevan näihin käyttäytymispiirteisiin liittyvä käyttäytymissyndrooma. Tutkimustulokseni voivat mahdollisesti auttaa ymmärtämään paremmin täpläravun ja jokiravun välistä kilpailua.

2. AINEISTO JA MENETELMÄT

2.1. Koepaikkajärjestelyt ja koe-eläimet

Kokeet on suoritettu Viikissä touko-kesäkuussa vuonna 2007. Tutkimuseläimiä oli kokeiden alussa yhteensä 70 yksilöä: täplärapukoiraita 23 yksilöä, jokirapukoiraita 22 yksilöä, jokirapunaaraita 8 yksilöä ja täplärapunaaraita 17 yksilöä, joista 6 kantoi munia. Ravut olivat kokeiden aikana n. 3-vuotiaita, ja ne oli haettu Viikkiin eteläsuomalaiselta kasvattajalta. Mittasin rapujen painon ja pituuden (selkäkilven päästä otsapiikkiin) (Taulukko 2, liite). Tarkastin rapujen kunnan pintapuolisesti ja tallensin muistiin mahdolliset saksien, antennoiden ja kävelyraajojen epäsymmetrisyydet (Taulukko 2, liite). Siirsin varsinaisiin kokeisiin osallistuvat ravut huhtikuun alussa jokaisen omaan lokerikkoon (10 cm x 15 cm x 29 cm), joita sijaitsee 25 kpl yhdessä muovilaatikossa (50 cm x 70 cm x 29 cm). Jokaisessa muovilaatikossa oli vain saman lajin samaa sukupuolta olevia yksilöitä. Muovilaatikon sisällä ravut eivät olleet fyysisesti vuorovaikutuksessa. Ennen lokerikkoon siirtämistä ravut olivat olleet 7-13 yksilön ryhmissä lajeittain erikseen. Lokerikkoon siirtämisen tarkoituksena oli purkaa ryhmien sisällä syntyneet hierarkkiset suhteet (Song ym. 2006). Kokeissa käytetty ja lokerikoissa virtaava vesi oli hiillisuodattimen läpi käynyttä vesijohtovettä, joka hapetettiin. Koehuoneen lämpötila koehuoneessa oli n. + 10 °C (veden lämpötila samaa luokkaa). Valosyklin pituus oli 13–11 h (valo klo 7-20 välillä).

2.2. Yleisesti käyttäytymispiirrekokeista

Esikokeiden perusteella päädyin kolmeen eri käyttäytymisiä (aktiivisuus, rohkeus ja eksploratiivisuus) mittaavaan käyttäytymispiirrekokeeseen. Veden korkeus kaikissa kokeissa oli 10 cm. Ennen kokeen alkua ravut rauhoittuivat koeastioissa lieriössä 2-3 minuuttia hieman kokeesta riippuen. Tein koemittaukset sermin takaa (95 cm X 140 cm). Kokeissa käytin apuna videokameraa yhdistettynä monitoriin, jonka kautta katsoin reaaliaikaisesti

ravun käyttäytymistä aiheuttamatta omalla läsnäolollani häiriötä koetilanteessa.

Yhteistä kokeille oli myös se, että mittasin ravun mahdollisen viiveajan (latency to explore) lähteä liikkeelle kokeen alussa (jos ei liiku heti kun lieriö on poistettu). Varsinainen koeaika alkoi viiveajan jälkeen. Koejakson aikana suoritin kokeet niin, että tein tietyn käyttäytymispiirrekokeen kerrallaan kaikille ravuille neljän päivän aikana. Ravut kävivät käyttäytymispiirrekokeet läpi kahteen kertaan käyttäytymispiirteen pysyvyyden mittaamiseksi. Jaoin ravut satunnaisesti tiettyihin päiväryhmiin (Taulukko 3), jotta rapujen käyttäytymispiirrekokeiden toistoaikaväli olisi kaikilla yksilöillä sama. Käyttäytymispiirrekokeiden toteutunut aikataulu (Taulukko 4) ei ollut täysin suunnitelmien mukainen (suunnitelmani oli toteuttaa kaikki käyttäytymispiirrekokeet peräkkäin ravuille, jonka jälkeen pieni tauko ennen toistokokeita). Ensimmäinen rohkeutta mittaava käyttäytymispiirrekoe epäonnistui, ja päiväryhmä I kävi läpi rohkeutta mittaavan käyttäytymispiirrekokeen kolme kertaa. Päiväryhmien sisällä yksilön koejärjestys oli satunnainen jokaisessa käyttäytymispiirrekokeessa, myös kaikissa toistona suoritetuissa käyttäytymispiirrekokeissa. Toistin saman käyttäytymispiirrekokeen ravuille n. kahden viikon kuluttua ensimmäisestä käyttäytymispiirrekokeesta. Ravut oletettavasti eivät enää muistaneet ensimmäisen käyttäytymispiirrekokeen koeasetuksia käydessään läpi toistokoetta (mukaillen Gherardi & Atema 2005).

Ravut käyttävät hyödykseen kemiallista viestintää (Breithaupt & Eger 2002). Vaihdoin siksi jokaisen kokeen jälkeen (ennen uuden yksilön testausta) koeastian veden sekä puhdistin astian 80-prosenttisellä etanolilla rapujen kemiallisen viestinnän jäljiltä jääneiden aineiden poistamiseksi. Ennen käyttäytymispiirrekoeita laitoin tietyn päiväryhmän ravut yksittäin erilliseen astiaan (10 l ämpäri) yön yli (ämpäreissä oli vettä noin seitsemän litraa). Kokeen jälkeen palautin yksilön ämpäriin, ja vasta koepäivän jälkeen palautin yksilön omaan lokerikkoonsa. Näin varmistin, etteivät koepäivän ravut pääse

viestittämään kemiallisesti toisilleen. Ravut eivät saaneet ämpäreissä ollessaan ravintoa, mutta lokerikoissa niille oli aina tarjolla perunaa.

Taulukko 3. Koerapujen satunnainen jakautuminen neljään eri päiväryhmään. Kirjaintunnukset tarkoittavat seuraavaa: A = täplärapukoiras, B = täplärapunaaras, C = jokirapukoiras ja D = jokirapunaaras. (Kokeiden aikana kuoli 3 jokirapuyksilöä: koodilla C24, C23 ja D6.)

päiväryhmä	I	II	III	IV
	B13	A26	A30	B4
	C14	C5	C20	C22
	A7	C17	A8	D4
	B15	D7	A3	C24
	C6	B7	C26	B17
	B6	C23	D5	B0
	A11	A29	A0	C8
	D3	C2	C3	C4
	A31	C13	A28	A14
	B5	A16	B16	A5
	A1	C25	B3	D2
	B12	A12	C7	A4
	A17	D6	B8	C18
	D8	B14	A21	C1
	A2	A18	A15	D1
	B10	C16	A13	B9
	C12	B1	C9	C11
			A9	B11
yksilöitä				
yhteensä	17	17	18	18

Taulukko 4. Käyttäytymispiirrekokeiden toteutunut aikataulu.

Järjestysnumero kuvaa päiväryhmää.

Käyttäytymiselle olen antanut seuraavat lyhenteet: **acti** =aktiivisuus, **bold** = rohkeus

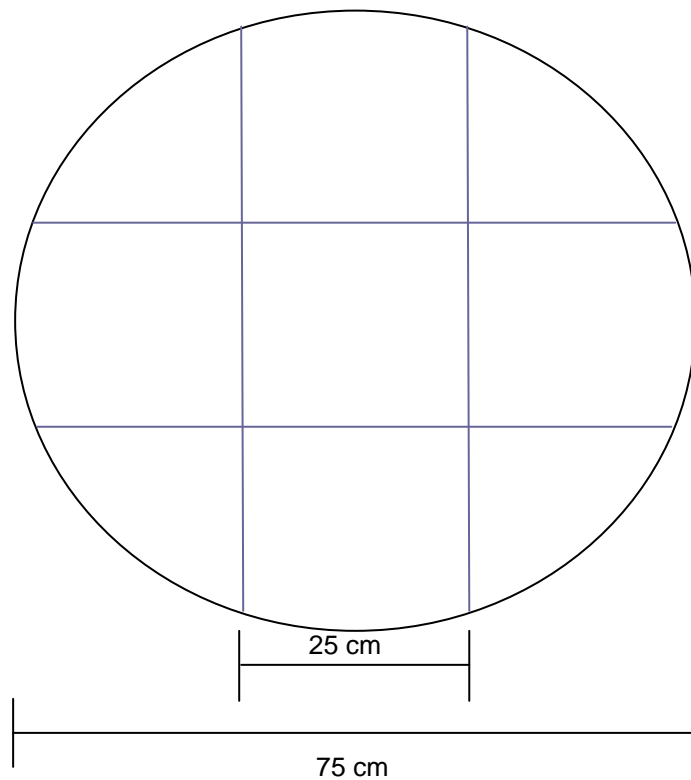
ja **ex** = eksploratiivisuus. Kirjain **T** tarkoittaa toistokoetta.

ma	ti	ke	to	pe	la	su
		I acti	II acti	III acti	IV acti	
II bold	III bold	IV bold			I ex	II ex
III ex	IV ex	I actiT	II actiT	III actiT	IV actiT	I bold
II boldT	III boldT	IV boldT		I exT	II exT	III exT
IV exT						
1 viikko ilman kokeita						
I boldT						

2.3. Aktiivisuutta mittaava käyttäytymispiirrekoe

Rapujen aktiivisuutta mittaavassa käyttäytymispiirrekokeessa tutkin rapujen aktiivisuutta liikkua uudessa ympäristössä 15 min ajan siitä, kun rapu lähti liikkeelle ensimmäistä kertaa. Aktiivisuudelle saatiin 3 mittaria: liikkeelläoloaika, liikuttu matka ja nopeus (lasketaan kahdesta ensimmäisestä). Liikkeeksi tulkittiin ravun kävelyraajojen, jonka pitää tapahtua ravun kummallakin puolella. Koeastiana toimi musta, pyöreä muoviallas (korkeus 35 cm, sisähalkaisijaltaan 75 cm ja ulkohalkaisijaltaan 80 cm) (Kuva 1.). Astia oli viivoitettu (tussilla) yhdeksään lohkoon. Rapu oli ylittänyt viivan kun se oli kokonaan toisella puolella (saattaa kulkea takaperin tai sivuittain). Rapujen rauhoittumisastiana toimi harmaa muovilieriö (korkeus 32 cm, ylähalkaisija 11 cm ja alahalkaisija 10 cm). Ravut eivät nähneet lieriön läpi. Koeastian toisessa reunassa oli jalkalamppu luoden valokeilan astiaan. Jalkalamppu (40 W) oli n. 100 cm korkeudella vedenpinnasta. Seurasin rapujen liikkeitä monitorin sekä sermiin tekemäni näköaukon avulla. Valokeila saattoi olla hieman voimakkaampi astian toisella laidalla (vastapäisessä kuin jalkalamppu), sillä eräät koeyksilöt tuntuivat irtautuvan tämän ns. valopuolen reunasta enemmän kun varjopuolen reunasta. Eräät koeyksilöt siis tuntuivat hakevan valopuolella varjoisampaa tilaa, joka johti siihen että ne kävivät lähempänä koeastian keskikohtaa tietyissä lohkoissa valopuolella.

Suoritin kokeen seuraavasti jokaiselle yksilölle: Toin yksilön rauhoittumaan kolmeksi minuutiksi astian keskellä olevaan lieriöön. Siirryin itse sermin taakse ja poistin lieriön rauhoittumisajan loputtua. Koeaika sekä aktiivisuuden mittaaminen alkoivat, kun sain näkökontaktin koeyksilöön. (tähän keskiarvo lieriön poistamisen ja näkökontaktin saamiseen?). Liikkumismatkan (käytyjen lohkojen lukumäärä) mittasin lukumäärälaskurilla. Olen myös merkannut muistiin yksilön käynnit keskilohkossa ja hieman havaintoja siitä, miten paljon yksilö on ollut irti reunoista (matka lohkon läpi pidempi reunojen kautta kulkiessa).

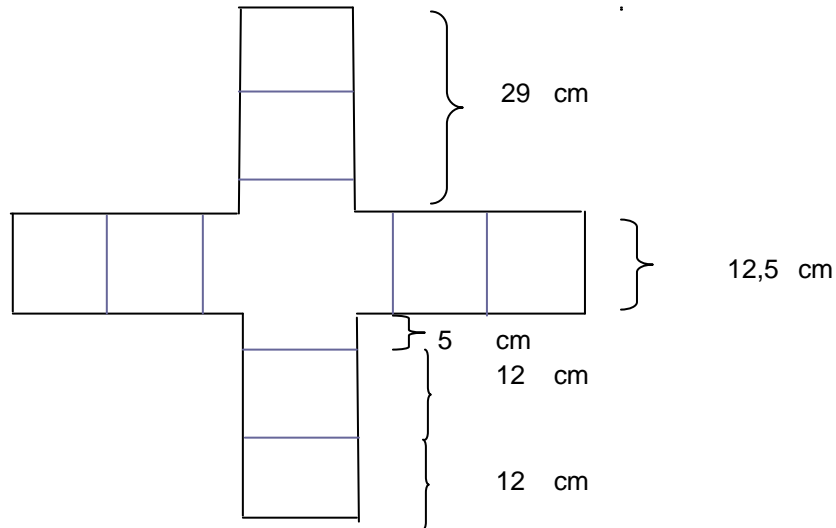


Kuva 1. Aktiivisuutta mittaavan käyttäytymispiirrekokeen koeastia ylhäältä kuvattuna.

2.4. Eksploratiivisuutta mittaava käyttäytymispiirrekoe

Eksploratiivisuutta mittaavassa käyttäytymispiirrekokeessa (mukailtu Shuranova ym. 2005) tutkin rapujen eksploratiivisuutta (käytyjen lohkojen lkm) uudessa nelisakaraisen ristin muotoisessa symmetrisessä ympäristössä 15 min ajan. Ristialtaan (kuva 2.) tarkemmat mitat: sakaran pituus 29 cm ja leveys 12,5 cm. Ristialtaan sakarat oli jaettu kahteen yhtä suureen lohkoon, joiden pituus 12 cm. Ristialtaan keskelle jäi nelisakaraisen ristin muotoinen keskialue. Samalla mittasin ravun aktiivisuutta laskemalla ravun liikkeelläoloaika (ruumiin liike, ei kävelyraajojen). Ravun koko ruumiin piti olla alueen sisällä, jotta se tulkittiin alueella olevaksi. Kokeen aikana merkitsin ylös ravun liikkumisen lohkoilta toisille (ts. mitä reittiä rapu kulki). Merkitsin myös ylös lähinnä kulmissa tapahtuneet ns. pyrstölle nousut, joissa rapu nostaa pyrstönsä avulla ruumiinsa ja saksensa ylöspäin seinää vasten. Tämä käyttäytyminen on liitetty eksploratiiviseen käyttäytymiseen (Lundberg 2004). Jaoin koeajan kuuteen jaksoon. Yhden jakson pituus oli kaksi ja puoli minuuttia. Merkitsin aktiivisuuden muistiin kokeen puolessa välissä (kolmannen jakson lopussa) ja koko koeajan loputtua. Rapujen liikkumisen lohkoissa merkitsin muistiin jokaisessa aikajaksossa. Ristialtaan keskelle suuntasin yhden jalkalampun (40 W) n. 130 cm etäisyydelle veden pinnasta. Seurasin rapujen liikettä monitorin välityksellä.

Suoritin kokeen seuraavasti jokaiselle yksilölle: Ravut rauhoittuivat lieriössä (sama kuin aktiivisuuskokeessa) koeastian keskellä 3 min. Lieriön poistamisen jälkeen asetuin mittausasemiin apuvälineiden kanssa (lomake ja sekuntikello) sekä asetin lopuksi jaksoja rytmittävän hälyttimen soimaan. Varsinainen koeaika alkoi noin neljän sekunnin kuluttua lieriön poistamisesta, kun aikajaksoja rytmittävä hälytin käynnistyi. Lieriön poistamisen ja koeajan alkaminen ei poikennut huomattavasti rapujen välillä (keskimäärin 4,7 s.).

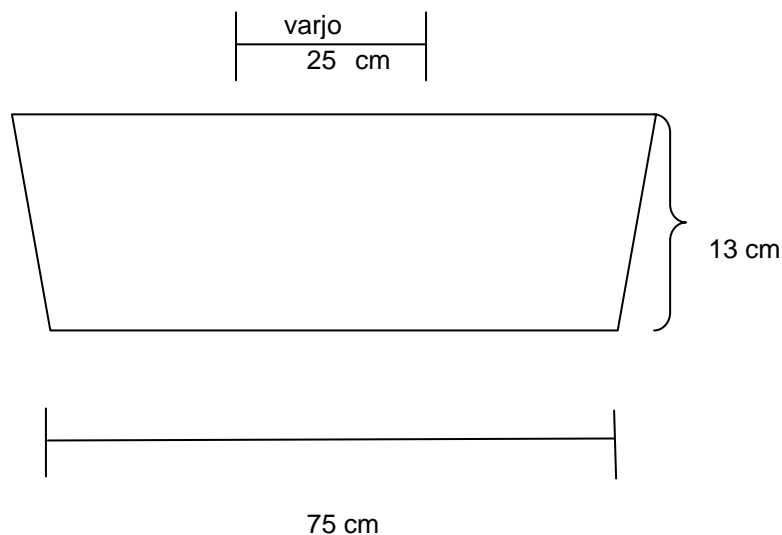


Kuva 2. Eksploratiivista käyttäytymistä mittaavan käyttäytymispiirrekokeen koeastia ylhäältä päin kuvattuna.

2.5. Rohkeutta mittaava käyttäytymispiirrekoe

Rohkeutta mittaavassa käyttäytymispiirrekokeessa mittasin rapujen rohkeutta valo-varjo-asetelmalla 10 minuutin ajan. Laskin rapujen liikkumisaktiivisuuden (kävelyraajojen liike) ja valossa vietetyn kokonaisajan. Koeastia (Kuva 3.) oli suorakulmion muotoinen tummanvihreä muoviastia (korkeus 13 cm, sisämitat 75 cm x 12 cm ja ulkomitat 78 cm X 14 cm). Ravut rauhoittuivat läpinäkyvässä lasilieriössä (korkeus 19 cm ja halkaisija 9 cm). Asetin koeastian keskelle mustan muovilevyn (pituus 25 cm koeastian pisimmän sivun suuntaisesti) "katoksi", joka loi ravuille suojaisen varjopaikan. Levy jakoi astian kolmeen yhtä suureen osaan (varjon kummallakin puolella yhtä suuret valopäädtyt). Ohjasin yhden valon (jalkalamppu) levyn keskelle. Valo (40 W) oli n. 120 cm:n etäisyydellä varjolevystä. Sermi oli astian toisella pitkällä sivulla (jalkalamppu eri puolella). Sermissä oli näköaukko, josta näin koeyksilöiden liikkeit.

Suoritin kokeen seuraavasti: Otin koeyksilön lokerikosta ja asetin sen koeastian toisessa päässä sijaitsevaan läpinäkyvään lieriöön. Annoin yksilön rauhoittua lieriössä 2-3 minuuttia, tarkoitukseni saada yksilön katsesuunta varjoa kohti. Poistin lieriön kahden minuutin jälkeen, jos yksilön katsesuunta oli varjoa kohti. Jos katsesuunta oli muualle, jatkoin rauhoittumisaikaa siihen asti kunnes yksilö kääntyi varjoa kohti. Maksimissaan rauhoittumisaika jatkui kolmeen minuuttiin asti. Merkkasin muistiin koeyksilön katsesuunnan kokeen alussa (astian sivuseinää, astian päätyä tai varjoa kohti). Varsinainen 10 minuutin koeaika alkoi siitä, kun nostin lieriön pois koeastiasta. Lieriön poistamisen jälkeen siirryin omalle paikalleni sermin taakse ja aloin mitata aktiivisuutta toisella sekuntikellolla. Aktiivisuutta aloin mittamaan siis muutaman sekunnin viiveellä käytännön sanelemien asioiden takia. Mittausviive oli keskimäärin 1.4 s.



Kuva 3. Rohkeaa käytöstä mittaavan käyttäytymispiirrekokeen koeastia pisimmiltä sivulta kuvattuna.

2.6. Aineiston analysointi

Olen käyttänyt tutkimukseni analysointiin ei-parametrisia testejä. Käyttäytymispiirteiden välisiä korrelaatioita ja toistuvuutta olen tutkinut Spearmanin järjestyskorrelaation avulla, kuten Bell ja Stamps (2004). Lajin ja sukupuolen välisiä suhteita olen analysoinut Mann-Whitney-testillä. Toistuvuudessa esiintyvien erojen merkitsevyyttä olen tutkinut parittaisella Wilcoxon –testillä. Tilastotieteelliset analyysit olen tehnyt SPSS 15.0 –ohjelmalla (Statistical Analysis Software, Chicago, Illinois).

3. TULOKSET

Tulen yleisesti viittaamaan toiseen kertaan (toistettavuus) suoritettuun käyttäytymispiirrekokeeseen jälkimmäisenä kokeena. Viittaukseni toistokokeisiin tarkoittaa tietyn käyttäytymispiirteen ensimmäistä ja jälkimmäistä koekertaa. Käyttäytymispiirrekokeiden muuttujien toistuvuus osoittautui heikoksi, joten olen tutkinut käyttäytymispiirteiden korrelaatiota keskenään lähinnä ensimmäisen kokeen tuloksien perusteella.

3.1. Aktiivisuus

Aktiivisuudelle määritin kolme muuttujaa: aktiivisena olo aika (s. yhteensä), liikuttu matka (lohkojen lkm) ja nopeus (lohkojen lkm/aktiivisena olo ajalla). Täpläravuilla aktiivisena oleva aika korreloi merkitsevästi liikutun matkan kanssa (Spearman $r_s = 0.467$, $p = 0.004$, $n = 36$), mutta ei jokiravuilla ($r_s = 0.324$, $p = 0.099$, $n = 27$).

3.1.1. Aktiivisuuden toistuvuus

Kaikkien yksilöiden kesken aktiivisuuden toistuvuus (ensimmäisen ja jälkimmäisen kokeen tuloksien toistuvuus yksilöiden kesken) oli merkitsevä: aktiivisena olo aika (Spearman $r_s = 0.826$, $p = 0.000$, $n = 63$), liikuttu matka ($r_s = 0.763$, $p = 0.000$, $n = 68$), nopeus ($r_s = 0.804$, $p = 0.000$, $n = 62$). Aktiivisuus toistui myös lajitasolla (Taulukko 5) Aktiivisuuskokeen tulosten toistettavuus osoittautui merkittäväksi lähes kaikkien muuttujien kesken, kun tarkastellaan lajia ja sukupuolia erikseen (Taulukko 6). Ainoastaan jokirapunaaraiden aktiivisena olo aika ei osoittautunut toistuvaksi muuttujaksi. Vertailin toistojen välisiä eroja lajin ja sukupuolen perusteella eriteltynä saman muuttujan välillä Wilcoxon-testin avulla. Aktiivisena olo ajalle sain merkitsevän tuloksen

jokirapukoiraiden ($Z = -2.788$, $p = 0.005$, $n = 19$) ja jokirapunaaraiden ($Z = -2.383$, $p = 0.017$, $n = 8$) kohdalla.

Taulukko 5. Aktiivisuustulosten toistuvuus (ensimmäinen koe vs. jälkimmäinen koe) ravuilla lajin perusteella eriteltynä Spearmanin järjestyskorrelaation avulla laskettuna. Vain tilastollisesti merkitsevät tulokset taulukossa.

rapu	aktiivisena olo aika (s.)			liikuttu matka (lohkojen lkm)			nopeus (s/lohkojen lkm)		
	r_s	p	n	r_s	p	n	r_s	p	n
täplärapu	0.792	0.000	36	0.677	0.000	39	0.579	0.000	35
jokirapu	0.598	0.001	27	0.757	0.000	29	0.708	0.000	27

Taulukko 6. Aktiivisuustulosten toistuvuus (ensimmäinen koe vs. jälkimmäinen koe) ravuilla lajin ja sukupuolen perusteella eriteltynä Spearmanin järjestyskorrelaation avulla laskettuna. Vain tilastollisesti merkitsevät tulokset

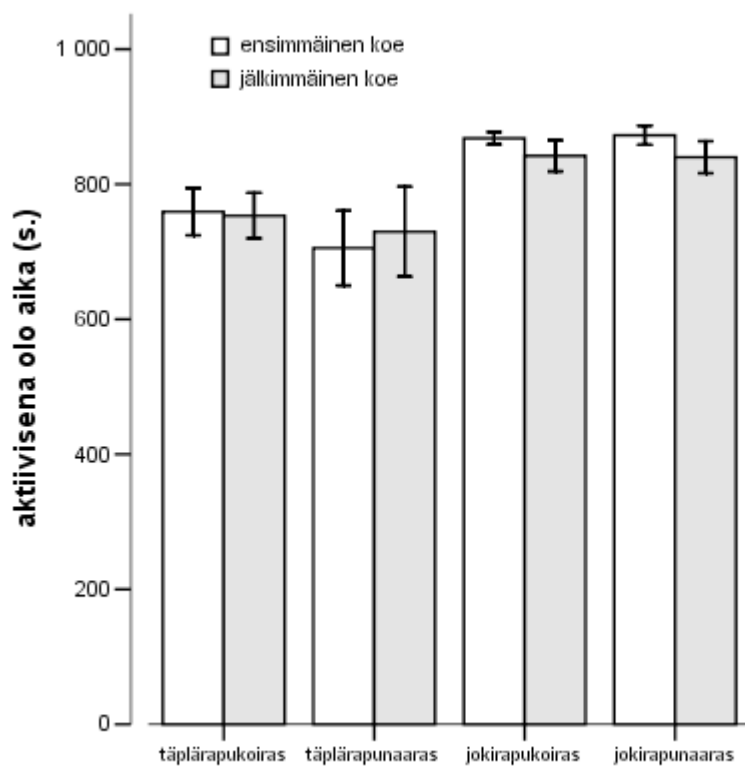
rapu	aktiivisena olo aika (s.)			liikuttu matka (lohkojen lkm)			nopeus (s/lohkojen lkm)		
	r_s	p	n	r_s	p	n	r_s	p	n
täplärapukoiras	0.845	0.000	21	0.645	0.001	22	0.519	0.019	19
täplärapunaaras	0.786	0.001	15	0.725	0.001	17	0.532	0.041	15
jokirapukoiras	0.512	0.025	19	0.659	0.001	21	0.539	0.017	19
jokirapunaaras	-	-	-	0.952	0.000	8	0.952	0.000	8

3.1.2. Lajin ja sukupuolen väliset erot aktiivisuudessa

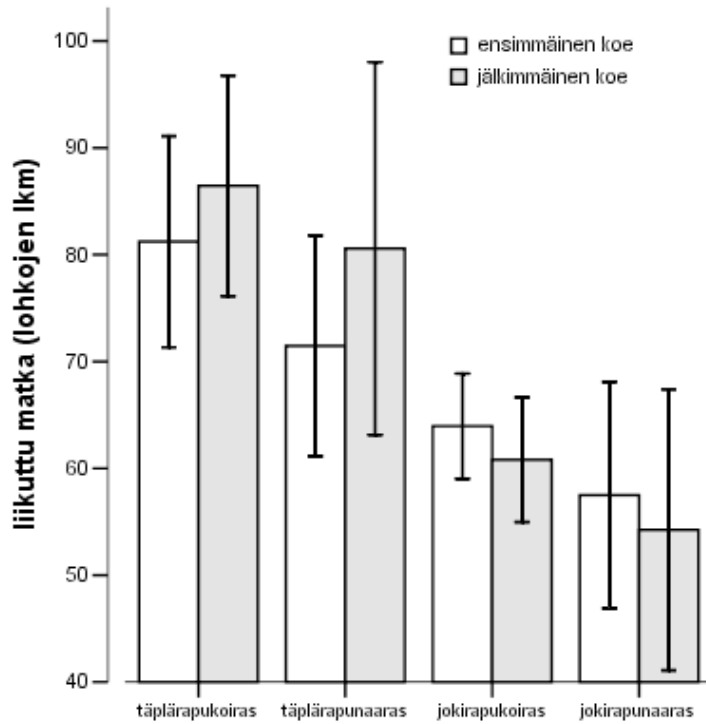
Lajien välillä löytyi eroja aktiivisena olo ajassa sekä ensimmäisessä (Mann-Whitney, $U = 20.000$, $p = 0.000$, $n = 63$) että jälkimmäisessä ($U = 148.500$, $p = 0.000$, $n = 69$) aktiivisuuskokeessa (kuva 4). Täplärapuyksilön keskimääräinen aktiivisuus oli 767 s. ja jokirapuyksilön 869 s. ensimmäisessä kokeessa. Liikutun matkan suhteen löytyi myös merkitseviä eroja ensimmäisessä ($U = 330.500$, $p = 0.002$, $n = 69$) ja jälkimmäisessä ($U = 246.500$, $p = 0.000$, $n = 68$) aktiivisuuskokeessa (kuva 5.). Erot nopeudessa olivat myös merkitseviä ensimmäisessä ($U = 118.000$, $p = 0.000$, $n = 63$) ja jälkimmäisessä ($U = 100.000$, $p = 0.000$, $n = 68$) aktiivisuuskokeessa (kuva 6).

Jokirapuyksilöillä huomataan keskiarvokohtaisesti aktiivisuudessa laskua jälkimmäisissä käyttäytymispiirrekokeissa kaikissa kolmessa aktiivisuusmuuttujassa (aktiivisena olo aika, liikuttu matka ja nopeus). Jokirapujen 'aktiivisena olo ajan' väheneminen jälkimmäisessä kokeessa on tilastollisesti merkitsevä (Wilcoxon $Z = -3.607$, $p = 0.000$, $n = 27$).

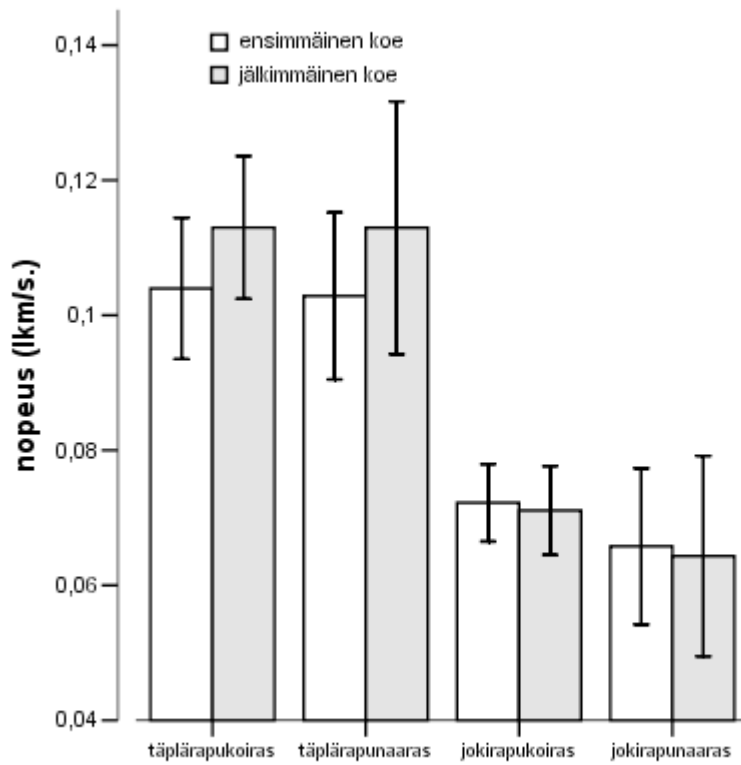
Täpläravuilla liikuttu matka ja nopeus suurenevät jälkimmäisissä kokeissa.



Kuva 4. Keskiarvot rapujen aktiivisena olo ajasta ensimmäisessä ja jälkimmäisessä aktiivisuutta mittaavassa käyttäytymispiirrekokeessa ($\bar{x} \pm se$).



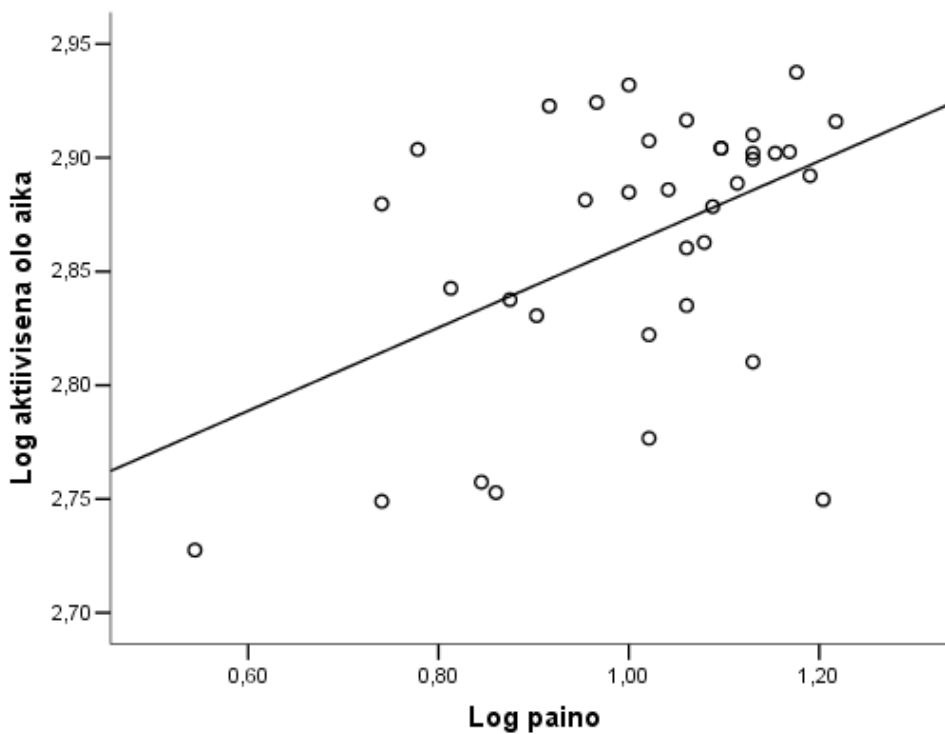
Kuva 5. Keskiarvot rapujen liikkumasta matkasta ensimmäisessä ja jälkimmäisessä aktiivisuutta mittaavassa käyttäytymispiirrekokeessa (ka ± se).



Kuva 6. Keskiarvot rapujen nopeudesta ensimmäisessä ja jälkimmäisessä aktiivisuutta mittaavassa käyttäytymispiirrekokeessa (ka ± se).

3.1.3. Aktiivisuus ja koko

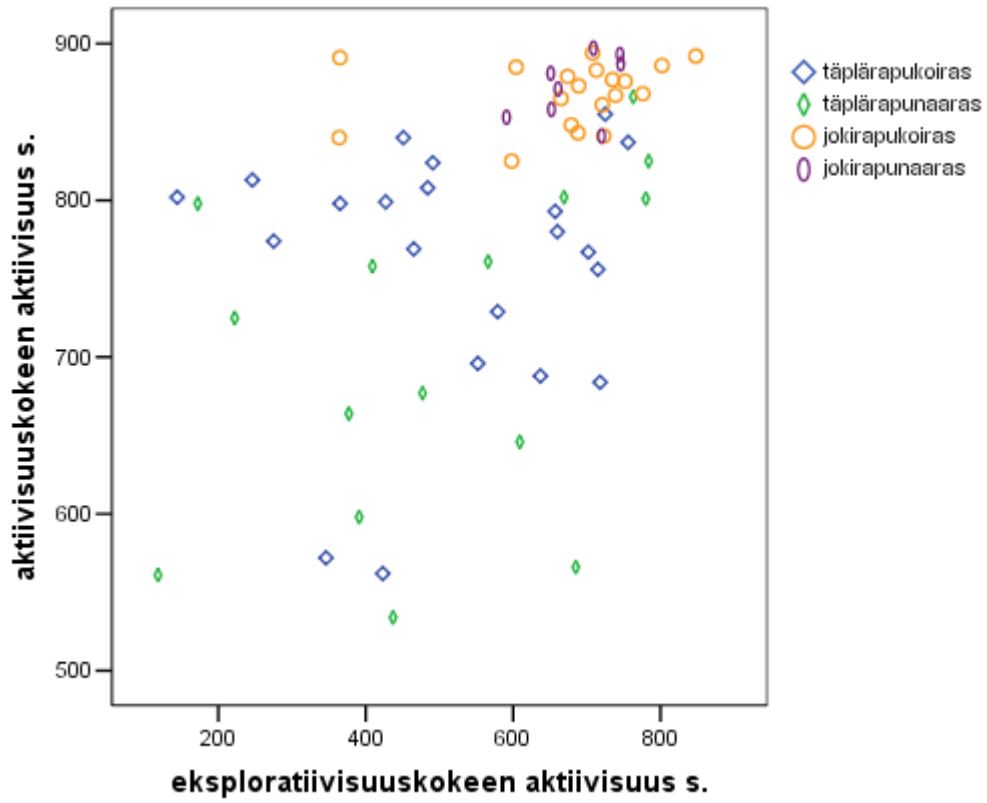
Aktiivisuuteen voi vaikuttaa ravun koko. Rapujen paino ja pituus korreloivat voimakkaasti keskenään kaikilla yksilöillä (Spearman $r_s = 0.968$, $p = 0.000$, $n = 69$). Olen tutkinut painon vaikutusta aktiivisuuteen. Ravuilla keskimääräiset painot ovat seuraavat: täplärapukoiras 11.7 g, täplärapunaaras 9.5 g, jokirapukoiras 4.6 g ja jokirapunaaras 3.9 g. Analysoitaessa kaikkia rapuja yhdessä paino korreloi aktiivisena olo ajan (Spearman, $r_s = -0.562$, $p = 0.000$, $n = 69$), liikutun matkan ($r_s = 0.440$, $p = 0.000$, $n = 69$) ja nopeuden ($r_s = 0.559$, $p = 0.000$, $n = 63$) kanssa. Täplärapuilla löytyi merkitsevä korrelaatio painon ja aktiivisena olo ajan suhteen (Spearman $r_s = 0.363$, $p = 0.029$, $n = 36$), mutta jokiravuilla korrelaatiota ei löytynyt ($r_s = 0.118$, $p = 0.557$, $n = 27$). Olen tutkinut painon vaikutusta aktiivisuuteen täplärapuilla lineaarisen regressioanalyysin avulla (kuva 14), jossa regressiosuora on merkitsevä ($F = 9.940$, $p = 0.003$). Täplärapujen aktiivisuus suurenee painon kasvaessa.



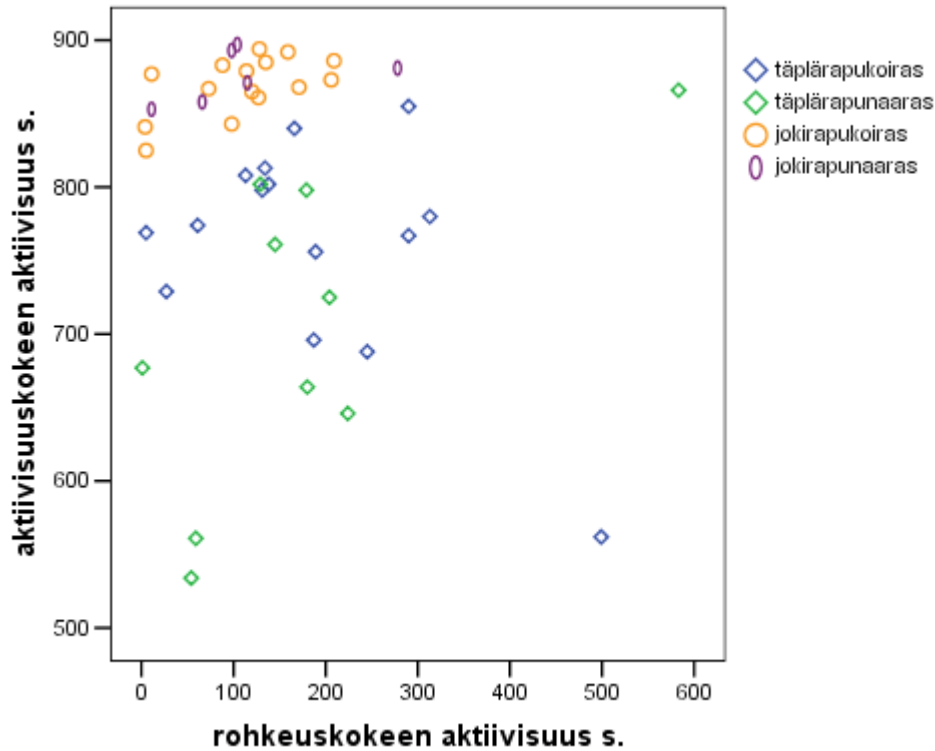
Kuva 14. Täplärapujen logaritmisesta aktiivisena olo ajasta ja logaritmisesta painosta välinen lineaarisen regressio korrelaatio. Korrelaatioyhtälö: $\text{Log}(\text{aktiivisena olo aika}) = 0.183\text{log}(\text{paino}) + 2.679$. $r^2 = 0.226$.

3.1.4. Aktiivisuuden korrelaatiot käyttäytymispiirrekokeiden kesken

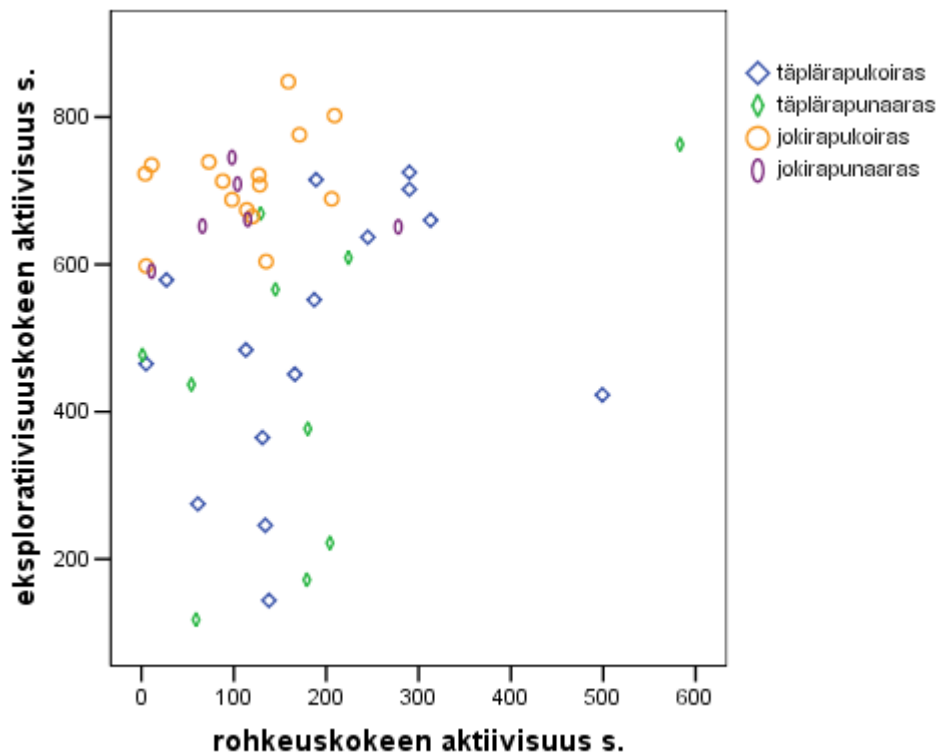
Tutkin rapujen aktiivisuuden korrelaatiota käyttäytymispiirrekokeiden välillä. Otin analyysien kohteiksi ravun 'aktiivisena olo ajan' kaikissa kolmen käyttäytymispiirrekokeiden ensimmäisissä kokeissa (Rohkeuskokeessa ei päiväryhmä I – tuloksia, koska ensimmäinen koe epäonnistui). Kaikkien yksilöiden kesken ravun aktiivisena olo aika korreloi merkitsevästi aktiivisuus – ja eksploratiivisuuskokeen välillä (Spearman $r_s = 0.554$, $p = 0.000$, $n = 63$) (kuva 7.). Lajien välisiä merkitseviä korrelaatioita ei aktiivisuuskokeen ja eksploratiivisuuskokeen välille löytynyt (täpläravut $r_s = 0.301$, $p = 0.074$, $n = 36$; jokiravut $r_s = 0.329$, $p = 0.094$, $n = 27$). Jokiravuilla löytyi merkitsevä korrelaatio aktiivisuuskokeen ja rohkeuskokeen aktiivisena olo ajalle ($r_s = 0.339$, $p = 0.133$, $n = 21$) ja jokirapukoirailla oli näiden aktiivisuuksien suhteen merkitsevä korrelaatio ($r_s = 0.579$, $p = 0.024$, $n = 15$) (kuva 15). Rohkeuskokeen ja eksploratiivista käyttäytymistä mittaavan kokeen ravun aktiivisena olo ajat eivät korreloi kaikkien yksilöiden kesken ($r_s = 0.091$, $p = 0.548$, $n = 46$) (kuva 16). Täpläravuilla kuitenkin kyseiset aktiivisuudet korreloi ($r_s = 0.429$, $p = 0.033$, $n = 25$) mutta vastaavaa korrelaatiota ei löydetty jokiravuilla ($r_s = 0.179$, $p = 0.437$, $n = 21$).



Kuva 7. Aktiivisena olo ajan korrelaatio aktiivisuutta ja eksploratiivisuutta mittaavan käyttäytymispiirteen välillä kaikkien rapujen kesken ensimmäisissä käyttäytymispiirrekokeissa.



Kuva 15. Aktiivisena olo ajan korrelaatio aktiivisuutta ja rohkeutta mittaavan käyttäytymispiirteen välillä kaikkien rapujen kesken ensimmäisissä käyttäytymispiirrekokeissa. Rohkeutta mittaavan käyttäytymispiirrekokeen aineistosta on poistettu päiväryhmä I – tulokset.



Kuva 16. Aktiivisena olo ajan korrelaatio eksploratiivisuutta ja rohkeutta mittaavan käyttäytymispiirteen välillä kaikkien rapujen kesken ensimmäisissä käyttäytymispiirrekokeissa. Rohkeutta mittaavan käyttäytymispiirrekokeen aineistosta on poistettu päiväryhmä I – tulokset.

3.2. Rohkea käyttäytyminen

Tutkimukseni rohkeaa käyttäytymistä kuvaavat muuttujat ovat valossa vietetty kokonaisaika, aktiivisuus valossa, ensimmäinen valossa vietetty aika (kokeen alkamisen jälkeen valossa vietetty aika ennen ensimmäistä varjoon menoa) ja varjosta poistumisen lukumäärä (kuinka monta kertaa rapu on poistunut varjosta kokeen aikana niin, että vain pyrstölevy on saanut jäädä varjoon). Olen tutkinut ensimmäisten kokeiden tuloksia. Aktiivisena olo aika korreloi merkitsevästi täpläravuilla ja jokiravuilla varjosta poistumisen lukumäärien (täpläravuilla Spearman $r_s = 0.438$, $p = 0.009$, $n = 34$; jokiravuilla $r_s = 0.565$, $p = 0.003$, $n = 26$) ja valossa vietetyn kokonaisajan kanssa (täpläravuilla $r_s = 0.679$, $p = 0.000$, $n = 35$; jokiravuilla $r_s = 0.864$, $p = 0.000$, $n = 26$).

3.2.1. Rohkean käyttäytymisen toistuvuus

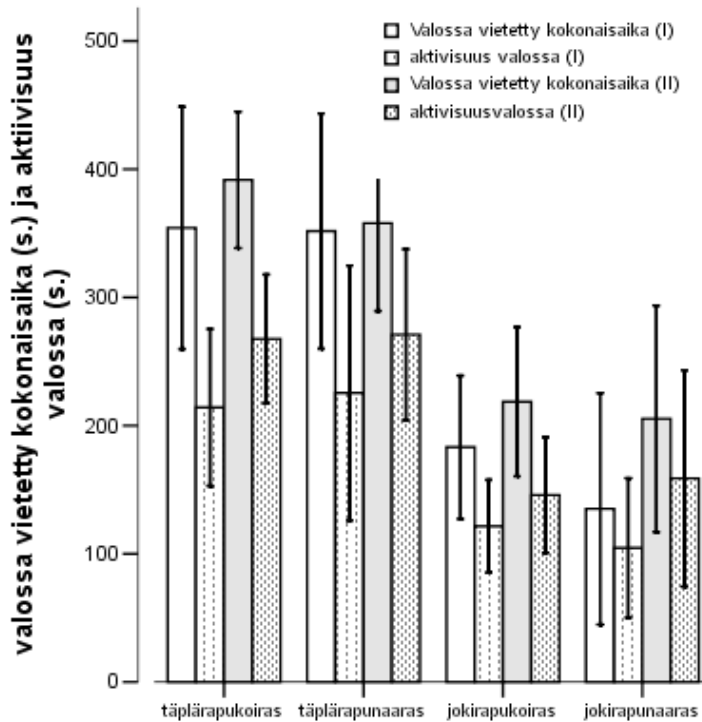
Kaikkien rapuyksilöiden kesken löytyi toistuvuutta 'valossa vietetyssä kokonaisajassa' (Spearman $r_s = 0.618$, $p = 0.000$, $n = 60$), 'aktiivisuudessa valossa' ($r_s = 0.571$, $p = 0.000$, $n = 62$) ja 'varjosta poistumisen lukumäärässä' ($r_s = 0.647$, $p = 0.000$, $n = 64$). Jokiravuilla löytyi toistuvuutta 'ensimmäisessä valossa vietetyssä ajassa' ($r_s = 0.415$, $p = 0.035$, $n = 26$) (kuva 8).

Täpläravuilla ja jokiravuilla löytyi toistuvuutta 'valossa vietetyssä kokonaisajassa' (täpläravuilla $r_s = 0.523$, $p = 0.001$, $n = 35$; jokiravuilla $r_s = 0.408$, $p = 0.043$, $n = 25$), 'aktiivisuudessa valossa' (täpläravuilla $r_s = 0.459$, $p = 0.005$, $n = 36$; jokiravuilla $r_s = 0.535$, $p = 0.005$, $n = 26$) ja 'varjosta poistumisen lukumäärässä' (täpläravuilla $r_s = 0.548$, $p = 0.001$, $n = 35$; jokiravuilla $r_s = 0.794$, $p = 0.000$, $n = 29$). Lajin ja sukupuolen perusteella eriteltynä löytyi toistuvuus 'varjosta poistumisen lukumäärässä' kaikilla ravuilla (Taulukko 7).

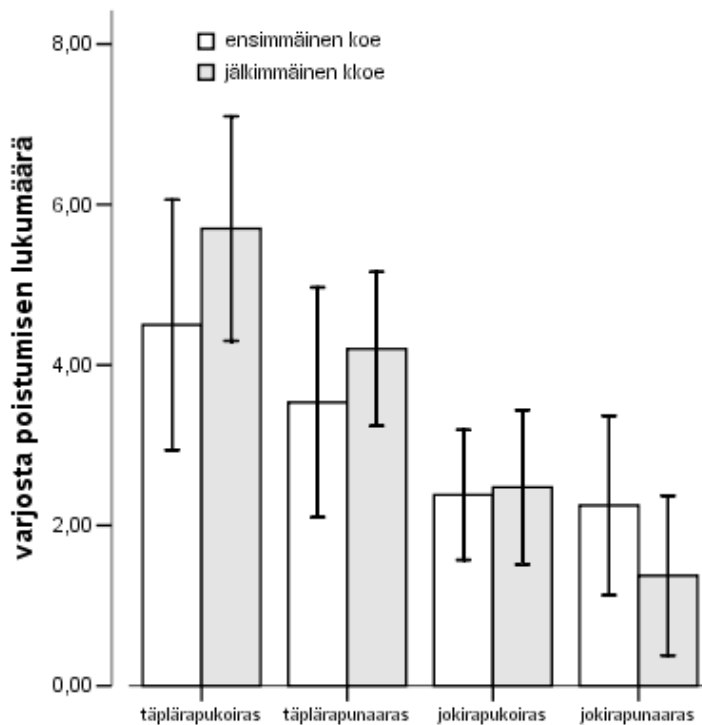
Vertailin toistokokeiden tuloksien erojen merkitsevyyttä Wilcoxon – testin avulla. Löysin merkitseviä eroja kaikkien yksilöiden kesken 'aktiivisuudessa valossa' ($Z = -2.945$, $p = 0.003$, $n = 62$). Täplärapujen aktiivisuus valossa suurenee merkitsevästi jälkimmäisessä kokeessa ($Z = -2.325$, $p = 0.020$, $n = 36$). Täplärapukoirailla löytyi merkitsevyys 'aktiivisuudessa valossa' ($Z = -2.221$, $p = 0.026$, $n = 20$) tarkasteltaessa rapuja eriteltynä lajin ja sukupuolen mukaan (kuva 9.). Täplärapujen 'varjosta poistumisen lukumäärät' myös suurenevat merkitsevästi jälkimmäisessä kokeessa ($Z = -2.194$, $p = 0.028$, $n = 35$) (kuva 10).

Taulukko 7. Rohkeustulosten toistuvuus (ensimmäinen koe vs. jälkimmäinen koe) rapuilla lajin ja sukupuolen perusteella eriteltynä Spearmanin järjestyskorrelaation avulla laskettuna. Vain tilastollisesti merkitsevät tulokset taulukossa.

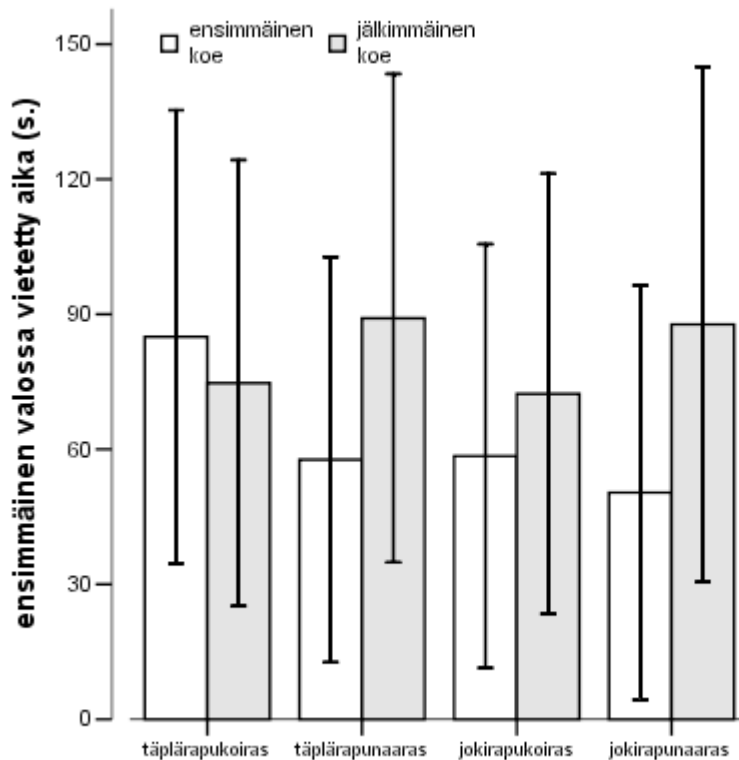
rapu	valossa vietetty kokonaisaika			aktiivisuus valossa			ensimmäinen valossa vietetty aika			varjosta poistumisen lkm		
	r_s	p	n	r_s	p	n	r_s	p	n	r_s	p	n
täplärapukoiras	0.534	0.013	21	-	-	-	-	-	-	0.525	0.018	20
täplärapunaaras	0.530	0.051	14	0.578	0.019	16	-	-	-	0.677	0.006	15
jokirapukoiras	-	-	-	0.639	0.004	18	-	-	-	0.811	0.000	21
jokirapunaaras	-	-	-	-	-	-	0.755	0.031	8	0.821	0.013	8



Kuva 9. Keskiarvot rapujen aktiivisuudesta valossa ja valossa vietetystä kokonaisajasta ensimmäisessä (I) ja jälkimmäisessä (II) rohkeutta mittaavassa käyttäytymispiirrekoeksessa (ka ± se).



Kuva 10. Keskiarvot siitä, kuinka monta kertaa rapu on poistunut varjosta ensimmäisessä (I) ja jälkimmäisessä (II) rohkeutta mittaavassa käyttäytymispiirrekoeksessa (ka ± se).



Kuva 8. Keskiarvot rapujen valossa vietetystä ajasta ennen ensimmäistä varjoon menoa ensimmäisessä ja jälkimmäisessä rohkeutta mittaavassa käyttäytymispiirrekokeessa ($ka \pm se$).

3.2.2. Lajin ja sukupuolen väliset erot rohkeudessa

Täpläravuilla on suuremmat arvot molemmissa toistokokeissa 'aktiivisuudessa valossa', 'valossa vietetyssä kokonaisajassa' ja 'varjosta poistumisen lukumäärissä'. Erot osoittautuivat merkitseviksi: 'valossa vietetty kokonaisaika' ensimmäisessä (Mann-Whitney $U = 192.500$, $p = 0.000$, $n = 62$) ja jälkimmäisessä kokeessa ($U = 176.000$, $p = 0.000$, $n = 67$); 'aktiivisuus valossa' ensimmäisessä ($U = 250.500$, $p = 0.001$, $n = 63$) ja jälkimmäisessä kokeessa ($U = 231.000$, $p = 0.000$, $n = 68$); 'varjosta poistumisen lukumäärät' ensimmäisessä ($U = 337.000$, $p = 0.014$, $n = 65$) ja jälkimmäisessä kokeessa ($U = 266.500$, $p = 0.000$, $n = 68$). Rohkeutta mittaavassa käyttäytymispiirrekokeessa ei löytynyt lajin sisällä sukupuolen välisiä merkitseviä eroja ($p \geq 0.05$).

Tein analyysit myös ilman päiväryhmä I – tuloksia. Lajien välillä löytyi eroja molemmissa toistokokeissa 'valossa vietetyn kokonaisajan' ja 'aktiivisuuden valossa' suhteen: 'valossa vietetty kokonaisaika' ensimmäisessä (Mann-Whitney $U = 2.953$, $p = 0.003$, $n = 47$) ja jälkimmäisessä kokeessa ($Z = -3.611$, $p = 0.000$, $n = 50$); 'aktiivisuus valossa' ensimmäisessä ($Z = -2.073$, $p = 0.038$, $n = 46$) ja jälkimmäisessä kokeessa ($Z = -3.323$, $p = 0.001$, $n = 52$). Merkitsevä ero löytyi myös 'varjosta poistumisen lukumäärässä' jälkimmäisenä koekertana ($Z = -2.752$, $p = 0.006$, $n = 51$). Lajin sisäisiä sukupuoleen sidottuja merkitseviä eroja ei löytynyt ($p \geq 0.05$).

Tutkin, onko vaikutusta yksilön katsesuunnalla alussa (varjoa, sivuseinää tai päätyä kohti) 'ensimmäinen valossa vietetty aika' – tulokseen. Spearmanin järjestyskorrelaation avulla en pystynyt vertailemaan näiden muuttujien välistä korrelaatiota. Olen verrannut Mann-Whitney – testin avulla 'ensimmäisen valossa vietetyn ajan' tuloksia vain niillä yksilöillä, joilla oli katsesuunta varjoa kohti alussa ensimmäisissä kokeissa (ilman päiväryhmä I – tuloksia). En löytänyt merkitseviä eroja tarkasteltuani tuloksia lajin ja sukupuolen perusteella eriteltynä ($p \geq 0.05$).

3.3. Eksploratiivinen käyttäytyminen

Eksploratiivisen käyttäytymispiirrekokeen muuttujina käytin aktiivisena oloa aikaa, käytyjen lohkojen lukumäärää, pyrstölle nousujen lukumäärää, viiveaikaa (kuinka kauan ravulta kestää liikkeelle lähteminen kokeen alussa) ja aikaa, jolloin rapu on käynyt kaikissa neljässä sakarassa ensimmäistä kertaa. Ravun tekemät 'pyrstölle nousut' tapahtuivat yleensä kulmissa. Olen ottanut analyysiini mukaan vain sellaiset 'pyrstölle nousut', joissa ravun ruumis nousee kohtisuoraan seinää vasten pyrstönsä nostamana.

Vertasin käytyjen lohkojen lukumäärää kokeen lopussa (yht. 15 min) kokeen puolivälin tuloksiin (yht. 7 min 30 s.), ja löysin merkitsevän korrelaation näiden muuttujien välille sekä ensimmäisessä (Spearman $r_s = 0.896$, $p = 0.000$, $n = 69$) että jälkimmäisessä kokeessa ($r_s = 0.881$, $p = 0.000$, $n = 69$). Aktiivisuus lopussa (15 min) ja puolessa välissä (7 min 30 s.) koetta korreloivat merkitsevästi sekä ensimmäisessä kokeessa (Spearman, $r_s = 0.943$, $p = 0.000$, $n = 66$) että jälkimmäisessä kokeessa ($r_s = 0.927$, $p = 0.000$, $n = 67$). Olen käyttänyt ensimmäisten kokeiden tuloksia analyysissäni. Olen tutkinut kokeen lopussa (15 min) ilmenneitä 'aktiivisena olo ajan' – tuloksia sekä käytyjen lohkojen lukumäärää.

3.3.1. Eksploratiivisen käyttäytymisen toistuvuus

Kaikkien yksilöiden kesken löytyi toistuvuus viiveajassa (Spearman $r_s = 0.685$, $p = 0.000$, $n = 66$), käytyjen lohkojen lukumäärässä ($r_s = 0.579$, $p = 0.000$, $n = 69$) ja aktiivisuudessa (0.595 , $p = 0.000$, $n = 68$). Molemmilla lajilla löytyi toistuvuutta viiveajassa (täpläruuvilla $r_s = 0.702$, $p = 0.000$, $n = 39$; jokiruuvilla $r_s = 0.665$, $p = 0.000$, $n = 27$), käytyjen lohkojen lukumäärässä (täpläruuvilla $r_s = 0.690$, $p = 0.000$, $n = 40$; jokiruuvilla $r_s = 0.362$, $p = 0.054$, $n = 29$) ja aktiivisuudessa (täpläruuvilla $r_s = 0.647$, $p = 0.000$, $n = 39$; jokiruuvilla 0.375 , $p = 0.045$, $n = 29$). Täpläruuvilla 'käynti kaikissa sakaroissa' on toistuvaa ($r_s = 0.408$, $p = 0.011$, $n = 38$). Täpläruukoirilla ja täpläruunaarilla käytyjen lohkojen lukumäärä, aktiivisuus ja viiveaika ovat toistuvia (taulukko 8)

Taulukko 8. Eksploraatiivisen käyttäytymisen toistuvuus (ensimmäinen koe vs. jälkimmäinen koe) ravuilla lajin ja sukupuolen perusteella eriteltynä Spearmanin järjestyskorrelaation avulla laskettuna. Vain tilastollisesti merkitsevät tulokset taulukossa.

rapu	käytyjen lohkojen lkm			aktiivisuus			viiveaika		
	r _s	p	n	r _s	p	n	r _s	p	n
täplärapukoiras	0.754	0.000	23	0.686	0.000	23	0.577	0.005	22
täplärapunaaras	0.647	0.005	17	0.625	0.010	16	0.776	0.000	17
jokirapukoiras	-	-	-	0.439	0.047	21	0.649	0.002	20
jokirapunaaras	-	-	-	-	-	-	-	-	-

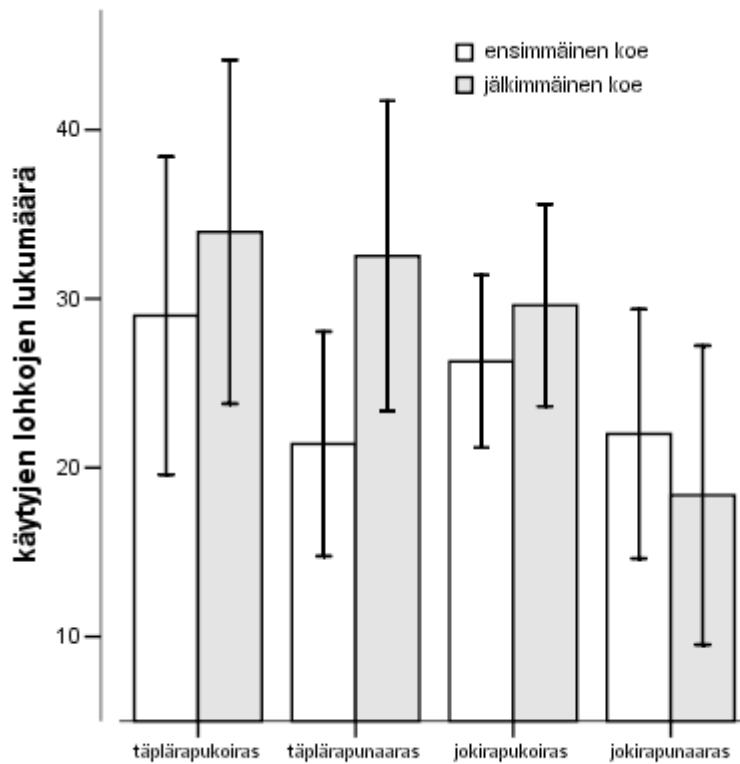
3.3.2. Lajin ja sukupuolen väliset erot eksploraatiivisessa käyttäytymisessä

Täplärapuyksilön aktiivisuus on ensimmäisessä kokeessa keskimäärin 515 s. ja jokiravuilla 684 s. Lajien välinen ero aktiivisuudessa on merkitsevä (Mann-Whitney $U = 271.000$, $p = 0.000$, $n = 69$). Käytyjen lohkojen lukumäärä kasvaa jälkimmäisessä kokeessa keskiarvokohtaisesti täpläravuilla ja jokiravuilla (kuva 11), mutta erotuksen määrä on merkitsevä ainoastaan täplärapunaarailla (Wilcoxon $Z = -2.729$, $p = 0.006$, $n = 17$). Ravun 'aktiivisena olo aika' nousee hieman keskiarvokohtaisesti täpläravuilla jälkimmäisessä kokeessa, kun taas jokiravuilla aktiivisuus vähenee jälkimmäisessä kokeessa (kuva 12.). Edellä mainitut tulokset eivät kuitenkaan ole merkitseviä (Wilcoxon $p \geq 0.097$). Jokiravuilla 'käynti kaikissa sakaroissa' – aika on täplärapuja merkitsevästä suurempi ensimmäisessä kokeessa (Mann-Whitney $U = 396.500$, $p = 0.044$, $n = 67$) (kuva 13.).

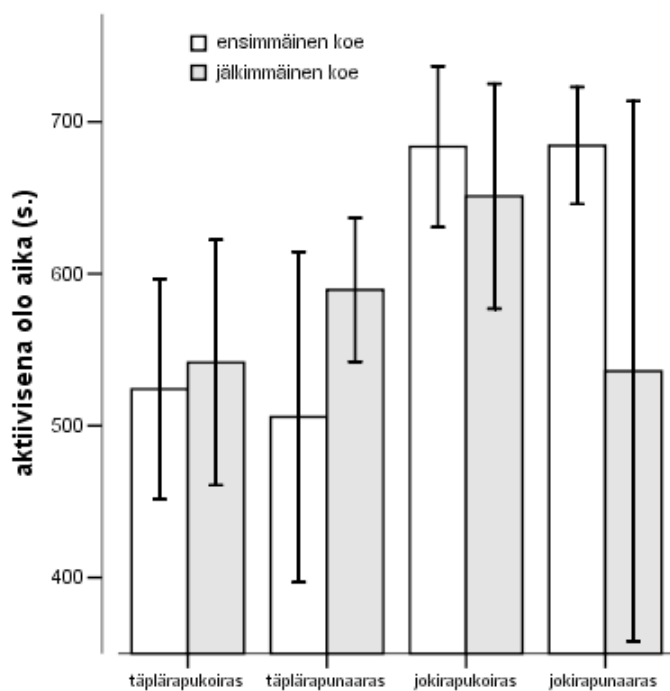
Tutkin, onko 'pyrstölle nousu' mahdollisesti eräs tunnusmerkki eksploraatiivisesta käyttäytymisestä. Jokirapukoirailla oli keskimääräisesti eniten 'pyrstölle nousuja' ensimmäisessä ja jälkimmäisessä kokeessa verrattaessa lajia ja sukupuolia erikseen (taulukko 9). Lajien välillä ei kuitenkaan löydetty merkitseviä eroja ensimmäisessä tai jälkimmäisessä käyttäytymispiirrekokeessa 'pyrstölle nousujen' lukumäärissä (Mann-Whitney $p \geq 0.144$).

Taulukko 9. Rapujen tekemien 'pyrstölle nousujen' yksilökohtaiset keskiarvot lajin ja sukupuolen perusteella eriteltynä ensimmäisessä ja jälkimmäisessä kokeessa.

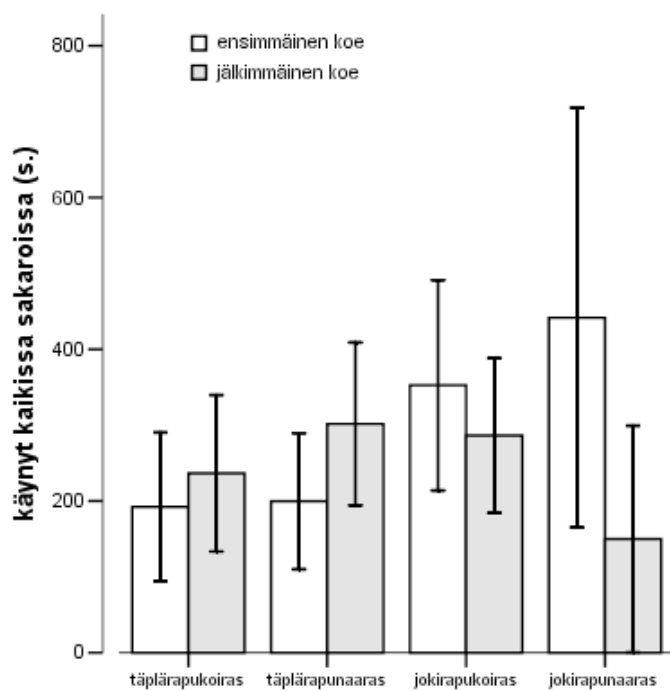
rapu	Keskiarvo	
	ensimmäinen koe	jälkimmäinen koe
täplärapukoiras	1,65	1,57
täplärapunaaras	1,65	1,71
jokirapukoiras	2,05	2,00
jokirapunaaras	1,50	1,86



Kuva 11. Keskiarvot rapujen käymien lohkojen lukumäärästä ensimmäisessä ja jälkimmäisessä eksploratiivista käyttäytymistä mittaavassa kokeessa (ka ± se).



Kuva 12. Keskiarvot ravun aktiivisena olo ajasta ensimmäisen ja jälkimmäisen kokeen aikana (ka ± se).



Kuva 13. Keskiarvot siitä ajasta, kun rapu on käynyt ensimmäistä kertaa kaikissa neljässä sakarassa ensimmäisen ja jälkimmäisen kokeen aikana (ka ± se).

3.3.3. Viiveajan korrelaatiot käyttäytymispiirrekokeiden kesken

Jokaisessa käyttäytymispiirrekokeessa laskin ravun mahdollisen viiveajan (latency to explore), jos rapu ei lähtenyt heti liikkeelle kokeen alussa. Olen tutkinut viiveajan (latency to explore) korrelaatiota aktiivisuutta ja eksploratiivista käyttäytymistä mittaavien kokeiden kesken. Tutkimuksen kohteeksi olen ottanut käyttäytymispiirteiden ensimmäiset kokeet (rohkeutta mittaavan käyttäytymispiirrekokeen tulokset ei mukana, koska ilman päiväryhmä I – tuloksia en saanut tarpeeksi aineistoa analyysihini). Kaikkien yksilöiden kesken löysin korrelaation viiveajassa (Spearman $r_s = 0.339$, $p = 0.005$, $n = 68$) Lajin mukaan eriteltynä löytyi merkitsevä korrelaatio jokiravuilla viiveajassa (Spearman $r_s = 0.668$, $p = 0.000$ ja $n = 29$). Vain jokirapukoirailla osoittautui olevan lajin ja sukupuolen perusteella eriteltynä merkitsevä korrelaatio viiveajassa ($r_s = 0.652$, $p = 0.001$, $n = 21$).

3.4. Käyttäytymispiirteiden väliset korrelaatiot

3.4.1. Rohkeus vs. aktiivisuus

Tutkimukseni kohteena ovat korrelaatiot aktiivisuutta mittaavan käyttäytymispiirrekokeen ravun 'aktiivisena olo ajan' korrelaatiot rohkeutta mittaavan käyttäytymispiirrekokeen eri muuttujiin ensimmäisissä käyttäytymispiirrekokeissa. Tutkittavat rohkeuskokeen muuttujat ovat varjosta poistumisen lukumäärä, ensimmäinen valossa vietetty aika sekä valossa vietetty kokonaisaika. Kaikkien yksilöiden kesken ei löytynyt merkitseviä korrelaatioita. Lajin mukaan eriteltynä jokiravuilla korreloi merkitsevästi aktiivisuus ja varjosta poistumisen lukumäärä ($r_s = 0.664$, $p = 0.000$, $n = 24$). Jokirapukoirailla löytyi merkitsevä korrelaatio aktiivisuuden ja varjosta poistumisen lukumäärän suhteen (Spearman $r_s = 0.650$, $p = 0.003$, $n = 18$). Jokirapukoirailla löytyi samojen muuttujien suhteen korrelaatio myös

jälkimmäisissä käyttäytymispiirrekokeissa (Spearman $r_s = 0.544$, $p = 0.011$, $n = 21$).

3.4.2. Rohkeus vs. eksploratiivisuus

Tutkimuksen kohteena ovat ensimmäisien kokeiden rohkeusmuuttujien (varjosta poistumisen lukumäärä, ensimmäinen valossa vietetty aika ja valossa vietetty kokonaisaika) korrelaatiot eksploratiivisuuskokeen muuttujien kanssa (käytyjen lohkojen lukumäärä, käynti kaikissa sakaroissa ja pyrstölle nousujen lukumäärä). Kaikkien yksilöiden kesken ei löytynyt merkitseviä korrelaatioita. Lajin mukaan eriteltynä ei myöskään löytynyt korrelaatioita. Ainoa merkitsevä korrelaatio löytyi jokirapunaarailla muuttujien 'käynnillä kaikissa sakaroissa' ja 'varjosta poistumisen lukumäärien' kesken (Spearman $r_s = -0.896$, $p = 0.016$, $n = 6$).

3.4.3. Eksploratiivisuus vs. aktiivisuus

Tutkimuksen kohteena ovat ensimmäisien kokeiden tulokset. Tutkin Aktiivisuuskokeen aktiivisena olo ajan korrelaatiota eksploratiivisuutta mittaavan käyttäytymispiirrekokeen seuraavia muuttujia vasten: käytyjen lohkojen lukumäärä, käynti kaikissa sakaroissa ja pyrstölle nousujen lukumäärä. Kaikkien yksilöiden kesken ei löytynyt merkitseviä korrelaatioita. Myöskään lajin mukaan eriteltynä ei löytynyt merkitseviä korrelaatioita. Ainoa merkitsevä korrelaatio aktiivisuudelle löytyi jokirapunaarailla muuttujan 'käynnillä kaikissa sakaroissa' kesken (Spearman $r_s = -0.732$, $p = 0.039$, $n = 8$).

4. TULOSTEN TULKINTA

4.1. Tutkimustuloksia mahdollisesti vääristävät tekijät

Jouduin karsimaan osan tuloksista pois mittausvirheiden takia, kuten valitettavasti kävi rohkeuskokeen päiväryhmä I –tuloksien kanssa. Aktiivisuuskokeessa jotkut rapuyksilöt tuntuivat välttelevän koeastian toista reunaa (valoisampaa) ja epäilin tämän vaikuttaneen aktiivisuustuloksiin, etenkin liikutun matkan suhteen. Koska aktiivisuutta kuvaavat eri muuttujat korreloivat hyvin aktiivisuuskokeessa, en usko että välttely on vaikuttanut tutkimustuloksiini merkitsevästi. Jokirapunaaraiden pienen otoskoon takia on jokirapunaaraiden tuloksien tulkinta epävarmaa. En ole myöskään tarkastellut analyyseissäni, eroaako munia kantavien täplärapunaaraiden käyttäytyminen muiden täplärapunaaraiden käyttäytymisestä. Sitä olisi ollut mielenkiintoista tutkia, sillä munia kantavat hummerinaaraat käyttäytyvät eri tavalla kuin munia kantamattomat naaraat aggressiivisuuden suhteen (Mello ym. 1999). Eläimen fyysinen olotila voi vaikuttaa käyttäytymiseen (Sih ym. 2004b). Monilta tutkimusravuiltani löytyi epäsymmetrisyyttä saksien, antennoiden ja jalkaparien suhteen, ja nämä epäsymmetrisyydet olivat jokiravuilla runsaampia.

Kokeita tein klo 9.00-20.00 välillä, ja oletin, että rapujen aktiivisuus on tuona aikana vakio. Rapujen koejärjestys oli satunnainen, joten joidenkin yksilöiden tulokset olen voinut mitata hyvinkin eri aikaan päivästä. Barbaresi & Gherardi (2001) ovat tutkineet lämpötilan vaikutusta ravun käyttäytymiseen. Heidän tutkimuksissa + 10° C on lämpötila, jossa ravun keskimääräinen aktiivisuus aamulla ja päivällä on melko vakio. Ravun aktiivisuus alkaa kuitenkin nousta klo 18 jälkeen. Koska omassa tutkimuksessani aktiivisuus oli hyvin toistuva käyttäytymispiirre, uskoisin koerapujeni aktiivisuuden olleen melko vakio.

Rohkeuskokeen muuttujat eivät kuvanneet hyvin rohkeaa käyttäytymistä. Aktiivisena olo aika korreloi positiivisesti valossa vietetyn kokonaisajan ja

varjosta poistumisen lukumäärien kanssa täpläravuilla ja jokiravuilla. Muuttajat korreloivat hyvin aktiivisuuden kanssa. Aktiivinen rapu todennäköisesti tulee varjosta ulos useammin ja näin ollen myös viettää valossa enemmän aikaa kuin ei niin aktiivinen rapu. Jos rapu viihtyy hyvin valossa, myös ensimmäinen valossa vietetty aika on todennäköisesti suurempi. Ensimmäinen valossa vietetty aika ei korreloinut ravun aktiivisuudella valossa. Ensimmäinen valossa vietetty aika ei kuitenkaan eronnut mitenkään erityisesti rapuyksilöiden kesken (toistuvuus vain jokirapunaarailla).

Käyttäytymissyndroomien pysyvyys on vaihtelevaa. Saman lajin eri populaatioilla voi olla erilaiset korrelaatiot tiettyjen käyttäytymispiirteiden välillä. Tällainen tilanne on todettu kolmipiikeillä, joiden aktiivisuus, aggressiivisuus ja rohkeus korreloivat eri tavalla kahden populaation välillä (Bell & Stamps 2004). Tulokset jotka sain, voivat olla erilaisia toisia rapupopulaatioita tarkasteltaessa.

4.2. Tutkimustuloksiini perustuva yhteenveto

4.2.1. Käyttäytymisen toistuvuus

Käyttäytymisen toistuvuus osoittautui melko hyväksi, vaikka jälkimmäisen kokeen tulokset olivatkin usein merkitsevästi erilaisia ensimmäisen kokeen tuloksiin verrattuna. Käyttäytymisen toistettavuus osoittautui aktiivisuuskokeen kohdalla kaikkien muuttujien (aktiivisena olo aika, liikuttu matka ja nopeus) kesken; ainoastaan jokirapunaarailla aktiivisena olo aika ei ollut toistuva muuttuja. Rohkean käyttäytymisen suhteen löytyi täplärapukoirailla ja -naarailla toistuvuus valossa vietetyn kokonaisajan suhteen. Kaikilla ravuilla löytyi lajin ja sukupuolen mukaan eriteltynäkin toistuvuus varjosta poistumisen lukumäärän suhteen. Eksploratiivisen käyttäytymisen toistuvuus oli täpläravuilla parempi kuin jokiravuilla. Täplärapukoirailla ja -naarailla löytyi toistuvuus käyttäjien lohkojen lukumäärissä, aktiivisena olo ajassa sekä viiveajassa.

Jokiravuilla eksploratiivisen käyttäytymisen toistuvuus näyttäisi olevan sukupuoleen sidottu, sillä vain jokirapukoirailla ilmeni aktiivisena olo ajan ja viiveajan suhteen toistuvuutta.

4.2.2. Lajin ja sukupuolen väliset erot

Jokirapujen aktiivisena olo aika on suurempi kuin täpläravuilla aktiivisuuskokeessa ja eksploratiivisuuskokeessa. Täplärapujen aktiivisuus valossa on jokirapuja suurempaa. Jokirapujen aktiivisuus vähenee jälkimmäisissä kokeissa (aktiivisena olo ajan väheneminen tilastollisesti merkitsevä aktiivisuuskokeen kohdalla). Täplärapujen aktiivisena olo aika suurenee aktiivisuuskokeen jälkimmäisessä kokeessa. Rohkeuskokeessa täplärapujen aktiivisuus valossa myös suurenee jälkimmäisessä kokeessa verrattuna ensimmäisen kokeen tuloksiin, mikä on tilastollisestikin merkitsevää. Mielenkiintoista on se, että vaikka havaitsin täpläravuilla positiivisen korrelaation painon ja aktiivisuuden välille, eivät täpläravut keskimääräisesti paljon painavampinakaan ole jokirapuja aktiivisempia. Jokirapukoirailla löytyi positiivinen korrelaatio aktiivisuuskokeen aktiivisena olo ajan ja rohkeuskokeen valossa vietetyn kokonaisajan välille.

Rohkeutta mittaavassa käyttäytymispiirrekokeessa täpläravuilla oli suuremmat arvot (merkitsevä ero) sekä ensimmäisessä että jälkimmäisessä kokeessa seuraavissa muuttujissa: aktiivisuus valossa, valossa vietetty kokonaisaika ja varjosta poistumisen lukumäärät.

Eksploratiivista käyttäytymistä mittaavassa kokeessa jokiravuilla on suurempi aktiivisuus (merkitsevä ero). Jokirapujen 'käynti kaikissa sakaroissa' –aika oli merkitsevästi täplärapuja suurempi eli jokiravuilta meni enemmän aikaa uuden alueen tutkimiseen. Koska kokeissani täpläravut ovat kooltaan suurempia kuin jokiravut, pitäisi kuljetun matkan määrään ottaa huomioon

ravun koko. Siksi tutkimustulokset liikutun matkan suhteen kaipaivat lisäanalyysijä (myös aktiivisuuskokeessa).

4.2.3. Käyttäytymispiirteiden väliset korrelaatiot

Valitettavasti ,esikokeista huolimatta, rohkeutta ja eksploratiivista käyttäytymistä mittaavat kokeet eivät olleet onnistuneita valintoja kyseisten käyttäytymisien tutkimiseen. Merkitseviä korrelaatiotuloksia sain vain vähän. Jokirapunaarailla löysin merkitsevän korrelaation rohkeuskokeen varjosta poistumisen lukumäärän ja eksploratiivisuuskokeen 'käynnillä kaikissa sakaroissa' – välille. Jokirapunaarailla oli myös merkitsevä korrelaatio aktiivisuuskokeen aktiivisena olo ajan ja eksploratiivisuuskokeen 'käynnillä kaikissa sakaroissa' –välille. Jokirapukoirailta löytyi merkitsevä korrelaatio aktiivisuuskokeen aktiivisena olo ajan ja rohkeuskokeen varjosta poistumisen lukumäärän suhteen. Puhka (2008) on opinnäytetyössään tutkinut jokirapukoiraiden dominanssijhierarkiaa, ja löytänyt myös positiivisen korrelaation rohkealle (liikuttu matka saalistusriskin aikana) ja aktiiviselle (liikuttu matka uudessa ympäristössä) käyttäytymiselle.

En voi saamieni tulosten perusteella todeta joki- tai täpläravuilla olevan käyttäytymissyndroomaa, jossa aktiivisuus, rohkeus ja eksploratiivisuus olisivat korreloituneena.

5. LOPPUSANAT JA KIITOKSET

Ravun käyttäytymisen tutkiminen on ollut haastavaa, mutta hyvin mielenkiintoista. Omien tutkimusrapujen kanssa monta kuukautta 'peuhattuani' olen vakuuttunut niiden keskuudessa olevan hyvinkin yksilöllisiä käyttäytymiseroja. Kiitokset Heikki Hirvoselle käyttäytymissyndroomateorian pariin johdattamisesta ja iso hali Aki Puhkalle, joka on kärsivällisesti auttanut minua muuttamaan teoria käytännöksi.

6. LÄHTEET

Barbaresi, S. & Gherardi, F. 2001: Daily activity of the white-clawed crayfish, *Austropotamobius pallipes* (Lereboullet): a comparison between field and laboratory studies. — *Journal of Natural History* 35: 1861–1871.

Bell, A.M. 2007: Future directions in behavioural syndromes research. — *Proceedings of the Royal Society* 274: 755–761.

Bell, A.M. & Stamps, J. A. 2004: Development of behavioural differences between individuals and population on sticklebacks, *Gasterosteus aculeatus*. — *Animal Behaviour* 68: 1339–1348.

Breithaupt, T. & Eger, P. 2002: Urine makes the difference: chemical communication in fighting crayfish made visible. — *The Journal of Experimental Biology* 205:1221–1231.

Coleman, K. & Wilson, D.S. 1998: Shyness and boldness in pumpkinseed sunfish: individual differences are context-specific. — *Animal Behaviour* 56: 927–936.

Dingemanse, N.J., Both, C., Drent, P.J., van Oers, K. & van Noordwijk, A.J. 2002: Repeatability and heritability of exploratory behaviour in great tits from the wild. — *Animal Behaviour* 64: 929–938.

Dingemanse, N.J., Both, C., van Noordwijk, A.J., Rutten, A.L. & Drent, P.J. 2003: Natal dispersal and personalities in great tits (*Parus major*). — *Proceedings of the Royal Society London B* 270: 741–747.

Drent, P.J., van Oers, K. & van Noordwijk, A.J. 2003: Realized heritability of personalities in the great tit (*Parus major*). — *Proceedings of the Royal Society London B* 270: 45–51.

Gosling, S.D. 2001: From mice to men: What can we learn about personality from animal research? — *Psychological Bulletin* 127: 45–86.

Fraser, D.F., Gilliam, J.F., Daley, M.J., Le, A.N. & Skalski, G.T. 2001: Explaining leptokurtic movement distributions: intrapopulation variation in boldness and exploration. — *American Naturalist* 158: 124–135.

Järvenpää, T. & Kirjavainen, J. 1992: Crayfish stockings in Finland. — *Finnish Fisheries Research* 14: 69–75.

Kilpinen, K. 2003: Suomen rapu. — Edita publishing Oy. Helsinki. 246 s.

Kolar, C.S. & Lodge, D.M. 2001: Progress in invasion biology: Predicting invaders. — *Trends in Ecology and Evolution* 16: 199–204.

- Mello, J.J., Cromarty, S.I. & Kass-Simon, G. 1999: Increased aggressiveness in gravid American lobsters, *Homarus americanus*. — *Aggressive behaviour* 25: 451-472.
- Puhka, A. 2007: Jokirapukoiraiden dominanssihierarkia: resurssin, saalistusriskin ja käyttäytymispiirteiden vaikutus. — Pro gradu. Helsingin yliopisto, Bio- ja ympäristötieteiden laitos. 52 s.
- Reale, D., Gallant, B.Y., Leblanc, M. & Festa-Bianchet, M. 2000: Consistency of temperament in bighorn ewes and correlates with behaviour and life history. — *Animal Behaviour* 60: 589–597.
- Richardson, J.M.L. 2001: A comparative study of activity levels in larval anurans and response to the presence of different predators. — *Behavioral Ecology* 12: 51–58
- Sih, A., Bell, A. M. & Johnson, J. C. 2004a: Behavioral syndromes: An ecological and evolutionary overview. — *Trends in Ecology and Evolution* 19: 372–377.
- Sih, A., Bell, A. M., Johnson, J. C. & Ziemba, R. E. 2004b: Behavioral syndromes: An integrative overview. — *The Quarterly Review of Biology* 79: 241–277.
- Shuranova, Z., Burmistrov, Y. & Abramson, C.I. 2005: Habituation to a novel environment in the crayfish *Procambarus cubensis*. — *Journal of Crustacean Biology* 25: 488–494.
- Song, C-K., Herberholz, J. & Edwards, D. H. 2006: The effects of social experience on the behavioural response to unexpected touch in crayfish. — *The Journal of Experimental Biology* 209: 1355–1363.
- Söderbäck, B. 1991: Interspecific dominance relationship and aggressive interactions in the freshwater crayfishes *Astacus astacus* (L.) and *Pacifastacus leniusculus* (Dana). — *Can. J. Zool.* 69: 1321–1325.
- Söderbäck, B. 1995: Replacement of the native crayfish *Astacus Astacus* by the introduced species *Pacifastacus leniusculus* in a Swedish lake: possible causes and mechanisms. — *Freshwater Biology* 33: 291–304.
- Tsukerzis, Y. M. 1976: Interspecific competition in closely related species of crayfish (*Astacus astaus*, *Astacus leptodactylus* and *Pacifastacus leniusculus*, Decapoda, Crustacea). — *Doklady biol. Sci., Ser. Biol.* 119: 283–285.
- van Oers, K., Drent, P. J., de Goede, P., van Noordwijk, A. J. 2004: Realized heritability and repeatability of risk-taking behaviour in relation to avian personalities. — *Proceedings of the Royal Society London B* 271: 65–73.

Verbeek, M.E.M., Drent, P.J. & Wiepkema, P.R. 1994: Consistent individual differences in early exploratory behaviour of male great tits. — *Animal Behaviour* 48: 1113–1121

Westman, K. 1985: Rapu ja ravustus. — Weilin+Göös. Espoo. 173 s.

Westman, K., Savolainen, R. & Julkunen, M. 2002: Replacement of the native crayfish *Astacus astacus* by the introduced species *Pasifastacus leniusculus* in a small, enclosed Finnish lake: a 30-year study. — *Ecography* 25: 53–73.