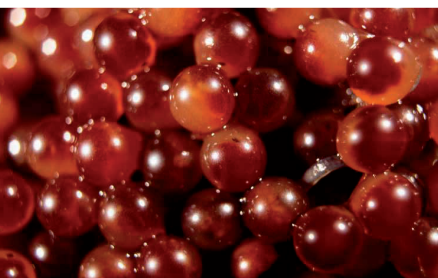


Joki- ja täpläravun elinkierto ja levinneisyys

Kirjallisuusselvitys

Sirkka Heinimaa ja Markku Pursiainen

www.rktl.fi



RIISTA - JA KALATALOUS — SELVITYKSIÄ

6/2010

RIISTA- JA KALATALOUS

S E L V I T Y K S I Ä

6 / 2 0 1 0

Joki- ja täpläravun elinkierto ja levinneisyys

Kirjallisuusselvitys

Sirkka Heinimaa ja Markku Pursiainen



Julkaisija:
Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitos
Helsinki 2010

Kannen kuvat:
Jouni Tulonen

Julkaisujen myynti:
[www.rktl.fi /julkaisut](http://www.rktl.fi/julkaisut)
[www.juvenes.fi /verkkokauppa](http://www.juvenes.fi/verkkokauppa)

Pdf-julkaisu verkossa:
[www.rktl.fi /julkaisut/](http://www.rktl.fi/julkaisut/)

ISBN 978-951-776-759-0 (painettu)
ISBN 978-951-776-760-6 (verkkojulkaisu)

ISSN 1796-8887 (painettu)
ISSN 1796-8895 (verkkojulkaisu)

Painopaikka: Tampereen Yliopistopaino Oy – Juvenes Print

Sisällys

Tiivistelmä	4
Sammandrag	5
Abstract	6
1. Täplärapu voi syrjäyttää jokiravun	7
2. Rapujen kuorenvaihdon ja lisääntymisen säätely.....	8
2.1. Kasvu ja kuorenvaihto.....	8
2.1.1. Kuorenvaihdon vaiheet.....	8
2.1.2. Kuorenvaihdon säätely	8
2.2. Lisääntyminen	9
2.2.1. Sukukypsyys ja lisääntymisen välivuodet	9
2.2.2. Sukusolujen kypsymisen säätely	9
2.3. Kuorenvaihdon ja lisääntymisen välinen vuorovaikutus.....	10
3. Parittelu ja mädin haudonta	11
3.1. Täplärapu	11
3.2. Jokirapu	11
4. Täpläravun levinneisyys ja olosuhteet Pohjois-Amerikassa.....	12
5. Joki- ja täplärapu Euroopassa.....	14
6. Joki- ja täpläravun elinolosuhteet Euroopassa	16
6.1. Ilmasto-olot	16
6.2. Päivän pituus ja veden lämpötila.....	17
7. Joki- ja täpläravun esiintymisen reunaehtoja	19
7.1. Ympäristöolosuhteet	19
7.2. Joki- ja täpläravun biologiset erot.....	19
7.3. Pohjoista levinneisyysalueen rajaa etsimässä.....	20
Kiitokset.....	21
Viitteet.....	22

Tiivistelmä

Jokirapu ja täplärapu elävät Suomessa levinneisyytensä pohjoisilla rajoilla. Molempien leviämistä on edistetty istutuksin. Täplärapu on kilpailijana vahvempi ja jokirapu olisi vaarassa hävitä, jos lajien levinneisyys olisi yhtenevä. Pohjoisessa jokirapu voi kuitenkin olla parempi sopeutuja ja siten suojassa täplärapujen aiheuttamalta paineelta.

Täplärapu on peräisin USA:n luoteisosista, missä rannikolla vallitsee lauhkea ja sisämaassa vuoristoilmasto. Suomi on mantereinen, ja täpläravun alkuperäalueet sijaitsevat 10–20 leveysastetta Suomea etelämpänä. Päivän pituus ja veden lämpötila muuttuvat pohjoisen jokirapualueilla jyrkemmin ja ääriolosuhteiden ero on suurempi kuin täpläravun alkuperävesissä.

Rapujen levinneisyyttä rajoittavat kasvukauden ja päivän pituus sekä lämpötila. Pitenevä päivä ja nouseva lämpötila käynnistävät kuorenvaihdot, lyhenevä päivä ja viilenevä vesi lisääntymisen. Kuorenvaihdon ja lisääntymisen välillä on yhteys: kuorenvaihto on välttämätön ennen parittelua ja munintaa ja hautoutuva mäti estää emon kuorenvaihdon.

Molempien rapulajien kasvun optimilämpötila on noin 20 °C. Täpläravut parittelevat ja munivat syksyllä lämpötilan ollessa 12–15 °C ja jokiravut lämpötilan ollessa 5–10 °C. Kun pitkä pohjoisen päivä hidastaa sukusolujen kehitystä, mutta vesi jäähtyy jo loppukesällä nopeasti, voi täplärapujen muniessa lämpötila olla liian alhainen hedelmöitykselle ja alkionkehitykselle. Kummankin rapulajin levinneisyysalueen pohjoisrajalla mäti voi kuoriutua niin myöhään kesällä, etteivät poikaset ehdi kasvaa tarpeeksi kestääkseen tulevaa talvea. Poikasten myöhäisen kuoriutumisen vuoksi mätiä kantaneet naaraat eivät ehkä ehdi valmistautua uuteen lisääntymiskauteen vaan ne pitävät väli vuoden.

Jokirapu näyttää olevan pohjoisessa täplärapua menestyksekkäämpi lisääntyjä. Joki- ja täpläravun levinneisyysalueiden pohjoisrajojen mahdolliset erot tulee selvittää kokeellisen tutkimuksen keinoin.

Asiasanat: jokirapu, kuorenvaihto, levinneisyys, lisääntyminen, lämpötila, päivän pituus, täplärapu

Heinimaa, S. & Pursiainen, M. 2010. Joki- ja täpläravun elinkierto ja levinneisyys - kirjallisuuskatsaus. *Riista- ja kalatalous – Selvityksiä* 6/2010. 24 s

Sammandrag

Flodkräftan och signalkräftan lever i Finland vid den nordliga gränsen av sina utbredningsområden. Signalkräftan är en starkare konkurrent och flodkräftan skulle vara hotad om arternas utbredning sammanföll. I norr förmodas flodkräftan ändå vara bättre anpassad och på så sätt skyddad från trycket från signalkräftan.

Signalkräftan är hemmahörande i de nordvästra delarna av USA, där det råder ett tempererat klimat vid kusten och bergsklimat i inlandet. Finland har fastlandsklimat och signalkräftans ursprungsområden ligger 10–20 breddgrader mer sydligt än Finland. I flodkräftans nordliga utbredningsområde sker större förändringar av dagslängden och större skiften i vattentemperaturen, och variationen mellan extrema förhållanden är större än i signalkräftans ursprungsvatten.

Kräftornas utbredning begränsas av tillväxtperiodens och dagens längd samt av temperaturen. Ökande dagslängd och stigande temperatur sätter igång skalömsningen, minskande dagslängd och avsvalnande vatten utlöser reproduktionen. Det finns ett samband mellan skalömsning och reproduktion: skalömsningen måste ske före parningen och romläggning, och rombäring förhindrar moderkräftans skalömsning.

Bägge kräftarter har en optimal tillväxt vid c. 20 °C. Signalkräftorna parar sig och lägger sin rom på hösten vid en temperatur på 15–12 °C och flodkräftorna vid 10–5 °C. Eftersom den långa dagen i norr försenar könscellernas utveckling och vattnet kan frysa snabbt redan under sensommaren, kan temperaturen vara alltför låg för befruktning och embryoutveckling då signalkräftorna lägger sin rom. Vid gränsen för vardera artens nordliga utbredning kan rommen kläckas så sent på sommaren att ynglen inte hinner växa tillräckligt för att klara den kommande vintern. På grund av ynglens sena kläckning kan de rombärande honorna eventuellt inte hinna förbereda sig för den nya reproduktionsperioden utan håller ett mellanår.

Flodkräftan tycks reproducera sig mer framgångsrikt än signalkräftan i norr. Med hjälp av experimentella undersökningar bör man utreda huruvida flodkräftan och signalkräftan eventuellt har olika gränser för sina respektive utbredningsområden.

Nyckelord: dagslängd, flodkräfta, reproduktion, signalkräfta, skalömsning, temperatur, utbredning

Heinimaa, S. & Pursiainen, M. 2010. Flod- och signalkräftans livscykel och utbredning – litteraturöversikt. *Riista- ja kalatalous – Selvityksiä* 6/2010. 24 s.

Abstract

The northernmost distribution of noble crayfish, *Astacus astacus* (L.), and signal crayfish, *Pacifastacus leniusculus* (Dana), occurs in Finland. If the distribution of both species is similar, the noble crayfish may vanish under the pressure of the signal crayfish.

The northern distribution depends on the length of the growing season, water temperature and day length. Increasing day length and water temperature induces moulting, while a decrease induces reproduction. There is a clear interaction between moulting and reproduction: moulting is necessary before reproduction and egg-caring females cannot moult.

Signal crayfish originate from northwest USA, where the coastal and mountain climate is typical. The climate in Finland is more continental, and the distribution of signal crayfish in America occurs 10–20 degrees south of Finland. The significant differences between the northern and southern distributions are in the day length, minimum temperatures and the duration of the growing season.

The optimal growing temperature for both species is approximately 20 °C. Signal crayfish copulate and spawn earlier and in warmer water (15–12 °C) than noble crayfish (10–5 °C). In the north, water temperature decreases earlier in relation to day length compared to the south. This may increase the risk of the temperature being too low for successful fertilization and early embryonic development of signal crayfish eggs.

In the northern distribution there is the risk that juveniles will be unable to gather enough energy after hatching to survive the following winter. Late hatching also increases the possibility of females skipping the next reproduction period.

There are many signs that noble crayfish reproduce more successfully in the north than signal crayfish. Further research is needed to investigate the possible differences in the distribution limits of the two species.

Keywords: *Astacus*, crayfish, day length, distribution, moulting, *Pacifastacus*, reproduction, temperature

Heinimaa, S. & Pursiainen, M. 2010. Life cycle and distribution of the noble and signal crayfish – a review. *Riista- ja kalatalous – Selvityksiä* 6/2010. 24 p.

1. Täplärapu voi syrjäyttää jokiravun

Suomessa tavataan kahta rapulajia, jokirapuja *Astacus astacus* ja täplärapuja *Pacifastacus leninculus*. Tyypillistä näille rapulajeille on hidas kasvu ja sukurauhasten kehitys, pitkä elinikä, useat lisääntymiskerrat elinaikana sekä pieni poikastuotanto (Reynolds ym. 1992, Bouchon ym. 1992). Päivän pituudessa ja veden lämpötilassa tapahtuvat vuodenaikaiset muutokset ajoittavat ja vaiheistavat rapujen kasvua ja lisääntymistä.

Joki- ja täplärapu ovat sopeutuneet niiden alkuperäisillä elinalueilla vallitseviin ympäristöolosuhteisiin ja näiden vuodenaikaisiin muutoksiin. Jokiravun levinneisyysaluetta on kuitenkin Euroopassa laajennettu istutuksin ja täplärapu on kotiutettu Eurooppaan Pohjois-Amerikasta. Täplärapu syrjäyttää samoissa vesissä esiintyessään jokiravun, toisaalta voimakkaampana kilpailijana, toisaalta täpläravun mukana useimmiten kulkeutuvan rapuruton seurauksena. Jokirapu saattaa hävitä jopa kokonaan Suomesta, jos lajien levinneisyyttä määräävät tekijät ovat molemmilla lajeilla samat. Mikäli jokirapu on sopeutunut täplärapua paremmin pohjoisen oloihin, olisivat jokirapupopulaatiot osalla nykyistä levinneisyysaluettaan suojassa täplärapujen aiheuttamalta paineelta.

Tässä kirjallisuusselvityksessä tarkastellaan joki- ja täpläravun elinkierron ja lisääntymisen vaiheita ja sitä, miten niitä säätelevät olosuhteet vaihtelevat joki- ja täpläravun levinneisyysalueilla. Kootun tiedon avulla arvioidaan, määräytyvätkö joki- ja täpläravun esiintymisalueiden mahdolliset erot lajikohtaisten biologisten erojen ja sopeutumien perusteella. Kirjallisuusselvitys antaa myös suuntaviivoja aiheeseen liittyvän tutkimuksen suunnitteluun ja toteutukseen.

2. Rapujen kuorenvaihdon ja lisääntymisen säätely

2.1 Kasvu ja kuorenvaihto

Kovan ja jäykän kuorensa vuoksi ravut kasvavat hyppäyksittäin, kuortaan vaihtamalla (Westman ja Nylund 1985). Kasvunopeus riippuu kuoren lisäkasvusta kuorenvaihdossa ja kuorenvaihtojen määrästä kasvukaudella (Westman ja Savolainen 2002). Kasvua säätelevät ravitsemustilanne, lämpötila ja kannan tiheys (Aiken ja Waddy 1992).

2.1.1 Kuorenvaihdon vaiheet

Rapujen kuorenvaihto on monimutkainen, hormonaalisesti säädelty tapahtuma, jossa kuoren lisäksi uudistuvat verkkosilmien, kidusten ja osin ruuansulatuselimistönkin pintakerrokset (Tulonen ym. 1998). Rapujen kuorenvaihdossa erotetaan tavallisimmin viisi vaihetta, jotka on jaettu vielä lukuisiin välvaiheisiin (Aiken ja Waddy 1992). Rapu voi olla:

- A) kuorensa vaihtanut, pehmeäkuorinen (postmolt)
- B) ohutkuorinen (postmolt)
- C) kovakuorinen (intermolt)
- D) kuorenvaihtoon valmistautuva (premolts)
- E) kuortansa vaihtava (molt)

Ravut valmistautuvat kuorenvaihtoon siten, että vanha kuori pehmenee kalkin kerääntyessä mahan sivuseinämissä oleviin ravunkiviin 20–25 (sukukypsät ravut) vuorokautta ennen varsinaista kuorenvaihtoa (Tulonen ym. 1998). Samalla vanhan kuoren alle kehittyy uusi pehmeä kuori. Varsinainen kuorenvaihto kestää joistakin minuuteista muutamiin kymmeneen minuuteihin, mutta voi joskus pitkittyä tunteihin. Kuorenvaihdon pitkittyessä riski rapujen vaurioitumiseen kasvaa. Pehmeäkuoriset ravut pysyttelevät suojassa odottaen suosien kovettumista. Sukukypsien rapujen kuori kovettuu noin kaksi viikkoa kestävä ohutkuorivaiheen aikana. Kasvukauden aikana kovakuorivaiheen kesto riippuu kuorenvaihtojen määrästä, ja talven ravut elävät kovakuorisina.

2.1.2 Kuorenvaihdon säätely

Rapujen kuorenvaihtoa säätelee silmävarressa sijaitseva X-rauhanen, joka erittää kuorenvaihtoa estäviä hormoneja (MIH, engl. *molting inhibiting hormone*). Nämä hormonit estävät nie-lun takana olevassa Y-rauhasessa kehittyvien kuorenvaihtohormonien (MH, ecdysteroidien) valmistuksen tai vapautumisen (Aiken ja Waddy 1992, Willing 1974, Naya ym. 1989). MIH-pitoisuuksien laskiessa kuorenvaihtohormonien erityis lisääntyy käynnistäen kuorenvaihtoon valmistautumisen. Kun kuorenvaihtoon valmistautuminen jatkuu jonkin aikaa, kuorenvaihtoprosessi ei enää keskeydy (Aragon ym. 2002).

Optimilämpötila joki- ja täpläravun poikasten kasvulle on noin 20 °C. Kasvu loppuu, kun lämpötila on hieman alle 10 °C (Abrahamsson 1972, Mason 1978, Gydemo ja Westin 1993, Pursiainen ja Erkamo 1991, Firkins ja Holdich 1993, Ackefors 1999). Lämpötila ja päivän pituus säätelevät kuorenvaihtoa estävien hormonien toimintaa (Aiken ja Waddy 1992). Lämpötilan nousu talvella ei yksin riitä käynnistämään kuorenvaihtoa, ja vastaavasti päivän keväällä

pidetessä ravut eivät vaihda kuorta, jos lämpötila ei ole noussut riittävästi. Sukukypsät ravut vaihtavat aktiivisesti kuorta alkukesällä päivän pidetessä ja lämpötilan noustessa (Stucki 2002, Westman ja Savolainen 2002). Elo-syyskuussa yöaktiivisten rapujen ravinnonotto on vilkasta ja energiavarat kasvavat riittäviksi uuteen kuorenvaihtojaksoon (Stucki 2002, Westman ja Savolainen 2002). Syksyllä kuorenvaihtoa estävien hormonien erityis lisääntyä ja rapu jää kova-kuorivaiheeseen talveksi (Armitage ym. 1973, Descouturelle 1976).

Etelän lyhyen talven jälkeen ravut tarvitsevat suuremman päivän pituuden lisäyksen kuorenvaihdon käynnistymiseen kuin pohjoisen pitkän talven päätyttyä (Aiken 1969, Taugbøl ja Skurdal 1995). Päivän pituuden muutos ja lämpötilakehitys yhdessä voivat siis tasoittaa kuorenvaihdon alkamisajankohdan eroja etelän ja pohjoisen välillä: päivä pitenee pohjoisessa nopeammin ja enemmän kuin etelässä.

2.2 Lisääntyminen

2.2.1 Sukukypsyys ja lisääntymisen välivuodet

Ravuilla sukukypsyminen riippuu enemmän koosta kuin iästä (Wenner ym. 1974, Brewis ja Bowler 1982). Täplärapunaaraat lisääntyvät ensi kerran 6–9 cm:n pituisina (Lewis ja Horton 1996, Westman ym. 1999, Stucki 2002) ja jokirapunaaraat noin 7 cm:n pituisina (Taugbøl ja Skurdal 1988, Westman ym. 1993, Ackefors 1999). Molempien lajien koiraat voivat tulla sukukypsiksi hieman naaraita pienempinä (Ackefors 1999). Rapupopulaatioissa sukukypsien yksilöiden osuus kasvaa koon kasvaessa (Westman ym. 1993, Lewis ja Horton 1996). Jokirapunaaraat voivat pitää lisääntymisessään välivuosia koosta riippumatta (Pursiainen ym. 1987), mutta levinneisyysalueen pohjoisosissa välivuodet ovat todennäköisempiä pienillä kuin suurilla ravuilla (Abrahamsson 1972).

Riittävät energiavarat ja uusi kuori ovat lisääntymiskierron etenemisen edellytykset (Pursiainen ym. 1987, Huner ym. 1990, McRae ja Mitchell 1996). Kasvukauden lyhentyessä rapunaaraille jää niukalti aikaa energiavarastojen täydentämiseen ja kuorenvaihtoon varsinkin, jos naaraan edelliset poikaset ovat kuoriutuneet myöhään. Ravut varastoivat energiaa mahalaukun takana sijaitsevaan maksahaimaan. Australialaisen rapulajin (*Cherax destructor* Clark) naaraiden maksahaiman täytyy olla vähintään 7 % ja maksahaiman ja munarauhasten yhteensä yli 8 % ravun painosta, jotta naaraiden lisääntymiskierto voi käynnistyä (McRae ja Mitchell 1996).

2.2.2 Sukusolujen kypsymisen säätely

Ravuilla on sukurauhasissaan aina eri kehitysvaiheissa olevia sukusoluja (Ackefors 1999, Holdich 2002). Sukusolujen kehitystä säätelevät päivän pituudessa ja veden lämpötilassa tapahtuvat muutokset muiden elinkiertoon liittyvien tapahtumien kanssa (Bouchon ym. 1992, Ackefors 1999). Ympäristön vaikutuksia on yleisemmin tutkittu vitellogeneesin aikana eli siinä vaiheessa, jossa kypsyviin mätimuniin siirtyä vitelliiniä eli ruskuaisa.

Silmävarressa oleva sinusrauhanen erittää sukurauhasten kehitystä estäviä hormoneja (GIH), jotka säätelevät rapujen suosissa (mandibular) olevan rauhasen ns. MF-hormonien eritystä (Kelemec ja Smith 1980, Subramoniam ja Keller 1993, Chaves 2000, Shechter ym. 2005). MF- ja muut vitellogeneesia kiihdyttävät hormonit käynnistävät ruskuaisen muo-

dostumisen maksahaimassa (Aiken ja Waddy 1992, Subramoniam ja Keller 1993, Shechter ym. 2005). Ns. GIH –hormonien erityis estää vitellogeneesiin (Subramoniam ja Keller 1993). Näiden neurohormonien erityksen loppuminen puolestaan nopeuttaa mätirauhasten kehitystä (Kelemec ja Smith 1980, Chaves 2000, Shechter ym. 2005).

Rapujen mätimunien kypsyminen sukurauhasissa alkaa loppukesällä heti päivän pituuden alkaessa lyhetä (Ackefors 1999). Mätimunat muuttuvat munarauhasissa aluksi keltaisiksi ja vitellogeneesiin aikana ruskeanvihreiksi (Abrahamsson ja Goldman 1970, Mason 1970, Ackefors 1999). Päivän pituuden lyheneminen ja veden lämpötilan aleneminen saavat aikaan sukusolujen lopullisen kypsymisen, mikä johtaa lopulta paritteluun ja munintaan (Huner ja Lindqvist 1985, Westing ja Gydemo 1986, Daniels ym. 1994, Bouchon ym. 1992, McRae ja Mitchell 1996).

2.3 Kuorenvaihdon ja lisääntymisen välinen vuorovaikutus

Kuorenvaihdon ja sukukypsymisen välillä on selvä vuorovaikutus, sillä lisääntymistä edeltävä kuorenvaihto on jokiravulle välttämätön (Pursiainen ym. 1987, Taugbøl ja Skurdal 1995), eikä täpläravullakaan ole koskaan tavattu vanhaa likaista kuorta lisääntymään valmistuvalla naaraalla (T. Järvenpää, suull. ilm.). Kuorenvaihtoa ja sukukypsymistä säätelevät hormonit vaikuttavat siten myös toisiinsa (Stella ym. 2000, Borst ym. 2001, Shechter ym. 2005). Kaikkien makean veden rapujen lisääntyminen parittelusta mätimunien kuoriutumiseen tapahtuu kovakuorivaiheessa (Bouchon ym. 1992), joki- ja täpläravuilla siis syksystä seuraavaan kevääseen.

Selvimmin lisääntymisen ja kuorenvaihdon välinen vuorovaikutus ilmenee mätimunia kantavilla naarailla. Kuorenvaihtoa estävien hormonien suuri pitoisuus estää hautovien naaraiden kuorenvaihdon, mutta hormonierityksen loppuminen saa naaraat vaihtamaan kuorensa pyrston alla olevista munista huolimatta (Scudamore 1948). Kuorenvaihtoa estävät hormonit vähentävät myös mätimunia tai poikasia kantavien naaraiden aktiivisuutta ja ravinnon hankintaa. Mätinaaraat eivät senkään vuoksi vaihda kuorta ennen kuin poikaset ovat lähteneet ja MIH-pitoisuus on alentunut (McRae ja Mitchell 1996). Poikasten lähdettyä omille teilleen jäljellä olevan kasvukauden pituus määrää sen, ehtivätkö naaraat kerätä riittävästi energiaa kuorenvaihtoa ja mätimunien kypsymistä varten (Descouturelle 1976, Hessen ym. 1987, McRae ja Mitchell 1996).

Sukusolujen kypsyminen alkaa samaan aikaan kuorenvaihdon kanssa. Kuorenvaihdon siirtyessä niin myöhään, että mätimunien vitellogeneesiin pitäisi jo käynnistyä, parittelu ja muninta saattavat viivästyä tai lisääntymissykli kokonaan keskeytyä (Nelson ym. 1983, McRae ja Mitchell 1996). Muninnan estyttyä kypsien mätimunien ravinteet imeytyvät takaisin naaraan elimistöön (Rice ja Armitage 1974, Taugbøl ja Skurdal 1989). Mikäli jo munitut mätimunat pyrston alla kuolevat, irtoavat tai irrotetaan haudonnan aikana, kuorenvaihto aikaistuu mätiiä kantaviin yksilöihin verrattuna (Scudamore 1948, Aiken ja Waddy 1992).

3. Parittelu ja mädin haudonta

Syksyllä vesien viiletessä joki- ja täplärapujen sukurauhaset kypsyvät ja ravut parittelevat. Jonkin ajan kuluttua parittelusta naaraat laskevat munansa pyrstönsä alle kehittyvän limakeroksen suojiin, jossa tapahtuu varsinainen hedelmäitys. Hedelmäityksen jälkeen mätimunat kiinnittyvät emon pyrstön alla oleviin ns. uimajalkoihin. Mäti hautoutuu talven yli ja poikaset kuoriutuvat seuraavana kesänä. Joki- ja täpläravuilla on kuitenkin eroja lisääntymisen ajankohdissa, lämpötiloissa sekä munien kehittymisessä.

3.1 Täplärapu

Täpläravut parittelevat Oregonissa USA:ssa loka–marraskuussa 2–3 viikon aikana lämpötilan ollessa 12–15 °C (Lewis ja Horton 1996). Virtaavassa vedessä parittelu tapahtuu 14–21 päivää aikaisemmin kuin järvestä todennäköisesti veden lämpötilan takia. Keskimääräinen aika parittelusta munintaan on 9 päivää.

Täpläravun mätimunien haudonta-aika ja ennen kuoriutumista kertyvät päiväasteet riippuvat haudontaveden lämpötilasta. Täpläravun alkuperäisellä levinneisyysalueella päiväastekertymä (dd°C) muninnasta kuoriutumiseen on 900–2 210 dd°C ja kuoriutumisaikakohta on maaliskuusta heinäkuuhun (Mason 1977, Lewis ja Horton 1996). Useimmissa populaatioissa kuoriutuminen tapahtuu huhti – toukokuussa, Brittiläisen Columbian jokivesissä kuitenkin vasta kesä – heinäkuussa (Bondar ym. 2005). Täpläravun optimihaudontalämpötila on 13–15 °C ennen ja jälkeen alkionkehityksen lepovaiheen (Mason 1977, Carral ym. 1987, 1992, Pérez ym. 2003). Haudontatulokset paranevat, jos alkion naupliuslisäkkeen muodostumisen ja sydämen sykkeen alkamisen välisessä lepovaiheessa munia pidetään vähintään kaksi viikkoa vedessä, jonka lämpötila on 4–5 °C (Carral ym. 1987, 1992, Pérez ym. 2003).

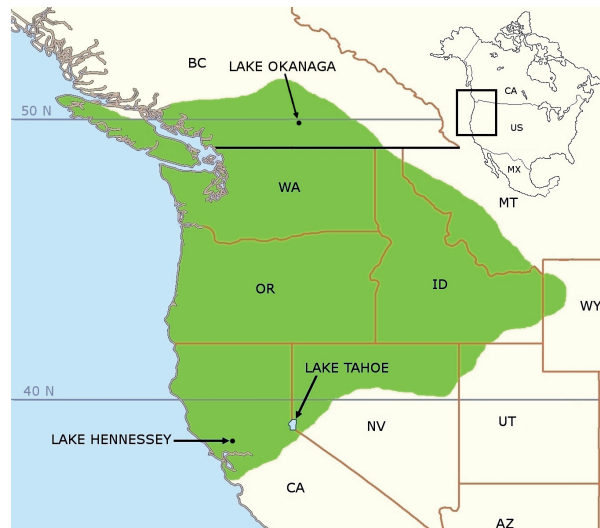
Täpläravun munat kestävät kylmää, kun päiväasteita on kertynyt noin 230 dd°C, normaalilämpötilassa noin 18 päivää muninnasta (Carral ym. 1992). Veden lämpötilan ollessa 4–5 °C alkion kehitys pysähtyy tai on hyvin hidasta (Cukerzis ym. 1979). Tämä vaihe voi kestää kahdesta viikosta neljään kuukauteen, eikä kestolla ole suurta vaikutusta haudontatulokseen (Pérez ym. 2003). Munien lepovaiheessa haudontatulokset heikkenevät, jos lämpötila on yli 10 °C tai alle 3 °C (Cukerzis ym. 1979, Pérez ym. 2003).

3.2 Jokirapu

Jokirapujen parittelu ja muninta alkaa 5–10 °C:een lämpötilassa (Ackefors 1999). Pariutumiskausi kestää yleensä 2–4 viikkoa ja muninta tapahtuu 2–3 viikon kuluttua parittelusta (Tulonen ym. 1998). Jokiravun mädille ennen kuoriutumista haudonta-aikana kertyvä päiväastemäärä on 900–1 700 dd°C (Cukerzis ym. 1979, Keller 1987, Pursiainen ym. 1983). Jokiravun munien kuoriutumisaikaa voidaan myös aikaistaa jopa helmikuulle haudontaveden lämpötilan nostolla (Westin ja Gydemo 1986, Järvenpää ym. 1996). Jokiravun poikaset kuoriutuivat luonnossa lämpötilan ollessa yli 15 °C (Ackefors 1999). Lämpötilan nosto haudonnan loppuvaiheessa nopeuttaa poikasten kuoriutumista.

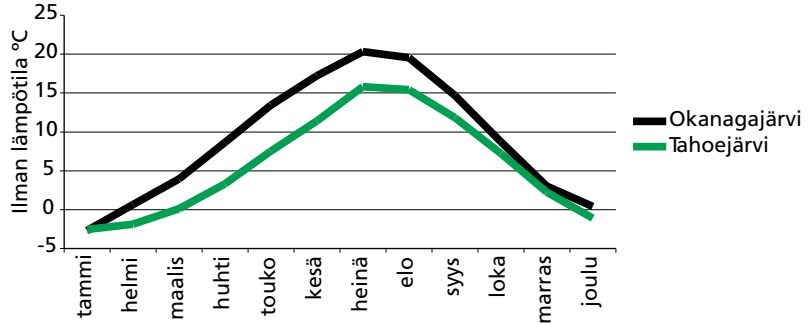
4. Täpläravun levinneisyys ja olosuhteet Pohjois-Amerikassa

Täplärapu kuuluu *Pacifastacus* -sukuun, jota esiintyy luontaisesti Pohjois-Amerikan länsiosassa (kuva 1) (Lewis 2002, Bondar ym. 2005). Täplärapu menestyy myös vuoristossa yli 2 000 metrin korkeudessa (Goldman 1973). Korkealla vuoristossa täplärapuja esiintyy kuitenkin yleisemmin järvissä kuin joissa (Bondar ym. 2005).

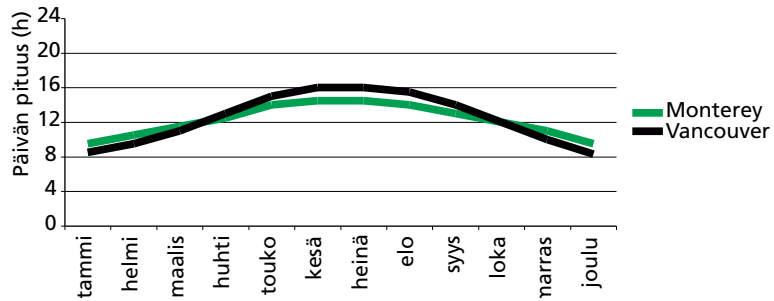


Kuva 1. Täpläravun levinneisyysalue Pohjois-Amerikassa (kuva piirretty Lewis 2002 ja Bondar ym. 2005 mukaan). Levinneisyysalue ulottuu Kalifornian pohjoisosasta Brittiläisen Kolumbian eteläosaan (37–50°N) ja Columbiajoen laaksoa itään Suurille Suolajärville (41°N, 112°W). Eteläraja myötäilee Humboldt-jokea (124–110°W).

Täpläravun levinneisyysalueella Pohjois-Amerikassa ilmastoon vaikuttaa ensisijaisesti paikan korkeus meren pinnasta (mpy). Rannikolla vallitsee lauhkea ilmasto, joka muuttuu nopeasti sisämaahan mentäessä vuoristoilmastoksi (Tikkanen 2004). Suomen täplärapukannat ovat peräisin suureksi osaksi Lake Tahoe ja pienemmässä määrin Lake Hennessey -järvistä (Westman 1972) (kuva 1). Tahoejärvi (39°6'N, 120°6'W) sijaitsee korkealla vuoristossa (1 897 m mpy). Ilmasto Tahoejärvellä on kylmempi kuin esimerkiksi Kanadan puolella 342 m mpy olevalla Okanagajärvellä (49°5'N, 119°3'W), jossa elää yksi pohjoisimmista luontaisista täplärapupopulaatioista (Bondar ym. 2005). Talvella kuukauden keskilämpötila laskee molemmilla järvi-seuduilla nollan alapuolelle, mutta tehollinen kasvukausi (ilman vuorokausikeskilämpötila $\geq 5^{\circ}\text{C}$) on Okanagajärvellä pohjoisessa selvästi Tahoejärven aluetta pidempi (kuva 2).



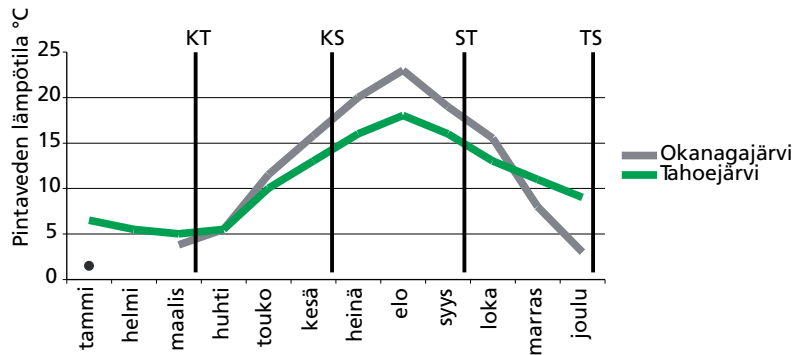
Kuva 2. Kuukauden keskilämpötila täpläravun levinneisyysalueen pohjoisosassa Okanagajärvellä (Pentiction lentokenttä vuosien 1950–1980 keskiarvo) Kanadassa ja etelässä Tahoejärvellä USA:ssa (Tahoen kaupunki 1.6.1959–1.6.1960) (World Lakes Database 2007).



Kuva 3. Päivän pituus auringon nousu ja laskuaikojen mukaan täpläravun levinneisyysalueen eteläosassa Montereyssä (36°36' N, 121°53' W) ja pohjoisrajalla Vancouverissa (49°16' N, 123°07' W) Pohjois-Amerikassa (Gaisma 2007).

Erot päivän pituudessa täpläravun levinneisyysalueen etelä- ja pohjoisrajalla (37–50°N) eivät ole kovin suuret, maksimissaan kolme tuntia (kuva 3). Hämäräaika lisää valoisan ajan pituutta noin tunnilla vuorokaudessa.

Okanagajärvessä pintaveden lämpötila laskee joulukuusta–maaliskuusta alle 5 °C:seen ja järvessä on jääpeite tammi–helmikuussa. Tahoejärvestä lämpötila ei laske yleensä alle 5 °C:seen eikä järvi jäädy (kuva 4). Talvipäivän seisauksen jälkeen päivä alkaa pidentyä, mutta veden lämpeneminen alkaa vasta kevätpäivän tasauksen jälkeen, kun päivä on jo pitempi kuin yö. Pintavesi saavuttaa täpläravun noin 10 °C kasvilämpötilan toukokuussa. Lämpötila jatkaa nousemistaan vielä, kun päivä jo lyhenee kesäpäivän seisauksen jälkeen. Tahoejärvestä korkealla vuoristossa pintavesi jää kuitenkin kesällä Okanagajärveä viileämmäksi. Syyspäivän tasauksen jälkeen veden lämpötila alenee 10 °C:seen Okanagassa marraskuussa ja Tahoejärvestä joulukuussa (kuva 4).



Kuva 4. Pintaveden kuukauden keskilämpötila täpläravun esiintymisalueella Okanaganjärvellä (vuosien 1977–1988 keskiarvo) Kanadassa (World Lakes Database 2007) ja Tahoejärvellä USA:ssa 1959–1960 (Goldman 1973). KT= kevätpäivän tasaus, KS = kesäpäivän seisaus, ST = syyspäivän tasaus, TS = talvipäivän seisaus.

5. Joki- ja täplärapu Euroopassa

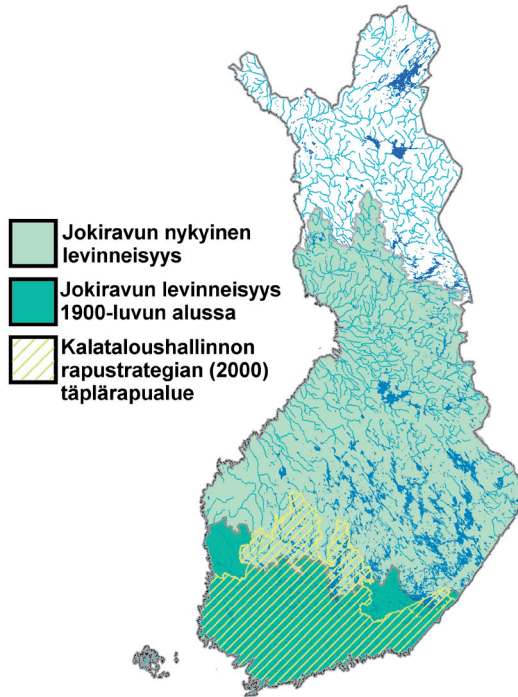
Skandinaviassa jokirapua esiintyy luontaisesti Etelä-Suomessa Kokkola-Lappeenranta -linjalta (62°N, Järvi 1910) ja Ruotsissa leveyspiirille 61°N saakka (Abrahamsson 1972). Kaakkois-Norjassa jokirapua on Oslon suunnalla, mutta erillisiä esiintymiä tavataan Trondheimin korkeudella saakka (63°N; Taugbøl ym. 1987).

Nykyisin jokirapua esiintyy siirtoistutusten ansiosta Suomessa leveyspiirien 65–67° N eteläpuolella, Pellostä Suomussalmelle eli Tornionjokeen laskevan Tengeliönjoen vesistöä Kemijoen keskiosien kautta Oulujoen vesistön pohjoisosiin (kuva 5) (Pursiainen ym. 2009). Tämän rajan pohjoispuolella on yksittäisiä rapuesiintymiä (Westman 1972). Ruotsissa jokirapua on siirretty Suomeakin pohjoisemmaksi (68°N, Abrahamsson 1972).

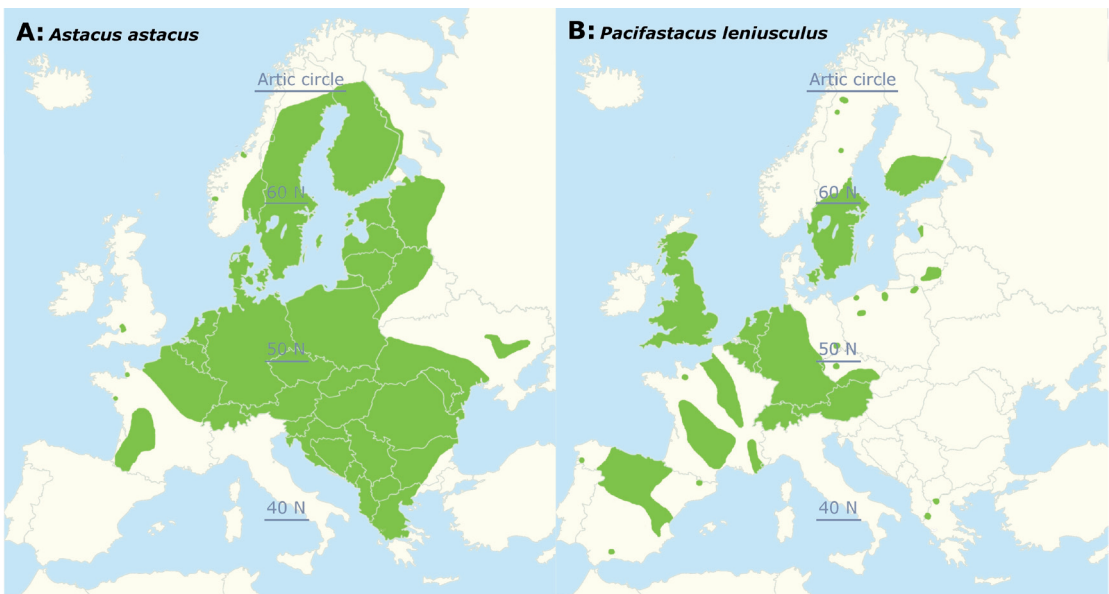
Euroopassa jokiravun nykyinen levinneisyysalue on suunnilleen 40–68°N Kreikasta Pohjois-Ruotsiin ja 2–33°E Britannianasta Ukrainaan (kuva 6a) (Skurdal ja Taugbøl 2002, Souty-Crosset ym. 2006).

Täpläravun levinneisyysalue Amerikassa vastaa Euroopassa leveyspiirejä Pariisista (50°N) eteläiseen Espanjaan (37°N). Täplärapua on Euroopassa kotiutettu eniten Alppien pohjoispuolelta Etelä-Suomeen ja -Ruotsiin ulottuvalle vyöhykkeelle ja Espanjaan sekä Britanniaan (kuva 6b) (Lewis 2002, Souty-Crosset ym. 2006). Täpläravun esiintymisalue Euroopassa kattaa siis lähes koko jokiravun luonnollisen levinneisyysalueen (kuvat 6a, b). Täplärapualue ei kuitenkaan toistaiseksi ulotu yhtä kauas pohjoiseen (Suomessa ja Ruotsissa) ja itään (Val-kovenäjälle) kuin jokirapu.

Täplärapua tuotiin Suomeen muutamiin pikkujärviin ensimmäisen kerran vuonna 1967 (Westman 1972). Lajia on kotiutettu pääasiassa 1980-luvun lopulta alkaen Etelä-Suomeen Kalataloushallinnon rapustrategian (2000) mukaisesti, joskin niin luvallisia kuin luvattomiakin istutuksia on tehty myös pohjoisemmaksi (Pursiainen ym. 2009). Täpläravun nykyinen pääesiintymisalue Suomessa vastaa kutakuinkin jokiravun luontaista levinneisyysaluetta (kuva 5).



Kuva 5. Jokiravun alkuperäinen levinneisyys Järven (1910) aineiston perusteella ja nykyinen, kotiuustutuksin aikaan saatu levinneisyys, sekä kalataloushallinnon rapustrategian (TE-keskusten työryhmä 2000) mukainen täplärapualue (Pursiainen ym. 2009).



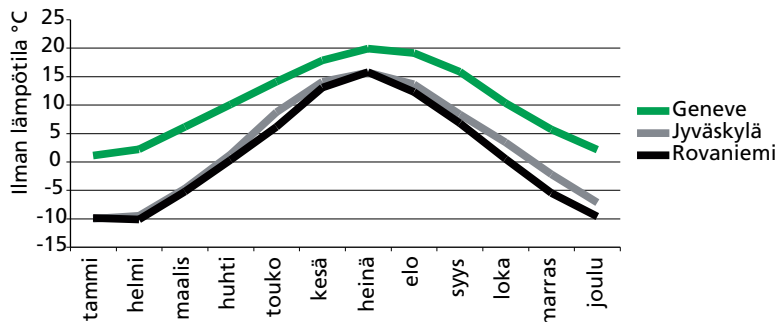
Kuva 6. Jokiravun (a) ja täpläravun (b) levinneisyysalueet Euroopassa (Souty-Crosset ym. 2006 mukaan).

6. Joki- ja täpläravun elinolosuhteet Euroopassa

Joki- ja täpläravun levinneisyysalue Euroopassa on pohjois-eteläsuunnassa merkittävästi laajempi kuin täpläravun levinneisyysalue Amerikassa. Molempien lajien eurooppalainen pääesiintymisalue sijoittuu Keski-Eurooppaan, jossa sekä joki- että täpläravun elinolojen kuvaukseen sopivat hyvin Geneven / Genevejärven olosuhteet (46°2'N, 6°04'E, 372 m mpy). Jokiravun luontaisen levinneisyysalueen pohjoisrajan olosuhteita taas kuvaavat Jyväskylän/Jyväsjärven (62°12'N, 16°46'E, 78 m mpy) olosuhteet, vaikka laji ei aivan niin pohjoisessa luontaisesti esiintynytäkään (Järvi 1910). Jyväsjärvi sopii kuitenkin samalla kalataloushallinnon rapustrategian (2000) ns. täpläravun pohjoisrajan olojen tarkasteluun. Jokiravun nykyisen pohjoisrajan olosuhteita kuvataan Rovaniemen/Kemijoen (Pirttikoski 66°17'N, 18°06'E, 97 m mpy) oloilla. Jokiravun kantaa oli aikoinaan ja täpläravun kantaa lienee nykyisin vahvimmillaan Hämeen ohella maamme lounais- ja kaakkoisosissa, joiden olosuhteita kuvaavat Turun / Säkylän Pyhäjärven (60°57'N, 13°18'E, 45 m mpy) ja Lappeenrannan / Saimaan (Lauritsala 61°03'N, 19°16'E, 76 m mpy) olosuhteet. Nämä olot kuvaavat siten hyvin sekä jokiravun että täpläravun menestysalueita Suomessa.

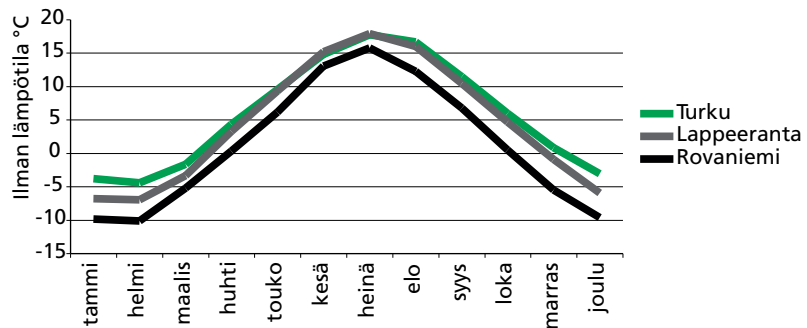
6.1 Ilmasto-olot

Jokiravun luontaisen levinneisyyden ja samalla täpläravun pääesiintymisalueen eteläosissa Genevessä heinäkuun keskilämpötila on 21 °C ja pohjoisessa (Jyväskylä, Rovaniemi) noin 16 °C (kuva 7). Terminen kasvukausi (vuorokauden keskilämpötila ≥ 5 °C) kestää Genevessä 9 kk ja Suomessa noin 5 kk (kuva 7). Kuukauden keskilämpötila on > 0 °C koko vuoden Genevessä, kun se Suomessa on nollan alapuolella 4-5 kuukautta. Täpläravun kotiseudulla Pohjois-Amerikassa lämpötilaolot asettuvat Geneven ja Jyväskylän väliin (vrt. kuva 2).



Kuva 7. Kuukauden keskilämpötilat Genevessä (1931–1960, World Lakes Database 2007), Jyväskylässä (Tikkakosken lentokenttä 1961–1990) ja Rovaniemellä (lentokenttä, 1995–2005, tilattu Ilmatieteen laitoksen tietokannasta 2007).

Suomessa termisen kasvukauden pituus on maan eteläosissa 6 kk ja Rovaniemen korkeudella alle 5 kk. Kasvukauden pituus Jyväskylän korkeudella on 160 päivää, mutta Kemijoien korkeudella vain 130 päivää. Kuukauden keskilämpötila on Turussa ja Lappeenrannassa yli 10 °C neljän kuukauden ajan mutta Rovaniemellä vain 3 kk (kuva 8). Vuoden keskimääräinen lämpötila jokiravun luontaisella levinneisyysalueella on yli 3 °C, mutta nykyisellä pohjoisella levinneisyysrajalla vain 0,5–1 °C (Pursiainen ja Erkamo 1991). Tehollinen kasvukauden lämpösumma (päivän keskilämpötila >5°C) on jokiravun luontaisella levinneisyysalueella 1 600 °C ja pohjoisrajalla vain 1 300 °C. Jäätön kausi on suunnilleen 5.5.–25.11. eli seitsemisen kuukautta etelässä, mutta jokiravun nykylevinneisyyden pohjoisrajalla enää kuutisen kuukautta suunnilleen 25.5.–5.11.



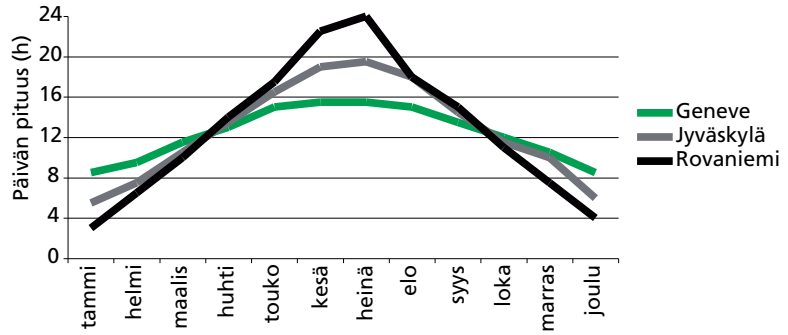
Kuva 8. Ilman keskilämpötila kuukausittain Turun, Lappeenrannan ja Rovaniemen lentokentillä (vuosien 1995–2005 keskiarvo, Ilmatieteen laitos).

6.2 Päivän pituus ja veden lämpötila

Jokiravun levinneisyysalueella (46–67°N) erot päivän pituudessa ovat suuret (kuva 9). Genevessä päivän pituus on lyhimmillään noin 9 tuntia (+1 tunti hämäräaikaa), kun se on Rovaniemen korkeudella 3 tuntia (+3 tuntia hämäräaikaa). Eroa korostaa vielä se, että pohjoisessa jää- ja lumipeite pienentää valon voimakkuutta ja lyhentää päivän pituutta (Heinimaa 2002). Kesällä pohjoisessa on valoisaa ympäri vuorokauden, kun Genevessä päivä on pisimmillään noin 16 tuntia. Pohjoisessa päivän pituuden muutokset keväällä ja syksyllä ovat siten suuremmat ja nopeammat kuin etelässä (kuva 9).

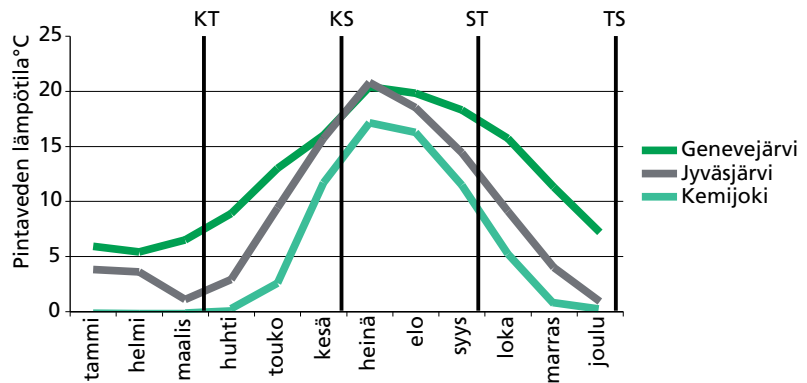
Jokiravun nykyisellä pohjoisrajalla pintaveden kesälämpötila on 10–15 °C kolme kuukautta järvestä ja joesta 2 kk, ja kasvukausi kestää noin 7 kk (Abrahamsson 1972, Ackefors 1997, 1999).

Genevessä pintaveden lämpötila on > 10 °C kahdeksan kuukautta, Jyväsjärvessä 6 kk ja Kemijoissa 4 kk (kuva 10). Joki- ja täpläravujen noin 20 °C:een optimikasvulämpötila saavutetaan kesäkuussa. Kemijoissa tosin keskilämpötila jää koko kesän ajan selvästi 20 °C:een alapuolelle.



Kuva 9. Auringon horisontin yläpuolella oloaika kolmella paikkakunnalla Euroopassa (Gaisma 2007).

Vesi on lämpimimmillään heinäkuussa, mutta lämpötila laskee etelässä hitaammin kuin pohjoisessa, ja etelässä kasvukausi jatkuu pitempään. Tässä suhteessa Euroopan olot poikkeavat Pohjois-Amerikan vesistä. Tahoejärven ja Okanagajärven veden lämpötilamaksimi saavutetaan elokuussa ja vesi viilenee vasta syyskuussa (ks. kuva 4). Genevejärvi muistuttaa lämpötilaolosuhteiltaan Tahoejärveä: se ei jäädy ja veden lämpötila ei laske alle 5 °C:seen talvellakaan (kuvat 4 ja 10). Jyväsjärven pintaveden lämpötila alittaa 5 °C kuutena ja Kemijoen seitsemänä kuukautena vuodessa. Joessa veden lämpötila laskee talvella huomattavasti alemmas (lähelle nollaa) kuin järvissä (kuva 10).



Kuva 10. Pintaveden kuukausikeskilämpötila Genevejärven (1968–1969, World Lake Database 2007), Jyväsjärven (2003–2005, Päijänne instituutti) ja Kemijoen (1995–2005, Kemijoki Oy). KT= kevätpäivän tasaus, KS = kesäpäivän seisaus, ST = syyspäivän tasaus, TS = talvipäivän seisaus.

7. Joki- ja täpläravun esiintymisen reunaehtoja

7.1 Ympäristöolosuhteet

Täpläravun levinneisyysalueen pohjoisraja Kanadan Brittiläisessä Kolumbiassa vastaa Euroopassa suunnilleen Pariisin korkeutta. Euroopassa täplärapua on kuitenkin kotiutettu pääasiassa Alppien pohjoispuolelle aina Etelä-Suomeen ja -Ruotsiin asti. Täpläravun esiintymisalue Euroopassa on siten pääosin pohjoisempana kuin Pohjois-Amerikassa ja menee lähes täydellisesti päällekkäin jokiravun kanssa.

Päivän pituus on sidottu leveysasteeseen samoin kuin suurilmaston olosuhteet, mutta veden lämpötilaan vaikuttavat myös paikallisilmasto (mantereisuus, mereisyys, merivirtojen vaikutus), korkeus meren pinnasta, geografia, ja myös veden virtaus, järvisyys ja järven syvyys. Ilmastollisesti Keski-Eurooppa muistuttaa täpläravun luontaisen levinneisyyden oloja USA:n luoteisosien rannikkoseudulla. Täplärapua esiintyy kuitenkin myös vuoristossa, missä ilmasto on ankarampi kuin alempana.

Pohjois-Amerikassa täpläravun levinneisyysalue on pohjois-eteläsuunnassa niin lyhyt ja eteläinen, että erot päivän pituudessa eri vuodenaikoina ovat pienet. Euroopassa pohjoisimmat joki- ja täpläravut elävät alueilla, jossa kesällä on valoisaa 24 tuntia vuorokaudessa ja talvella valoa riittää vain muutamaksi tunniksi. Pohjoisessa muutokset päivän pituudessa ovat suuremmat ja nopeammat kuin etelässä. Vuodenaikaisten muutosten rytmit päivän pituudessa ja veden lämpötilassa ovat kuitenkin samat. Päivä pitenee kevättalvella ennen kuin veden lämpötila alkaa nousta. Vesien lämpötila saavuttaa maksiminsa Euroopassa heinäkuussa, täplärapualueella Amerikassa kuitenkin vasta elokuussa, ja päivä alkaa lyhetä jo selvästi ennen kuin veden lämpötila lähtee laskuun. Suurimmat erot Amerikan ja Keski-Euroopan sekä toisaalta Pohjois-Euroopan olosuhteiden välillä ovat rapujen kannalta siinä, kuinka alas veden lämpötila talvella laskee tai kesällä nousee, ja kuinka pitkäksi kasvukausi muodostuu.

7.2 Joki- ja täpläravun biologiset erot

Päivän pituuden muutoksen suunta ja nopeus toimivat rapujen elinkierron säätelijöinä. Päivän pituudessa tapahtuvat muutokset herättelevät ravut kasvuun ja kuorenvaihtoon. Lisääntymiseen liittyvien hormonien erityis kiihtyy, mutta fysiologiset muutokset tapahtuvat vasta veden lämpötilan muuttuessa sopivaksi.

Suurin ero joki- ja täpläravun vuosisyklin ajoittumisessa luonnollisen levinneisyyden keskeisillä alueilla on, että täplärapujen parittelu ja muninta tapahtuu hieman aikaisemmin ja lämpimämmässä vedessä kuin mihin jokiravut ovat sopeutuneet. Vastaavasti täpläravun mäti kuoriutuu keväällä aikaisemmin kuin jokiravun. Näin täplärapunaarailta on jokirapunaaraita enemmän keskikesän lämpimän veden aikaa kasvuun ja ruumiin energiavarastojen täydentämiseen ennen uutta lisääntymiskiertoa.

Täpläravun parittelu ja muninta alkaa, kun veden lämpötila laskee 15–12 °C:seen. Jokirapu parittelee selvästi myöhemmin, vasta 10–5 °C:ssa. Tämä merkitsee sitä, että täpläravun alkio kehittyy hedelmöityksen jälkeen huomattavasti lämpimämmässä vedessä kuin jokiravun alkio. Täpläravun munille kertyy syksyllä ennen alkionkehityksen lepovaihetta sydäntalvella

myös selvästi enemmän päiväasteita kuin jokiravun munille. Vastaavasti jokiravun mäti ei ilmeisesti kehity ennen lepovaihetta niin pitkälle kuin täpläravun mäti.

Sekä joki- että täpläravun alkion on kehityttävä riittävästi selvitäkseen sydäntalven kylmistä äärioloista. Täpläravun on saavutettava noin 230 päiväastetta ennen kuin vesi on nelias-teista. Jokiravulla asiaa ei ole tutkittu, mutta jo munintalämpötilasta voi päätellä lajien välillä olevan tässä suhteessa selvän eron. Mitä kylmemmässä vedessä muninta tapahtuu tai mitä nopeammin lämpötila muninnan jälkeen laskee, sitä suuremmaksi kasvaa riski, että alkio ei ehdi saavuttaa sitä kehitysvaihetta, joka kestää lepovaiheen.

Mätimunien lepovaiheen pituus on molemmilla lajeilla täysin riippuvainen siitä, kuinka kauan veden lämpötila pysyy alhaisena. Lepovaiheessa täplärapujen mätimunat säilyvät parhaiten 4–5 °C:ssa ja haudontatulokset heikkenevät alle 3 °C vedessä. Jokiravun mätimunille ei ole määritetty vastaavia lämpötilavaatimuksia.

Lämpötilan alkaessa keväällä nousta, alkion kehitys jatkuu siitä, mihin se syksyllä jäi. Mitä pidemmälle alkion kehitys on syksyllä edennyt, sitä lyhyempi lämmin jakso keväällä munien kuoriutumiseen tarvitaan. Täpläravun munille kertyy yleensä syksyllä enemmän päiväasteita kuin jokiravun munille ja alkion kehitys voi olla pidemmällä kuin jokiravulla, mikä mahdollistaa kuoriutumisen jo kasvukauden alkupuolella.

7.3 Pohjoista levinneisyysalueen rajaa etsimässä

Veden lämpötilan lasku kesän huippulukumista on sitä jyrkempää mitä pohjoisempana ollaan. Pohjois-Amerikan esimerkkijärvissä ja Genevejärvessä täpläravun parittelulämpötila 12–15 °C saavutetaan lokakuussa, Suomessa jo syyskuussa. Mitä pohjoisempi vesistö, sitä aikaisemmin täpläravun muninnan pitäisi alkaa, jotta se tapahtuisi optimilämpötilassa. Näin ollen täplärapujen sukurauhasten kehittymiselle jää Suomessa kuorenvaihdon jälkeen huomattavasti vähemmän aikaa kuin lajin alkuperäalueella. Täpläravut munivatkin pohjoisessa aikaisemmin kuin etelässä, mutta pääosin parittelu ja muninta ajoittuvat lokakuulle, jolloin veden lämpötila on pohjoisessa laskenut jo selvästi alle 10 °C:een.

Pohjoisen pitkä päivä syyspäivän tasaukseen asti saattaa hidastaa sukusolujen kypsymistä, mikä osaltaan viivästyttää parittelun ja muninnan alkamista levinneisyysalueen pohjoisosissa, ja täplärapu joutuu munimaan kylmemmässä kuin etelässä. Tällöin veden lämpötila saattaa laskea liian alas ja parittelu, muninta tai hedelmöitys häiriintyy. Vuosien väliset lämpötilaerot myös kasvavat pohjoiseen mentäessä. Jokirapu on selvästi paremmin sopeutunut nopeasti jäähtyvissä oloissa tapahtuvaan lisääntymiseen. Syksyjen lämpeneminen taas hyödyttäisi täplärapuja levinneisyysalueen pohjoisosassa.

Talvella pintaveden lämpötila on alle 5 °C, jolloin alkion kehitys on hidasta tai pysähtynyt. Suomen vesistöissä tuo jakso kestää marraskuusta huhtikuuhun, Kemijoessa toukokuuhun. Okanagajärvessä Brittiläisessä Kolumbiassa tämä aika kestää joulukuusta maaliskuulle ja Tahoejärvessä veden lämpötila ei laske talvellakaan alle 5 °C. Talvikauden kesto pidentää mätimunien haudonta-aikaa molemmilla lajeilla.

Täpläravun munat kestävät huonosti alle 3 °C:een lämpötilaa, jonka alle Suomen järvi-en pintavedet ja erityisesti jokivedet laskevat aina talvisin. Jokirapujen mäti selviytyy talven yli hyvinkin kylmässä, lähes nolla-asteisessa vedessä, kuten pienissä virtavesissä ja matalilla ranta-alueilla. Järvissä lämpötila pysyy kuitenkin kohtuullisen suosiollisena täpläravun mä-

dinkehityksen kannalta pinnan läheisiä vesikerroksia lukuun ottamatta. Talvien leudontumisen myötä auki pysyvät järvet voivat tulevaisuudessa kuitenkin jäähtyä enemmän ja syvemmälle kuin jääpeitteiset järvet, mikä voi teoriassa heikentää täpläravun elinoloja. Mikäli jäähtyminen tapahtuu vasta alkionkehityksen lepovaiheessa, jäähtymisestä ei ole juuri haittaa.

Veden lämpötilan nousu alkaa Etelä-Suomessa huhtikuussa ja Pohjois-Suomessa toukokuussa. Mätimunien kuoriutumiseen tarvittava lämpösumma kertyy Etelä-Suomessa kesäkuun loppuun, viimeistään heinäkuun alkuun mennessä, Itä-Suomessa heinäkuun puolivälissä ja pohjoisen jokivesistöissä vasta heinä-elokuun vaihteessa, jopa myöhemmin. Nykyisellä jokiravun levinneisyysalueen pohjoisrajalla sen poikaset kuoriutuvat nähtävästi viime hetkillä selviytyäkseen tulevasta talvesta. Myöhäisen poikasten kuoriutumisen vuoksi myös naaraiden mahdollisuudet valmistautua lähestyvän syksyn lisääntymiseen heikkenevät, mikä nostaa väliuuden pitävien naaraiden määrää.

Täplärapunaarailla jälkeläistuoton voi tämän kirjallisuusselvityksen perusteella arvioida merkittävästi heikkenevän tai olevan täysin olematonta jokiravun levinneisyysalueen pohjoisosissa. Näin ollen tuottavien täpläräpopulaatioiden pohjoisraja asettuisi selvästi jokirapua etelämmäksi, millä on merkitystä, paitsi raputaloutemme järjestämisessä, ennen muuta jokirapukantojen säilyttämisessä.

Kiitokset

Kirjoittajat esittävät kiitoksensa Jyväskylän yliopiston kirjaston Liisa Halttuselle ja Johan Knausille sekä RKTL:n Björn Ehrnstenille ystävällisestä avusta ja palvelusta kirjallisuushakujen teossa. Erkki Huttula ja Pasi Jurmu toimittivat Kemijoki Oy:n Pirttikosken voimalaitoksen lämpötilatiedot. Ilmatieteen laitos, Suomen Ympäristökeskus ja Jyväskylän yliopiston Päijänne OTY-hanke luovuttivat lämpötilatietokantoja käyttöömme. Joonas Rajala viimeisteli kuvat ja painoasun ja Susanna Airaksinen kohensi tekstin luettavuutta oleellisesti toimitusvaiheessa. Erityisesti haluamme kiittää Kai Westmania käsikirjoituksen ensimmäisen version lukemisesta ja monista täsmennys- ja muutosehdotuksista.

Viitteet

- Abrahamsson, S. 1972. Fecundity and growth of some populations of *Astacus astacus* Linné in Sweden. *Report/Institute of Freshwater Research*. Drottningholm 52: 23–37.
- Abrahamsson, S. & Goldman, C. R. 1970. Distribution, density, and production of the crayfish *Pacifastacus leniusculus* (Dana) in Lake Tahoe, California-Nevada. *Oikos* 21: 83–91.
- Ackefors, H. 1997. The development of crayfish culture in Sweden during the last decade. *Freshwater Crayfish* 11: 627–654.
- Ackefors, H. E. G. 1999. Observations on the yearly life cycle of *Astacus astacus* in a small lake in Sweden. *Freshwater Crayfish* 12: 413–429.
- Aiken, D. E. 1969. Photoperiod, endocrinology and the crustacean molt cycle. *Science* 164: 149–169.
- Aiken, D. E. & Waddy, S. L. 1992. The growth process in crayfish. *Reviews in Aquatic Sciences* 6: 335–381.
- Aragon, S., Claudinot, S., Blais, C., Maibèche, M. & Dauphin-Villemant, C. 2002. Molting cycle-dependent expression of CYP4C15, a cytochrome P450 enzyme putatively involved in ecdysteroidogenesis in the crayfish, *Orconectes limosus*. *Insect Biochemistry and Molecular Biology* 32: 153–159.
- Armitage, K. B., Buikema, A. L. Jr. & Willems, N. J. 1973. The effect of photoperiod on organic constituents and molting of the crayfish *Orconectes nais* (Faxon). *Comparative Biochemistry and Physiology* 44: 431–456.
- Bondar, C. A., Zhang, Y., Richardson, J. S. & Jesson, D. 2005. The conservation status of the freshwater crayfish, *Pacifastacus leniusculus*, in British Columbia. *Fisheries Management Report* 117: 2–23.
- Borst, D. W., Ogan, J., Tsukimura, B., Claerhout, T. & Holford, K. C. 2001. Regulation of the crustacean mandibular organ. *American Zoologist* 41: 430–441.
- Bouchon, D., Souty-Grosset, C., Mocquard, J.-P., Chentoufi, A. & Juchault, P. 1992. Photoperiodism and seasonal breeding in aquatic and terrestrial Eumalacostracea. *Invertebrate Reproduction and Development* 2: 203–212.
- Brewis, J. M. & Bowler, K. 1982. The growth of the freshwater crayfish, *Austropotamobius pallipes* in Northumbria. *Freshwater Biology* 12: 187–200.
- Carral, J. M., Celada, J. D., González, J., Gaudioso, V. R., Temino, C. & Fernández, R. 1987. Artificial incubation improvement of crayfish eggs (*Pacifastacus leniusculus* Dana) under low temperatures during embryonic development. *Freshwater Crayfish* 7: 239–250.
- Carral, J. M., Celada, J. D., González, J., Gaudioso, V. R., Fernández, R. & López-Baission, C. 1992. Artificial incubation of crayfish eggs (*Pacifastacus leniusculus* Dana) from early stages of embryonic development. *Aquaculture* 104: 261–269.
- Chaves, A. R. 2000. Effect of x-organ sinus gland extract on [super(35)S]methionine incorporation to the ovary of red swamp crawfish *Procambarus clarkii*. *Comparative Biochemistry and Physiology* 126: 407–413.
- Cukerzis, J., Šeštokas, J. A. & Terentyev, A. L. 1979. Methods for accelerated breeding of crayfish juveniles. *Freshwater Crayfish* 4: 451–458.
- Daniels, W. H., D’Abramo, L. R. & Graves, K. F. 1994. Ovarian development of female red swamp crayfish (*Procambarus clarkii*) as influenced by temperature and photoperiod. *Journal of Crustacean Biology* 14: 530–537.
- Descouturelle, G. 1976. Temperature and sexuality: their influence on the duration of the cycle stages for the freshwater shrimp *Atyaephyra desmaresti* Millet. *Vie Milieu (C Biol. Terr.)* 26: 149–162. Ranskaksi.
- Firkins, I. & Holdich, D. M. 1993. Thermal studies with three species of freshwater crayfish. *Freshwater Crayfish* 9: 241–246.
- Gaisma 2007. <http://www.gaisma.com>. [luettu joulukuu 2007].
- Goldman, C. R. 1973. Ecology and physiology of the California crayfish *Pacifastacus leniusculus* (Dana) in relation to its suitability for introduction European waters. *Freshwater Crayfish* 1: 105–120.
- Gydemo, R. & Westin, L. 1993. Effects of starvation, constant light and partial dactylotomy on survival of noble crayfish, *Astacus astacus* (L.), under high density laboratory conditions. *Freshwater Crayfish* 9: 79–86.
- Heinimaa, S. 2002. Valo ja sen vaikutus kalanviljelyssä. *Kala- ja riistaraportteja* 245. 40 s.

- Hessen, D. O., Taugbøl, T., Fjeld, E. & Skurdal, J. 1987. Egg development and life-cycle timing in the noble crayfish (*Astacus astacus*). *Aquaculture* 64: 77–82.
- Holdich, D. M. 2002. Background and functional morphology. Teoksessa: Holdich, D. M (toim.). *Biology of freshwater crayfish*. Blackwell Science, Oxford. ss. 3–29.
- Huner, J. V. & Lindqvist, O. V. 1985. Effects of temperature and photoperiod on mating and spawning activities of wild-caught noble crayfish, *Astacus astacus* Linne (Astacidae, Decapoda). *J. World Maricult. Soc.* 16: 225–226.
- Huner, J. V., Könönen, H. & Lindqvist, O. V. 1990. Variation in body composition and exoskeleton mineralization as functions of the molt and reproductive cycles of the noble crayfish, *Astacus astacus* (Decapoda, Astacidae), from a pond in central Finland. *Comparative Biochemistry and Physiology A* 96: 235–240.
- Järvi, T. H. 1910. Ravusta ja rapukulkutaudeista Suomessa. *Luonnon ystävä* 2: 41–53.
- Järvenpää, T. 2009. Täpläravun sopeutumisesta suomalaisvesiin – esimerkkinä Säköjärven Pyhäjärvi. Niteessä: Pursiainen, M. & Rajala J. (toim.) Raputaloustutkimus 2008. *Riista- ja kalatalous – Selvityksiä 5/2009*: 15–21.
- Järvenpää, T., Tulonen, J., Erkamo, E., Savolainen, R. & Setälä, J. 1996. *Ravunviljely. Menetelmät ja kannattavuus*. Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitos, Helsinki. 111 s.
- Kelemec, J. A. & Smith, I. R. 1980. Induced ovarian development and spawning of *Penaeus plebejus* in a recirculating laboratory tank after unilateral eyestalk enucleation. *Aquaculture* 21(1): 55–62.
- Keller, M. M. 1987. Research on the incubation period of *Astacus astacus* (L.) under natural conditions. *Freshwater crayfish* 7: 363–367.
- Lewis, S. D. 2002. Pasifastacus. Teoksessa: Holdich, D. M (toim.). *Biology of freshwater crayfish*. Blackwell Science, Oxford. ss. 511–540.
- Lewis, S. D. & Horton, H. F. 1996. Life history and population dynamics of the signal crayfish, *Pacifastacus leniusculus*, in Lake Billy Chinook, Oregon. *Freshwater Crayfish* 11: 34–53.
- Mason, J. C. 1970. Egg-laying in the Western North American crayfish, *Pacifastacus trowbridgii* (stimson). *Decapoda, Astacidae. Crustaceana* 19: 37–44.
- Mason, J. C. 1977. Artificial incubation of grayfish eggs (*Pacifastacus leniusculus* (Dana)). *Freshwater Crayfish* 3: 119–132.
- Mason, J. C. 1978. Effects of temperature, photoperiod, substrate, and shelter on survival, growth, and biomass accumulation of juvenile *Pacifastacus leniusculus* in culture. *Freshwater Crayfish* 4: 73–82.
- McRae, T. G. & Mitchell, B. D. 1996. Control of ovarion rematuration in the yabby, *Cherax destructor* (Clark). *Freshwater Crayfish* 11: 299–310.
- Naya, Y., Ohnishi, M., Ikeda, M., Miki, W. & Nakanishi, K. 1989. What is molt-inhibiting hormone? The role of an ecdysteroidogenesis inhibitor in the crustacean molting cycle. *Proceeding of the National Academy of Sciences, USA*. 86: 6826–6829.
- Nelson, K., Hedgecock, D. & Borgeson, W. 1983. Photoperiodic and ecdysial control of vitellogenesis in lobsters (Homarus) (Decapoda, Nephropidae). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* 40: 940–947.
- Perez, J. R., Celada, J. D., Gonzalez, J., Carral, J. M., Saez-Royuela, M. & Fernandez, R. 2003. Duration of egg storage at different temperatures in the astacid crayfish *Pacifastacus leniusculus*: critical embryonic phase. *Aquaculture* 219: 347–354.
- Pursiainen, M. & Erkamo, E. 1991. Low temperatures as limiting factor for the noble crayfish (*Astacus astacus*) populations. *Finnish Fisheries Research*. 12: 179–185.
- Pursiainen, M., Järvenpää, T. & Westman, K. 1983. A comparative study of the production of crayfish (*Astacus astacus* L.) juveniles in natural food ponds and by feeding in plastic basins. *Freshwater Crayfish* 5: 392–402.
- Pursiainen, M., Saarela, M. & Westman, K. 1987. The reproductivity of female noble crayfish *Astacus astacus* in a northern oligotrophic lake. *Freshwater Crayfish* 7: 99–105.
- Pursiainen, M., Tulonen, J. & Rajala, J. 2009. Täpläravun elinkierto ja muut täpläravun elinkierto. Niteessä: Pursiainen, M. & Rajala J. (toim.) Raputaloustutkimus 2008. *Riista- ja kalatalous – Selvityksiä 5/2009*: 35–40.
- Reynolds, J. D., Celada, J. D., Carral, J. M. & Matthews, M. A. 1992. Reproduction of astacid crayfish in captivity - current developments and implications of culture, with special reference to Ireland and Spain. *Invertebrate Reproduction and Development* 33: 253–266.

- Rice, P. R. & Armitage, K. B. 1974. The influence of photoperiod on processes associated with molting and reproduction in the crayfish *Orconectes nais* (Faxon). *Comparative Biochemistry and Physiology* 47: 243–259.
- Scudamore, H. H. 1948. Factors influencing molting and the sexual cycles in the crayfish. *Biological Bulletin* 95: 229–237.
- Shechter, A., Aflalo, E. D., Davis, C. & Sagi, A. 2005. Expression of the reproductive female-specific vitellogenin gene in endocrinologically induced male and intersex *Cherax quadricarinatus* crayfish. *Biology of Reproduction* 73: 72–79.
- Skurdal, J. & Taugbøl 2002. *Astacus*. Teoksessa: Holdich, D. M (toim.). *Biology of freshwater crayfish*. Blackwell Science, Oxford. ss. 467–510.
- Souty-Crosset, C., Holdich, D. M., Noël, P. Y., Reynolds, J. D. & Haffner, P. (toim.) 2006. *Atlas of crayfish in Europe*. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris. 187 s.
- Stella, V. S., López Greco, L. S. & Rodríguez, E. M. 2000. Effects of eyestalk ablation at different times of the year on molting and reproduction of the estuarine grassid crab *Chasmagnathus granulata* (Decapoda, Brachyura). *Journal of Crustacean Biology* 20: 239–244.
- Stucki, T. P. 2002. Differences in life history of native and introduced crayfish species in Switzerland. *Freshwater Crayfish* 13: 463–476.
- Subramoniam, T. & Keller, R. 1993. A new look at the endocrine regulation of egg maturation in the decapoda crustaceans. *Current Science* 65: 619–623.
- Taugbøl, T. & Skurdal, J. 1988. Increased proportion of mature females of the noble crayfish (*Astacus astacus* L.) in culture conditions. *Aquaculture* 69: 39–42.
- Taugbøl, T. & Skurdal, J. 1989. Effect of indoor, culture conditions on maturation and fecundity of wild-caught female noble crayfish, *Astacus astacus* L. *Aquaculture* 81: 1–12.
- Taugbøl, T. & Skurdal, J. 1995. The significance of a cold water (winter) period for molting, maturation, and fecundity in wild-caught, adult noble crayfish *Astacus astacus* L. in Norway. *Freshwater crayfish* 8: 148–156.
- Taugbøl, T., Skurdal, J., Fjeld, E. & Hessen, O. 1987. Edelkreps. Oslo. *Fauna* 40: 48–55.
- TE-keskuksen työryhmä 2000. Kalataloushallinnon rapustrategia. *Kala- ja riistahallinnon julkaisu* 47/2000. 44 s.
- Tikkanen, M. Ilmasto 2004. Teoksessa: *Gaia, suuri maailman kartasto*. Weilin + Göös. Porvoo, ss. 28–29.
- Tulonen, J., Erkamo, E., Järvenpää, T., Westman, K., Savolainen, R. & Mannonen, A. 1998. *Rapuvedet tuottaviksi*. Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitos, Helsinki. 152 s.
- Wenner, A. M., Fusaro, C. & Oaten, A. 1974. Size at onset of sexual maturity and growth rate in crustacean populations. *Canadian Journal of Zoology* 52: 1095–1106.
- Westing, L. & Gydemo, R. 1986. Influence of light and temperature on reproduction and molting frequency of the crayfish, *Astacus astacus* L. *Aquaculture* 52:43–50.
- Westman, K. 1972. The population of crayfish, *Astacus astacus* L. in Finland and the introduction of the American crayfish *Pacifastacus leniusculus* Dana. *Freshwater Crayfish* 1: 41–55.
- Westman, K. & Nylund 1985. *Rapu ja ravustus*. Weilin + Göös, Espoo. 173 s.
- Westman, K. & Savolainen, R. 2002. Growth of the signal crayfish, *Pacifastacus leniusculus*, in a small forest lake in Finland. *Boreal Environment Research* 7: 53–61.
- Westman, K., Savolainen, R. & Pursiainen, M. 1993. A comparative study on the reproduction of the noble crayfish, *Astacus astacus* (L.) and the signal crayfish, *Pacifastacus leniusculus* (Dana) in a small forest lake in southern Finland. *Freshwater Crayfish* 9: 466–476.
- Westman, K., Savolainen, R. & Pursiainen, M. 1999. Development of the introduced North American signal crayfish, *Pacifastacus leniusculus* (Dana), population in a small Finnish forest lake in 1970–1997. *Boreal Environment Research* 4: 387–407.
- Willing, A. 1974. The role of ecdysones in the crustacean molting cycle. *Fortschr. Zool.* 22: 55–74. (Saksaksi).
- World Lake Database 2007. <http://wldb.ilec.or.jp/> [luettu jouluk. 2007].



JULKAISIJA

Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitos

Viikinkaari 4

PL 2

00791 Helsinki

Puh. 0205 7511

www.rktl.fi